

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université de Jijel



Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Microbiologie Appliquée et des Sciences Alimentaires

Polycopié de cours

Interactions microbiennes

Destiné aux étudiants de première année Master en Microbiologie
Appliquée

Réalisé par
Dr Ait meddour Amel

Liste des figures

Figure 1. Exemple de la diversité des milieux naturels colonisés par les biofilms.....	10
Figure 2. Image en forme de tours d'un biofilm bactérien.....	11
Figure 3. Différentes étapes conduisant à la formation de biofilms.....	12
Figure 4. Domaines du vivant.....	19
Figure 5. Exemple d'activités bactériennes régulées par le quorum sensing.....	22
Figure 6. Structure d'auto-inducteurs.....	23
Figure 7. Composition de la matière organique.....	25
Figure 8. Influence des microorganismes sur la plante.....	29
Figure 9. Symbioses : endomycorhizienne et ectomycorhizienne.....	33
Figure 10. Nodule racinaire.....	34
Figure 11. Formation d'un nodule à partir d'une infection par <i>Rhizobium</i>	35
Figure 12. Comparaison entre l'infections intra et inter cellulaire chez les plantes actinorhiziennes.....	37
Figure 13. Bioluminescence : système luciférine/luciférase.....	38
Figure 14. Bioluminescence : système photoprotéine.....	39
Figure 15. Exemples d'organismes bioluminescents.....	39
Figure 16. Synthèse de matière organique par les bactéries endosymbiotes de <i>Riftia pachyptila</i> ...41	41
Figure 17. Flore résidente et flore transitoire du tube digestif	42
Figure 18. Répartition de la microflore du tube digestif.....	44
Figure 19. Principales voies métaboliques de la fermentation des polysaccharides par le microbiote intestinal humain.....	46
Figure 20. Métabolisme des protéines par le microbiote intestinal humain.....	47
Figure 21. Mécanismes d'action des bactéries probiotiques.....	53

Liste des tableaux

Tableau I. Nombre de microorganismes du sol sur une profondeur de 0 à 15 cm.....	5
Tableau II. Quelques bactéries utiles dans le sol.....	6
Tableau III. Composition typique d'un biofilm bactérien.....	9
Tableau IV. Principaux types de symbioses végétales.....	31
Tableau V. Flores commensales prédominantes des voies aériennes supérieures.....	43
Tableau VI. Exemples de produits probiotiques commerciaux et leurs applications.....	52

Sommaire

Liste des figures

Liste des tableaux

Sommaire

Introduction.....1

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe « Exemple du sol »

1. Sol. Historique et définition.....	3
2. Constituants.....	3
2.1. Fraction solide.....	3
2.2. Fraction liquide.....	4
2.3. Fraction gazeuse.....	4
3. Formation.....	4
4. Grands groupes microbiens du sol et leur rôle.....	4
5. Adhésion et formation de biofilms.....	8
5.1. Définition et généralités.....	8
5.2. Structure.....	10
5.3. Cycle de vie.....	11
6. Relation entre les microorganismes et le sol.....	12
6.1. Effet des propriétés du sol sur la distribution des microorganismes	13
6.2. Effet des microorganismes sur les propriétés du sol	13
7. Microorganismes de la rhizosphère et de la rhizoplane.....	14
8. Cycles biogéochimiques.....	15
8.1. Cycle du carbone.....	15
8.2. Cycle de l'azote.....	16
8.3. Cycle du soufre.....	17

II. Interactions entre microorganismes

1. Microorganismes. Généralités.....	19
2. Interactions entre les microorganismes.....	20
2.1. Interactions conflictuelles.....	20
2.2. Interactions bénéfiques.....	21
3. Quorum sensing.....	21
3.1. Définition et généralités.....	21
3.2. Structure d'auto-inducteurs de bactéries modèles dans l'étude du quorum sensing.....	23
3.3. Mécanisme général du quorum sensing chez les bactéries à Gram négatif	23

3.4. Mécanisme général du quorum sensing chez les bactéries à Gram positif.....	24
3.5. Quorum sensing intra et inter domaine.....	24
3.5.1. Communication intra-domaine.....	24
3.5.2. Communication inter-domaine.....	24
4. Successions microbiennes.....	25

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

1. Interactions plantes-microorganismes.....	27
1.1. Phyllosphère. Définition et généralités.....	27
1.2. Rhizosphère. Définition et généralité.....	29
1.3. Interactions spécifiques.....	30
1.3.1. Symbiose mycorhizienne. Définition et généralités.....	31
1.3.2. Symbiose rhizobienne. Définition et généralités.....	34
1.3.3. Symbiose actinorhizienne. Définition et généralités.....	35
1.3.4. Maladies causées par <i>Agrobacterium</i>	37
2. Interactions animaux-microorganismes.....	38
2.1. Bioluminescence. Définition et généralités.....	38
2.2. Symbiose <i>Riftia pachyptila</i> -bactéries.....	40
3. Interactions Homme-microorganismes	41
3.1. Colonisation du corps humain par des microorganismes.....	41
3.2. Flore cutanée.....	42
3.3. Flore respiratoire.....	43
3.4. Flore génitale.....	44
3.5. Microbiote du tube digestif.....	44
3.5.1. Principales fonctions du microbiote intestinal.....	46
3.5.2. Interactions hôte-microbiote dans l'intestin.....	48
3.5.3. Pathologie gastro-intestinal. Maladies inflammatoires chroniques de l'intestin.....	49
3.6. Probiotiques.....	49
3.6.1. Définition actuelle et généralités.....	49
3.6.2. Microorganismes utilisés en tant que probiotiques.....	50
3.6.3. Usage actuel des probiotiques.....	51
3.6.4. Mécanismes d'action des probiotiques.....	53

Références

Annexe

Introduction

Les premiers microorganismes sont apparus sur notre planète, il y a environ 4 milliards d'années. Ces microorganismes sont présentés par diverses formes de vie telles que les bactéries, les champignons, les algues, les protozoaires et les virus..... Les microorganismes se retrouvent pratiquement dans tous les habitats (air, eau, glace, sols, sédiments, organismes).

Les microorganismes ont longtemps été étudiés comme des organismes solitaires, mais depuis quelques années la notion d'interaction microbienne a été introduite.

L'interaction est un caractère fondamental du vivant tout comme le métabolisme, et elle prend des formes diversifiées. Les microorganismes interagissent non seulement entre eux mais aussi avec les plantes et les animaux/Homme. Les interactions des microorganismes avec leur environnement contribuent au fonctionnement des écosystèmes.

A travers le module « Interactions Microbiennes », destiné aux étudiants de 1^{ère} année Master en Microbiologie Appliquée, ces étudiants acquerront des connaissances et des compétences scientifiques et techniques solides sur de nombreuses interactions auxquelles participent les microorganismes dans leur environnement, qu'il s'agisse d'interactions avec le milieu physique (abiotique) ou d'interactions biotiques.

Ce polycopié de cours est constitué de trois chapitres :

- Le premier chapitre concerne les interactions existantes entre les microorganismes et un milieu physique complexe tel que le sol, où nous avons développé une partie sur le sol (définition, constituants, formation, biofilms....), puis nous avons détaillé les groupes microbiens du sol et les relations établies entre ces deux derniers.
- Le second chapitre est consacré aux microorganismes, où nous avons présenté quelques généralités sur ces derniers, détaillé les différentes interactions positives et négatives existantes entre eux, détaillé le système de communication entre les microorganismes...., puis nous avons terminé le chapitre avec l'essentiel sur la succession microbienne.
- Le troisième chapitre concerne les interactions entre les microorganismes et les organismes supérieurs où nous avons développé trois parties :
 - Les relations symbiotiques entre les microorganismes et les végétaux à savoir : la symbiose mycorhizienne, la symbiose rhizobienne, la symbiose actinorhizienne....
 - Les relations symbiotiques entre les microorganismes et les animaux à savoir : la bioluminescence et la symbiose *Riftia pachyptila*-bactéries.

- Les interactions entre les microorganismes et l'Homme, en se focalisant sur certaines microflores de l'Homme en particulier le microbiote du tube digestif (principales fonctions du microbiote intestinal, interactions hôte-microbiote dans l'intestin, pathologie gastro-intestinal, les probiotiques....).

Chapitre 1

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

1. Sol. Historique et définition

La définition du mot sol a beaucoup changé au cours des temps ; elle a dépendu principalement de la façon dont on envisageait le sol et son utilisation. Le sol a été considéré tout d'abord comme un support pour la végétation et une réserve pour son alimentation, c'est ainsi que :

Mitscherlich, a défini le sol comme un mélange de particules solides pulvérisées, d'eau et d'air, qui servent de support aux éléments nutritifs des plantes.

Ramann, a présenté le sol comme, la couche supérieure meuble de l'écorce terrestre. Elle comprend des roches qui ont été réduites en petits fragments et plus ou moins transformés chimiquement avec des débris de plantes et animaux qui vivent dessus et s'en servent.

Selon Dokuchaev, le sol est constitué par les horizons supérieurs d'une roche qui a subi, plus ou moins, un changement sous l'influence de l'eau, de l'air et différentes espèces d'organismes vivants ou morts ; ce changement se traduit, dans une certaine mesure, dans la composition, la structure, la couleur des produits d'altération,.....

Par la suite la définition se perfectionne encore, est le sol est défini comme un corps naturel, de constituants organiques et minéraux, différencié en horizons d'épaisseur variable, qui diffèrent du matériau sous-jacent par leur morphologie, leur constitution physique, leur propriétés chimiques et leur composition biologiques.

Demolon rappelle que : « le sol est situé à la limite de l'atmosphère et de la lithosphère et qu'il apparaît comme la résultante de l'une sur l'autre ».

2. Constituants

Le sol est constitué de :

2.1. Fraction solide, composée de constituants minéraux représentés par l'ensemble des produits de la dégradation physique puis chimique de la roche mère [les graviers et les cailloux (> 2 mm), les sables ($20 \mu\text{m}$ - $0,2$ mm), les limons ($2 \mu\text{m}$ - $20 \mu\text{m}$) et l'argile granulométrique ($< 2 \mu\text{m}$)], et de constituants organiques. La matière organique du sol peut être définie comme une matière carbonée provenant de la décomposition et du métabolisme d'êtres vivants (végétaux, animaux....). Elle est composée d'éléments principaux (carbone-C, hydrogène-H, oxygène-O et azote-N), d'éléments secondaires (soufre-S, phosphore-P, potassium-K, calcium-Ca et magnésium-Mg), ainsi que d'oligoéléments.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

2.2. Fraction liquide (solution du sol), composée d'eau dans laquelle sont dissoutes des substances solubles provenant à la fois de l'altération des roches, de la minéralisation des matières organiques et des apports par l'Homme.

2.3. Fraction gazeuse, composée des mêmes gazes que l'air, avec en plus des gazes provenant de la décomposition de matières organiques.

3. Formation

Dans certaines conditions, la roche mère (élément minéral) est altérée par de processus physicochimiques et biologiques en formant des fissures dans les roches. Cela permet l'installation de premières plantes pionnières. Ces dernières pénètrent plus loin dans les crevasses, fragmentant davantage la roche, et leurs exsudats promouvoient dans la rhizosphère le développement de cellules microbiennes. La matière organique provenant de plantes et d'animaux morts forme en surface une litière, décomposée par la microflore et la faune du sol, elle est transformée en humus. Puis mélangé à des éléments minéraux, le sol devient cultivable, c'est ce que l'on appelle de la terre arable. Une fois formées, les propriétés du sol continuent à évoluer (structure du sol, porosité, activité biologique, teneurs en certains éléments nutritifs....).

4. Grands groupes microbiens du sol et leur rôle

La flore microbienne du sol est très variée, sa distribution est en fonction non seulement de la présence de substrats énergétiques et d'éléments minéraux, mais aussi de nombreux facteurs physiques et chimiques caractérisant chaque sol, notamment la structure, l'aération, le pH, la température et la teneur en eau. Elle comprend, des bactéries, des champignons, des protozoaires, des algues et des virus. Les bactéries et les champignons sont les représentants les plus importants quantitativement. Le tableau I présente le nombre de microorganismes du sol sur une profondeur de 0 à 15 cm.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Tableau I. Nombre de microorganismes du sol sur une profondeur de 0 à 15 cm (**Hoorman et Islam, 2010**).

Microorganismes	Nombre (g/sol)	Biomasse (g/m ²)
Bactéries	10^8 - 10^9	40-500
Champignons	10^5 - 10^6	100-1500
Algues	10^4 - 10^5	1-50
Protozoaires	10^3 - 10^4	Variée

On peut y trouver tous les types de bactéries, des autotrophes, des hétérotrophes, des aérobies, des anaérobies, des mésophiles, des thermophiles, des mobiles, des immobiles, des photosynthétiques, des non photosynthétiques, des sporulante, des asporulantes

Les bactéries aérobies du sol participent essentiellement dans les réactions d'oxydation de la matière organique, elles sont surtout abondantes autour des racines de certaines plantes au sein des rhizosphères. Les anaérobies assurent les réactions de réduction au cours de fermentations.

Les hétérotrophes peuvent être saprophytes, elles décomposent les sucres....., qui constituent une source d'énergie. Les bactéries autotrophes sont capables de tirer leur énergie essentiellement à partir de substances minérales.

Dans le sol, un nombre considérable de bactéries jouent un rôle important, en particulier dans les cycles biogéochimiques. Les bactéries nitrifiantes oxydent l'azote sous forme d'ammoniac en NO₂ et NO₃, certaines bactéries dénitritifatrices respirent les nitrates en anaérobiose en libérant le N₂.....

Intermédiaire entre bactéries et champignons, les actinomycètes jouent un rôle important dans la dégradation des composés organiques, dans l'humidification et dans la production des substances comme les antibiotiques..... Les actinomycètes sont essentiellement représentés par les genres *Nocardia* et *Streptomyces*. Leur densité augmente dans les sols alcalins et décroît dans les sols submergés. Le tableau II présente quelques principales bactéries trouvées et utiles dans le sol.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Tableau II. Quelques bactéries utiles dans le sol

Bactéries	Rôle
<i>Azotobacter</i>	Bactérie aérobiose stricte, libre dans le sol, fixe l'azote atmosphérique chez la plupart des végétaux et le transforme en ammonium.
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Bactérie aérobiose stricte, libre dans le sol, génère une enzyme phytase qui permet de libérer d'avantage de phosphore organique du sol. Elle colonise les racines et ralentit les champignons nuisibles et génère également des auxines (hormone de croissance).
<i>Bacillus radicola</i>	Bactérie aérobiose stricte, libre dans le sol, s'associe au <i>Rhizobium</i> . Productrice de phytohormones ce qui permet de développer le système racinaire du végétal.
<i>Bacillus megaterium</i>	Bactérie capable de produire des endospores (résiste à la sécheresse). Elle est impliquée dans le cycle du phosphore (minéralisation microbienne du phosphore organique).
<i>Lactobacillus rhamnosus</i>	Bactérie aérobiose stricte, libre dans le sol, sécrète des enzymes permettant de dégrader la matière organique fraîche (lignine, cellulose,...). Elle inhibe également certains germes pathogènes.
<i>Pseudomonas</i> sp	Bactérie aérobiose stricte, libre dans le sol et phytoprotectrice des racines. Elle crée un biofilm protecteur. Elle a également la capacité de solubiliser le fer.
Actinomycètes	Bactéries appartenant à la flore du sol, jouent un rôle important dans la décomposition des matières organiques.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Les cyanobactéries ont été pendant longtemps classées dans les algues (algues bleu-vert, cyanophycées : possèdent un système photosynthétique producteur d'oxygène). Leur nature procaryotique les a fait reclasser dans les bactéries à Gram négatif, photosynthétiques dont certaines sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Elles ont un rôle important dans la conservation de la fertilité azotée de certains écosystèmes naturels (désert, sols sableux.....) et cultivés.

Les algues autotrophes sont surtout présentes sur la surface du sol pour recevoir un minimum d'éclairage nécessaire pour la photosynthèse. Certaines sont hétérotrophes et vivent dans les couches les plus profondes dégradant les matières organiques. De nombreuses algues sont entourées d'une couche mucilagineuse permettant d'héberger de nombreuses bactéries. Elles sont de l'ordre de 5000 à 10000 cellules/g de sol. Elles participent aux processus de formation de sol, certaines espèces ont la capacité de fixer l'azote.

Les champignons du sol peuvent être des champignons supérieurs (basidiomycètes et ascomycètes), des levures ou des champignons inférieurs, souvent regroupés sous le nom de moisissures (*Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Trichoderma*.....). Ils sont hétérotrophes et leur nombre varient de 10^5 à 10^6 cellules/g de sol. Les populations fongiques exigent la richesse du sol en matière organique. Les champignons interviennent principalement dans la dégradation des sucres complexes (cellulose et lignine) et dans les processus d'ammonification (dégradation des matières azotées). La grande majorité de ce groupe microbien est saprophyte, mais un bon nombre d'espèces sont des parasites redoutables. Certaines espèces vivent en symbiose avec les plantes supérieures et leurs apportent des éléments nutritifs, essentiellement le phosphore, utiles à la croissance et d'autre part elles renforcent leurs défenses naturelles.

La plupart des protozoaires sont hétérotrophes ; ils se nourrissent de bactéries, de levures, de champignons et d'algues, ils peuvent être impliqués dans la décomposition de la matière organique, leur pullulation exige l'existence d'un haut degré d'humidité. Ils se développent parfaitement dans les sols hydromorphes et dans des sols exondés. Les protozoaires peuvent se développer dans la rhizosphère de nombreuses plantes où ils pourraient jouer un rôle indirect en ralentissant la prolifération des bactéries ou en stimulant leur activité, un rôle direct en synthétisant des substances exerçant une action sur le développement des plantes supérieures.

Les virus vivants dans les microorganismes du sol, parasitent des bactéries (bactériophages), des cyanobactéries (cyanophages), des actinomycètes (actinophages) et des champignons. L'importance écologique des virus est encore mal connue. Les virus sont souvent

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

associés aux argiles à partir desquelles ils peuvent pénétrer dans les racines des plantes par des blessures.

Le sol renferme aussi des enzymes, les bactéries et les champignons sont la principale source d'enzymes dans le sol. Elles sont les médiateurs et les catalyseurs de processus biochimiques importants dans le fonctionnement du sol tels que la minéralisation et le cycle des nutriments, la décomposition et la formation de la matière organique (β -glucosides, chitinase, arylsulfatase.....), et la décomposition de xénobiotiques tels que les pesticides.

En plus de la microflore, le sol héberge une faune composée de nématodes, de mollusques, de vers de terre....., qui peuvent aussi jouer un rôle considérable.

5. Adhésion et formation de biofilms

Dans le sol, les microorganismes sont fixés en microcolonies à la surface des particules rentrant dans sa constitution ou/et associés aux racines des plantes dans la rizosphère en formant un biofilms.

5.1. Définition et généralités

Tel que défini par Characklis et Marshall (1990), un biofilm est constitué de cellules immobilisées sur un support et généralement ancrées dans une matrice de polymères extracellulaires (EPS) d'origine microbienne (sa composition globale est détaillée dans le tableau III). Le terme « biofilm» existe depuis une quarantaine d'années seulement, les biofilms quant à eux représentent un mode de vie bactérien bien plus ancien, retrouvé notamment dans des fossiles vieux de plus de 3,3 milliards d'années. Les cyanobactéries se sont organisées en colonies fixées, donnant les premiers stromatolithes, des roches biogéniques calcaires. Les stromatolithes fossiles, ces structures que l'on présume avoir été élaborée par des tapis de biofilms de bactéries et d'algues, constituent le premier indice d'importance de l'apparition de la vie sur Terre.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Tableau III. Composition typique d'un biofilm bactérien (Characklis et Marshall, 1990 ; Flemming et Wingender, 2001).

Composés	Fraction
Eau	87 à 99%
Bactéries	1 à 2%
Polysaccharides	40 à 95%
Protéines	<1 à 60%
Acides nucléiques	<1 à 10%
Lipides	<1 à 40%

Le support constitue la phase solide sur laquelle les microorganismes vont s'adhérer. Il peut être naturel ou artificiel, mobile ou fixe. Le biofilm basal est une couche de faible épaisseur, la plus proche du support. Le biofilm de surface quant à lui peut présenter des architectures diverses : des microcolonies séparées par des canaux, des streamers,

Les biofilms bactériens, fongiques....., sont retrouvés dans une très grande variabilité de milieux et sont des acteurs à part entière de l'écosystème auquel ils appartiennent.

Les biofilms des sols sont reconnus par leur capacité à restaurer les sols pollués notamment par les hydrocarbures : on appelle cette technologie la bioremédiation.

Les biofilms des sols sont impliqués dans les cycles biogéochimiques de la plupart des éléments. Ils oxydent, réduisent, incorporent, dégradent, minéralisent et participent au recyclage des éléments.

La Figure 1 présente la capacité des biofilms à s'installer dans des milieux aux conditions environnementales très diverses.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

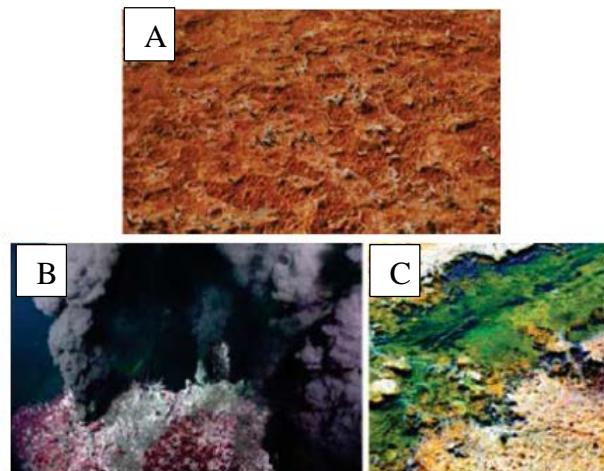


Figure 1. Exemple de la diversité des milieux naturels colonisés par les biofilms : (A) biofilm dans des sources chaudes, (B) biofilms sur un mont hydrothermal océanique, (C) biofilm algal de rivière.

(<https://www.futura-sciences.com/>, <https://fr.depositphotos.com/>)

Plus de 90% des espèces bactériennes capables de s'organiser sous cette forme, preuve de l'avantage stratégique que ce mode de vie confère. Le développement sur une surface (biotique ou abiotique) permet d'apporter une certaine stabilité dans les paramètres environnementaux, facilitant ainsi la croissance bactérienne. Cette organisation permet de se prémunir contre divers dangers environnementaux tels que l'exposition aux UV, la présence d'éléments toxiques (métaux, acides, antibiotiques...), la salinité, la déshydratation ou encore la phagocytose et la présence de virus. En effet la matrice joue le rôle de barrières chimique et physique, limitant l'accès de potentielles agressions à l'ensemble de la population.

5.2. Structure

Les biofilms ont une architecture complexe et irrégulière, en forme de coraux ou de champignons (Figure 2). Des biofilms simples se développent lorsque les microorganismes forment une couche monocellulaire. Si les particularités de l'environnement le permettent, ces biofilms peuvent devenir plus complexes, ils peuvent devenir tellement grands qu'ils atteignent des dimensions macroscopiques et deviennent visibles. Dans la couche la plus profonde du biofilm, les cellules sont petites, leur métabolisme est anaérobiose et leur croissance est lente. La couche superficielle du biofilm est constituée de grandes cellules en aérobiose et à croissance rapide. Entre ces deux couches de cellules, on trouve des cellules en micro-aérobiose.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Les microcolonies de bactéries sont imbriquées au sein d'une matrice d'exopolymères contenant des canaux aqueux et des pores, permettant des échanges d'eau, de nutriments, de déchets, mais aussi d'information et de caractères transmissibles génétiquement. Dans les régions inaccessibles à ces canaux, par exemple au sein des conglomérats de cellules, des mécanismes de diffusion passive assurent les échanges métaboliques. La diffusion des nutriments se fait de façon inégale au sein du biofilm, suite à l'existence de gradients. Ceci explique que toutes les cellules n'ont pas la même activité métabolique et donc pas la même vitesse de croissance.

Au sein du biofilm, les microorganismes morts ou lysés sont réutilisés comme nutriments. L'ADN libéré lors de la mort de certains microorganismes aurait un rôle structural dans la stabilité des biofilms.

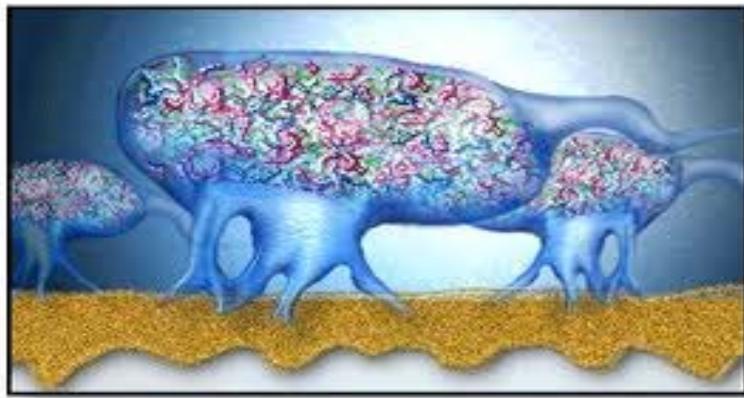


Figure 2. Image en forme de tours d'un biofilm bactérien (Overman, 2000).

5.3. Cycle de vie

La première étape est le conditionnement du support. Des molécules, généralement des glycoprotéines et des polysaccharides, vont s'adsorber sur la surface de support pouvant modifier certaines de ces propriétés, notamment l'énergie de surface.

La seconde étape est l'accès au support. Pour qu'un biofilm se crée, il faut tout d'abord un contact préalable entre microorganisme et support. Le transport du microorganisme vers la surface du support peut se faire par plusieurs moyens tels que les forces hydrodynamiques de convection, le transport diffusif, suivant la gravité, les mouvements Browniens ou encore la motilité propre de certains microorganismes.

La troisième étape est l'adhésion. Cette dernière peut se diviser en deux étapes distinctes : l'adhésion réversible et l'adhésion irréversible. L'adsorption réversible met en jeu des forces

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

d'interaction différentes : les forces de London-van der Waals, les interactions électrostatiques et les interactions de Lewis. Suite à cette adsorption, deux évolutions sont possibles : soit le microorganisme est désorbé et retourne dans la phase liquide, soit il parvient à rester fixe et passe à l'étape d'adhésion irréversible. L'adhésion irréversible permet l'apparition des ponts polymériques entre, d'un côté les divers appendices, flagelles et pili et les EPS secrétées par la cellule et de l'autre, le support conditionné. Ainsi les microorganismes sont capables de se fixer de manière ferme et durable sur le support.

La quatrième étape est la maturation. Le biofilm se développe et acquiert une structure tridimensionnelle complexe : les bactéries se multiplient par divisions cellulaires, communiquent via des molécules signal (Quorum sensing) et orientent leur métabolisme afin de s'adapter à leur état sessile. Cette étape est fortement influencée par les conditions environnementales (température, humidité, pH, nature de la surface). Le biofilm mature se développe jusqu'à atteindre une épaisseur parfois millimétrique.

La cinquième étape est le détachement. Suite à certains stress, tels des carences nutritionnelles ou des modifications physicochimiques de l'environnement, des bactéries (individuelles ou groupées) peuvent retourner à l'état planctonique et coloniser d'autres surfaces. Les étapes de la formation de biofilms sont présentées sur la figure 3.

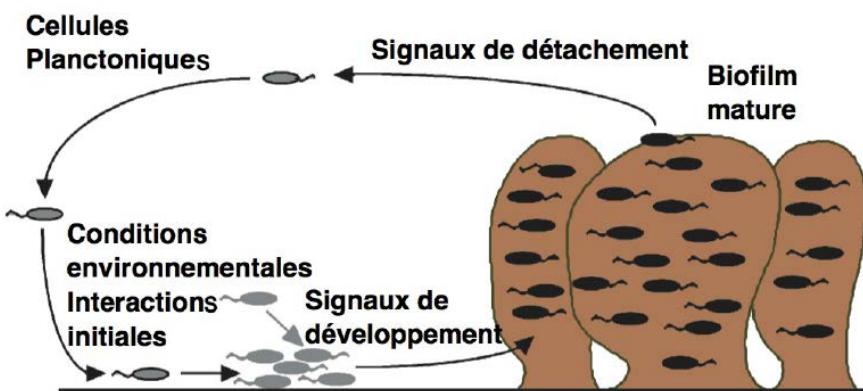


Figure 3. Différentes étapes conduisant à la formation de biofilms (O'Toole *et al.*, 2000).

6. Relation entre les microorganismes et le sol

La composition et l'activité des microorganismes qui colonisent le sol, dépendent de ses propriétés physicochimiques, qui sont-elles mêmes influencées par les facteurs de

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

l'environnement. En outre, les microorganismes exercent leurs effets sur la nature et la forme des composés organiques du sol ainsi que sur certaines de ses propriétés physico-chimiques telles que la structure, le pH, le potentiel d'oxydoréduction.

6.1. Effet des propriétés du sol sur la distribution des microorganismes

Des études ont montré que les algues eucaryotes sont abondantes dans les sols riches en matières organiques et que les cyanobactéries fixatrices de N₂ sont favorisées par les sols alcalins riches en phosphore.

Les facteurs climatiques influent directement ou indirectement (par leur action sur le sol) sur la distribution des microorganismes. Il a été démontré que la température étant un paramètre essentiel de la croissance microbienne, leur nombre sera plus important en zone tropicale qu'en zone tempérée. Une augmentation du nombre des actinomycètes des régions tempérées vers les régions chaudes a été constatée. Les températures intertropicales sont très favorables aux activités microbiennes (optimum 25 à 40°C).

La rareté de l'azote est très accentuée dans les sols tropicaux, permet aux bactéries du sol capables de fixer l'azote atmosphérique : *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, un rôle plus grand dans ces sols qu'en sols tempérés.

6.2. Effet des microorganismes sur les propriétés du sol

Le sol est formé de particules agglomérées par un ciment d'origine minérale (argile, oxyde de fer et silice amorphe) ou organique (polysaccharides et substances humiques) donnant des agrégats.

De nombreuses bactéries se développant au contact des racines sont capables de produire des polysaccharides, de longues chaînes de sucres...etc, ces derniers ont un rôle sur l'agrégation et la formation du sol en formant des liaisons hydrogène ou ioniques avec ses particules. Cela a été démontré, (i) en ajoutant ces substances isolées à partir de bactéries, (ii) en favorisant la croissance bactérienne par des apports de matière organique fraîche et/ou (iii) en ensemencant le sol par des suspensions bactériennes produisant des polysaccharides (*Agrobacterium* et *Arthrobacter*).

Le rôle des champignons est direct, les hyphes pouvant emballer les particules élémentaires comme un filet. Certaines espèces (*Penicillium* et *Trichoderma*) ont des propriétés agrégatives plus nettes.

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

Certaines algues interviennent de la même façon dans les premiers centimètres des sols sableux, à la fois par une action mécanique (algues filamenteuses) mais également par la production de polysaccharides (algues à gaine mucilagineuse) qui contribuent à la formation d'agrégats.

Les substances humiques produites par l'activité microbienne, agissent soit en agrégeant les particules (comme dans le cas des polysaccharides), soit en réduisant la mouillabilité, ce qui favorise la stabilité des agrégats en formation.

L'activité des microorganismes a pour conséquence une acidification du milieu de croissance (sol) par la production de différents acides, formique, acétique, butyrique, lactique.

La décomposition des substances organiques du sol peut donner des ions NH_4^+ , ce qui permet une augmentation du pH. Cette dernière dépend de la richesse du sol en azote en la matière organique fraîche.

La réduction des sulfates ou du soufre élémentaire, dans des sols riches en soufre total, peut aboutir à la formation de sulfure de sodium ou de calcium. Ces sulfures hydrolysés donnent des bases qui se combinent avec le gaz carbonique d'origine microbienne pour former des carbonates. Cette augmentation du pH par sulfato-réduction dans des sols riches en matière organique est à l'origine de la formation de sols à alcalins ($\text{pH} \approx 9,5$).

La respiration des microorganismes aérobies a pour effet d'abaisser le potentiel redox dans le sol. De même, le développement des bactéries chimiolithotrophes qui tirent leur énergie de l'oxydation de composés minéraux réduits, influence le potentiel d'oxydo-réduction dans le sol. Le dégagement d'oxygène dû à l'activité photosynthétique des cyanobactéries et des microalgues crée des conditions oxydantes dans la journée, la concentration en O_2 pouvant atteindre une sursaturation. La respiration nocturne en absence de photosynthèse peut abaisser la teneur en oxygène, ces variations se répercutent sur le potentiel d'oxydo-réduction et le pH de la couche superficielle du sol.

7. Microorganismes de la rhizosphère et de la rhizoplane

Les racines des plantes libèrent une grande variété de substrats (substances énergétiques....), dans leur sol, notamment l'éthylène, divers alcools, des acides organiques, des vitamines, des nucléotides, des polysaccharides, et des enzymes. Ceci permet de créer des environnements uniques pour les microorganismes du sol. Ces environnements comprennent, la rhizosphère qui est représentée par le volume de sol autour de la racine influencé par les substrats

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »

rejetées par celle-ci. La surface de la racine de la plante, appelée rhizoplane, fournit également un environnement unique pour les microorganismes, 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 microorganismes augmente, mais aussi leur composition et leur fonction changent dans la rhizosphère et la rhizoplane. Les microorganismes de la rhizosphère et de la rhizoplane, servent à leurs tours de sources de nutriments 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.

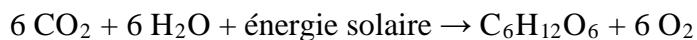
8. Cycles biogéochimiques

Les communautés microbiennes telluriques jouent un rôle primordial dans un grand nombre de processus d'importance écologique comme les cycles biogéochimiques qui sont nécessaires au fonctionnement des écosystèmes.

8.1. Cycle du carbone

Le carbone peut être présent sous formes réduites, tels que le méthane (CH_4) et la matière organique, et sous des formes oxydées, tel que le monoxyde de carbone (CO), le dioxyde de carbone (CO_2) et le calcaire (CaCO_3). Les processus biochimiques du cycle du carbone sont : la photosynthèse, la respiration et la décomposition/la fermentation.

- **Photosynthèse**, elle permet aux plantes et à certaines bactéries de transformer le dioxyde de carbone et l'eau en hydrates de carbone, tel que le glucose, sous l'action de la lumière du soleil (transformation du gaz carbonique en matière organique). La réaction totale de la photosynthèse est :



- **Respiration**, elle permet au carbone de retourner à l'atmosphère. Tous les êtres vivants, qu'ils soient végétal ou animal respirent. Ils rejettent donc dans l'atmosphère ou dans l'hydrosphère, sous forme de dioxyde de carbone, une partie de la quantité de carbone qu'ils avaient ingérée au départ.
- **Décomposition/fermentation**, dans les sols, la matière organique (selles, organismes mort.....) est décomposée par des microorganismes (bactéries pectinolytiques, actinomycètes, *Bacillus*....). Selon la présence ou l'absence d' O_2 , les microorganismes effectueront la décomposition ou la fermentation de cette matière organique. Ces processus

libèrent du dioxyde de carbone (CO_2) et du méthane (CH_4), (transformation de la matière organique en matière inorganique).

8.2. Cycle de l'azote

L'azote atmosphérique (N_2) représente la plus grande partie de l'air (78 %), cette forme gazeuse est inutilisable directement par la plupart des végétaux. De ce fait, ils ont besoin de l'azote fixé, dans lequel les atomes d'azote sont liés à d'autres types d'atomes (hydrogène dans l'ammoniac, oxygène dans les ions nitrates). Des processus sont donc nécessaires pour transformer l'azote atmosphérique (N_2) en une forme assimilable par les organismes. Le cycle de l'azote se déroule en 3 processus majeurs : la fixation de l'azote diatomique (N_2), la nitrification et la dénitrification.

- **Fixation**, correspond à la conversion de N_2 en azote utilisable par les plantes et les animaux. Elle se fait par certaines bactéries qui vivent dans les sols, il s'agit en particulier des cyanobactéries, d'*Azotobacter*, de *Beijerinckia*, de *Clostridium* de *Desulfovibrio* (bactéries à l'état libre) et de certaines bactéries (*Rhizobium*) vivant en symbiose avec des plantes (légumineuses), qui ont la faculté de produire de l'ammoniac (NH_3) grâce à une enzyme « Nitrogénase ».
L'ammoniac peut aussi provenir de la décomposition d'organismes morts sous forme d'ions ammonium (NH_4^+). Dans les sols où le pH est élevé, l'ammonium se transforme en ammoniac gazeux.
- **Nitrification**, correspond à la transformation des produits de la fixation (NH_4^+) en nitrites (NO_2^-) et en nitrates (NO_3^-) par des bactéries autotrophes nitrifiantes appartenant aux genres : *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Nitrosococcus*, *Nitrosospira* et *Nitrosolobus*, qui vivent dans le sol et tirent leur énergie par l'oxydation des ions NH_4^+ . Les végétaux absorbent grâce à leurs racines les (NO_3^-) et, dans une moindre mesure, l'ammoniac présent dans le sol, et les incorporent dans les acides aminés et les protéines.
- **Dénitrification**, grâce aux bactéries dénitrifiantes (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*.....), l'azote retourne à l'atmosphère sous sa forme moléculaire (N_2), avec comme produit secondaire du CO_2 et de l'oxyde d'azote (N_2O , gaz à effet de serre). L'activité humaine contribue à l'augmentation de la dénitrification, par l'utilisation des engrangements qui ajoutent aux sols des composés ammoniaqués et des nitrates.

8. 3. Cycle du soufre

Le cycle du soufre est le cycle biogéochimique des différentes formes du soufre. Ce dernier est présent partout sur Terre, atmosphère, océans, continents, mais aussi chez tous les êtres vivants sous forme de molécules organiques (les acides aminés soufrés constituants de protéines : méthionine et cystéine). Dans le sol, le soufre se rencontre à l'état minéral, en grande quantité, dans les schistes bitumineux, charbon et hydrocarbures, ainsi que sous forme de sulfites et sulfates, indispensables à la croissance des végétaux. Les minéraux tels que la pyrite (FeS_2) sont également riches en soufre; ils se sont formés lors de phases sédimentaires et pourront être réintroduits dans le cycle par l'érosion et le volcanisme. Les principales étapes du cycle du soufre sont : la minéralisation du soufre organique en une forme inorganique, l'oxydation du sulfure, du soufre élémentaire (S) et de ses composés connexes en sulfates (SO_4^{2-}), la réduction des sulfates en sulfures et l'immobilisation microbienne des composés.

- **Minéralisation du soufre organique en une forme inorganique (H_2S) :** les sulfates (SO_4^{2-}) sont absorbés par les plantes pour élaborer des acides aminés sulfurés (méthionine, cystéine.....). Les divers déchets organiques prévenant des biocénoses sont décomposés par des bactéries hétérotrophes en libérant de l'hydrogène sulfuré.
- **Oxydation du sulfure, du soufre élémentaire (S) et de ses composés connexes en sulfates :**

L'oxydation photolitotrophe est réalisée en milieu anaérobie par les bactéries phototrophes. Le CO_2 est utilisé comme source de carbone et le H_2S comme source d'hydrogène (photosynthèse anoxygénique). Le H_2S cède des électrons au CO_2 , le produit étant le soufre élémentaire.



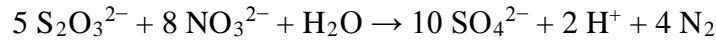
L'oxydation de soufre élémentaire en sulfate peut se faire par *Thiobacillus thiooxidans*, qui oxydent le soufre en acide sulfurique.



La réduction catabolique du (SO_4^{2-}), peut se faire par *Thiobacillus denitrificans* qui oxydent les composés du soufre à l'aide des nitrates (NO_3^{2-}) et libère l'azote à l'état gazeux (N_2). La respiration anaérobie est caractérisé par l'utilisation des composés tels que le soufre et les sulfates..... comme accepteur final des électrons (deux types de réactions sont identifiées).

I. Interactions entre microorganismes et milieu physique complexe

« Exemple du sol »



- **Réduction des sulfates en sulfures :**

La réduction anabolique des sulfates s'effectue en milieu aérobie, soit dans des sédiments ou dans les sols mouillés et oxygénés. Les sulfates réduits en sulfures permettent la synthèse des acides aminés soufrés (cystéine et méthionine) ou encore de coenzymes. La réduction aérobie des sulfates est très complexe, après formation 3' phosphoadénosine 5' phosphosulfate, ce dernier est réduit en sulfite SO_3^{2-} , puis directement en sulfure d'hydrogène H_2S . La cystéine peut alors être synthétisée à partir de H_2S (chez les plantes et les bactéries).

Lors de la réduction catabolique des sulfates, qui correspond à la dissimilation, l'accepteur final d'électron est le sulfate et le donneur d'électron est de dihydrogène (H_2).



De plus, il existe dans le sol des bactéries capables de ré-oxyder l'hydrogène sulfuré en sulfate (bactéries chimiolithotrophes).

- **Fixation de soufre dans les sédiments**, elle implique la précipitation de cet élément dans des conditions anaérobies en présence de Fer. Les sédiments représentent la principale réserve de soufre dans la biosphère.

Chapitre 11

1. Microorganismes. Généralités

Les microorganismes existent sur Terre depuis des milliards d'années et sont la source de toutes les autres formes de vie. Ils constituent un ensemble d'organismes microscopiques existant en tant que cellule seule ou en groupe, qui se diffèrent par leur morphologie, leur physiologie, leur mode de reproduction et leur écologie.

Grâce à sa membrane, la cellule délimite un espace clos dans lequel peuvent intervenir de multiples processus chimiques. Trois types de cellules sont distingués, chaque type de cellules définit ce qu'on appelle un domaine : eucaryote, archée et bactérie (figure 4).

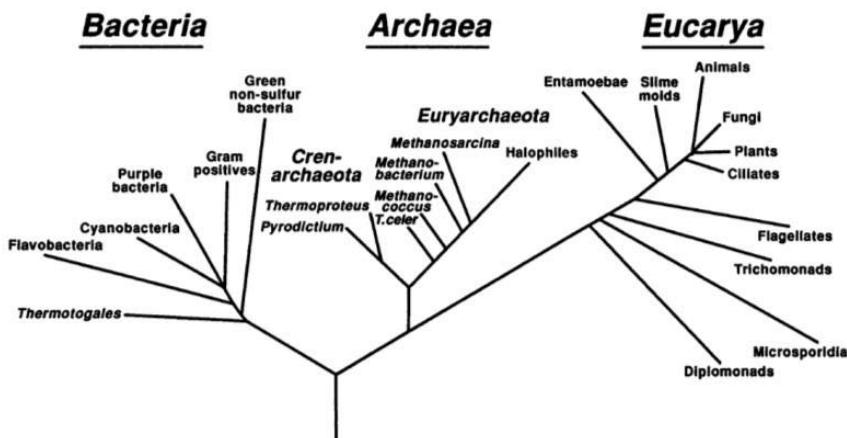


Figure 4. Domaines du vivant.
(<https://www.researchgate.net/>)

Le développement des méthodes moléculaires, dans les années 1990, a permis de décrire plus précisément les microorganismes et d'établir un nouveau système de classification fondé sur une comparaison de la séquence du gène codant la sous-unité 16S de l'ARN ribosomal (ARNr16S). En 1992, Carl Woese et ses collaborateurs présentent la première librairie de séquences de gènes d'ARNr16S. Ce marqueur biologique de l'identité est présent chez tous les procaryotes. Il a servi de pilier à la classification taxonomique des microorganismes jusqu'à ce jour, et par conséquent à la description des communautés bactériennes de l'environnement. Sur cette base, le Bergey's Manual of Systematic Bacteriology définit les groupes taxonomiques selon sept principaux niveaux : Domaine, Phylum, Classe, Ordre, Famille, Genre, Espèce.

La plupart des microorganismes sont sans danger et beaucoup sont bénéfiques, voire indispensables. Ils sont retrouvés dans tous les écosystèmes (eau, air, sol, aliment....) et leur impact sur ces derniers est considérable. Ils assurent les cycles biogéochimiques de l'oxygène, du

carbone, de l'azote et d'autres éléments essentiels à la vie. Ils créent et assurent l'équilibre de l'atmosphère, la purification des eaux et la fertilisation des sols. Ils ont une importance cruciale dans la digestion et l'absorption des aliments que nous ingérons, et dans le développement de notre système immunitaire.

Les microorganismes sont aussi la clé pour répondre à des questions aussi fondamentales que la nature et l'origine des premières cellules, le rôle de l'ADN, support de base de l'hérédité et du transfert de l'information du gène à la protéine. Par leur diversité, ils permettent des découvertes sur le métabolisme aussi bien que sur l'organisation des systèmes vivants.

2. Interactions entre les microorganismes

Lorsque plusieurs microorganismes cohabitent dans le même milieu, ils forment une association microbienne, les relations peuvent avoir lieu au sein de la même espèce (interactions intraspécifiques) ou entre individus appartenant à des espèces différentes (interactions interspécifiques). Ces interactions peuvent être conflictuelle ou bénéfiques.

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

- **Compétition** : est une interaction négative, dans ce type d'interaction deux ou plusieurs microorganismes ont une même ressource environnementale limitée qu'il s'agisse d'un élément nutritif ou d'espace vital. Souvent le microorganisme qui est le plus affecté par cette compétition est éliminé, tandis que microorganisme qui survit prospère.
- **Parasitisme et préation** : se sont des interactions négatives, l'exemple le plus connu dans le cas de parasitisme, est celui entre certaines bactéries dans le sol. *Bdellovibrio bacteriovorus* se fixent sur de nombreuses bactéries à Gram négatif, elles pénètrent dans leur cytoplasme s'y multiplient et font éclater la cellule hôte en libérant les cellules filles. Certains virus bactériens (bactériophages) établissent une relation de lysogénie, procurant à la bactérie des caractères nouveaux. Exemples : production de toxines chez *Corynebactérium diphtheriae*, ou encore le cas de certains mycètes impliqués dans le biocontrôle ; exemple : *Rhizoctonia solani* qui parasite *Mucor*.

Dans le cas de la préation, une espèce est dénommée prédateur tandis qu'une autre espèce est dénommée proie. En interaction, le prédateur profite de cette relation, contrairement à la population de proie.

- **Amensalisme** : est une interaction négative, un microorganisme est inhibé et l'autre est non affecté. L'exemple le plus connu est celui de l'inhibition de la croissance d'une espèce bactérienne par un antibiotique sécrété dans le milieu par une autre. Exemple : les streptocoques sont des espèces amensales, quand ils sont combinés avec *Penicillium*, l'antibiotique (pénicilline) produit par ce dernier détruit les streptocoques sans l'affecter.

2.2. Les interactions bénéfiques sont bénéfiques sur l'un ou plusieurs intervenants. Parmi elles, on trouve la coopération, le mutualisme et le commensalisme.

- **Coopération** : est une relation positive, dans laquelle les deux partenaires profitent de leur association, sans qu'elle soit obligatoire pour aucun d'eux.
- **Mutualisme** : est une relation positive, les deux partenaires ont une influence bénéfique l'un sur l'autre, éventuellement l'association est nécessaire à la survie des deux microorganismes. Ce type d'association est fréquent dans le sol, en raison des relations trophiques entre plusieurs groupements fonctionnels, exemples: fixateurs d'azotes et bactéries photosynthétiques, cellulolytiques et algues, sulfato-réductrices et sulfo-oxydantes, bactéries syntropes avec bactéries méthanogènes ou sulfato-réductrices. C'est le cas aussi, de bactéries *Symbiobacterium thermophilum* et *Bacillus*. *Symbiobacterium thermophilum* ne peut être cultivée sans la présence de *Bacillus* qui lui fournit du CO₂ issue de sa respiration. Le CO₂ permet à *Symbiobacterium thermophilum* de compenser l'absence d'anhydrase carbonique, enzyme responsable de plusieurs processus (photosynthèse.....).
- **Commensalisme** : est une interaction où un microorganisme en tire un bénéfice mais l'autre n'en tire aucun.

En plus des interactions négatives et positives, les réactions entre les microorganismes peuvent être neutres, (les deux populations se multiplient sans aucune interaction).

3. Quorum sensing

« L'art et la manière de transmettre l'information, de coopérer et de coordonner une communauté ».

3.1. Définition et généralités

Le Quorum sensing (QS) est un mécanisme de signalisation intercellulaire favorisant la coopération bactérienne intra et inter spécifique. Ce mécanisme permet aux bactéries de communiquer entre elles via des molécules dites « signal ». Ce système repose sur la densité de

cellules bactériennes et sur la quantité de molécules signal présentes dans l'environnement (la quantité de molécule signal est directement liée au nombre de cellules bactériennes). Lorsque la densité bactérienne augmente, la concentration des molécules signal augmente, jusqu'à atteindre un certain seuil à partir duquel l'activité bactérienne en question est activée ou réprimée selon le cas. En effet, lorsque les molécules signal sont en quantité suffisante, elles se lient à leur récepteur protéique intracellulaire et l'ensemble se comporte en facteurs de transcription, en se fixant à l'ADN pour réguler les gènes ciblés.

Ce système coordonne et synchronise l'expression d'une multitude activités bactériennes au sein de la communauté comme par exemple : la formation de biofilms, la nodulation, la production de facteur virulence, la mobilité, la production de polymères extracellulaires, la bioluminescence..... (figure 5). La population bactérienne agit donc ainsi dans un intérêt commun.

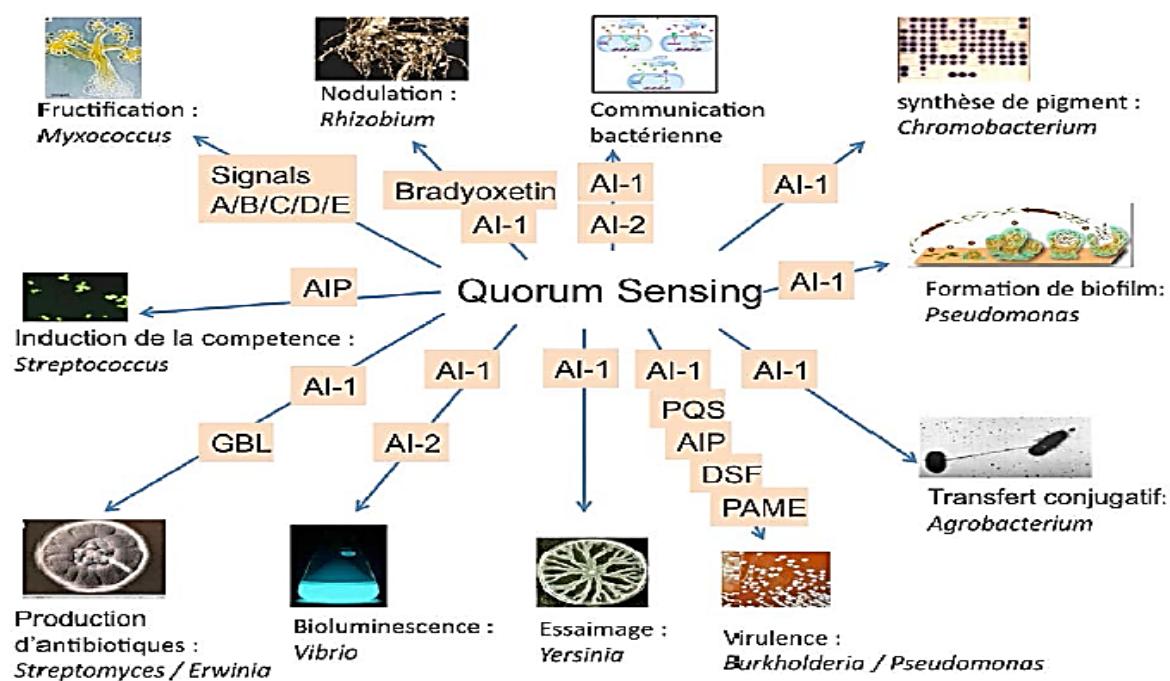


Figure 5. Exemple d'activités bactériennes régulées par le quorum sensing (Doberva, 2016).

3.2. Structure d'auto-inducteurs de bactéries modèles dans l'étude du quorum sensing

Les molécules du QS sont différentes selon les types de bactéries, comme il est présenté sur la figure 6.

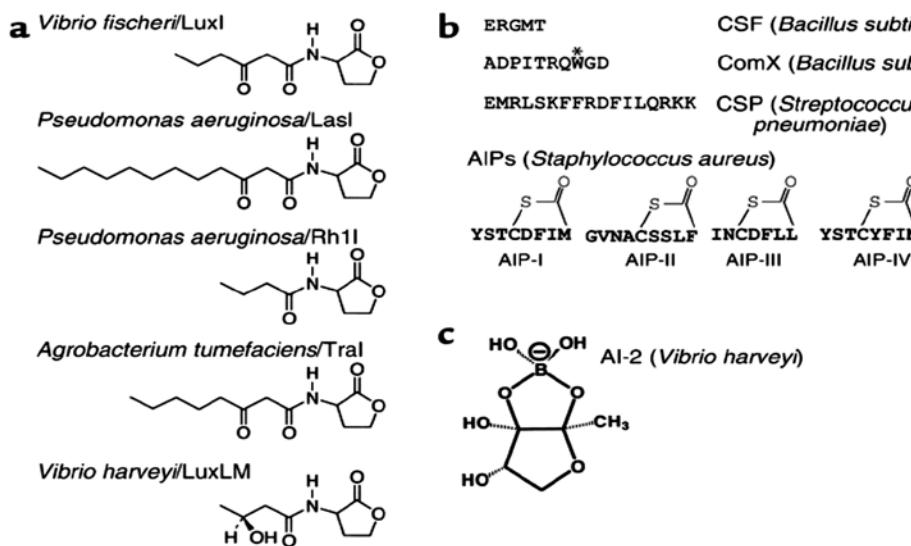


Figure 6. Structure d'auto-inducteurs, (a)-Auto-inducteurs AHL chez de nombreuses bactéries à Gram-, (b)- Sélection d'auto-inducteurs de bactéries à Gram + (AIP), (c)- AI-2 de *Vibrio harveyi* (Camilli et Bassler, 2006).

3.3. Mécanisme général du quorum sensing chez les bactéries à Gram négatif

Les bactéries à Gram⁻ (protéobactéries) peuvent produire un auto-inducteur type 1, Acylhomosérines lactones (AHL), via une AHL-synthase (exemple : LuxI). A faible densité, les molécules d'AHL sont activement transportées du milieu extérieur vers le cytoplasme par un processus de transport dépendant de l'ATP. A forte concentration, le transport s'effectue par diffusion passive. Lorsque la concentration d'AHL atteint un seuil (Quorum State), les molécules auto-inductrices d'AHL interagissent avec la protéine régulatrice R (exemple : LuxR), le plus souvent un régulateur transcriptionnel. Le complexe R-AHL (AHL-LuxR) se lie au promoteur des gènes cibles et initie leur transcription ainsi couplée à la densité bactérienne.

Deux catégories principales d'enzymes inactivent AHL :

- AHL lactonases qui hydrolysent le cycle lactone.
- AHL acylases (AHL amidases) qui libèrent l'acyl de l'homosérine lactone.

3.4. Mécanisme général du quorum sensing chez les bactéries à Gram positif

La majorité des bactéries à Gram⁺ utilisent comme signaux moléculaires des AIPs (auto-inducing peptides). Lorsque la concentration extracellulaire d'AIPs est élevée, ils se lient à leur récepteur membranaire, puis activent les gènes cibles par une cascade de phosphorylation.

Plusieurs types d'AIPs sont connus : AIPs I à IV chez *S. aureus* qui lui permettent de contrôler la production de facteur de virulence, ComX (Competence X) chez *B. subtilis* qui lui permet de gérer la sporulation et GBAP (Gelatinase Biosynthesis Activating Pheromone), chez *Str. faecalis* qui favorise la régulation de facteurs de virulence.

3.5. Quorum sensing intra et inter domaine

Les bactéries ne sont pas les seuls microorganismes qui peuvent communiquer via le QS. En effet, les champignons unicellulaires, quelques phytoplanctons et les archées ont également mis en place des mécanismes de ce type.

3.5.1. Communication intra-domaine

- **Quorum sensing entre les archées :** quelques études ont montré que les archées utilisent les mécanismes de QS pour communiquer entre elles, exemples : une archée *Natronococcus occultus*, isolée d'un lac salé produit des molécules d'AHL. Une autre archée isolée de boue de stations d'épuration, *Methanosaeta harundinacea*, produit aussi une AHL carbonylée. Les méthodes utilisées pour détecter et caractériser la présence des AHLs sont les mêmes que pour les AHLs produites par les bactéries.
- **Quorum sensing entre les eucaryotes :** il a été démontré que les levures comme *Candida albicans* et *Saccharomyces cerevisiae*, sont capables de produire des molécules signal nommées farnesol. Des composés comme le tyrosol d'alcool aromatique chez *C. albicans*, le phenylethanol et le tryptophol chez *S. cerevisiae* ont été également détectés comme molécules de communications chez ces microorganismes.

3.5.2. Communication inter-domaine

Les communications inter-domaine peuvent avoir lieu entre les plantes et les bactéries vivant en association, ainsi qu'entre les animaux et les bactéries par la production des molécules signal.

4. Succession microbienne

La décomposition ou la dégradation, regroupe l'ensemble des processus par lesquels les matières organiques (MO), (figure 7), qu'elles soient d'origine végétale, animale..... sont progressivement transformées en différentes formes de composés organiques et inorganiques par l'intervention successive des microorganismes (bactéries et champignons hétérotrophes). Cette décomposition est contrôlée principalement par trois facteurs : le climat, la qualité de la matière organique et l'abondance des microorganismes décomposeurs. De manière générale, les bactéries sont associées à la minéralisation de composés simples et riches en énergie alors que les champignons sont souvent considérés comme les principaux décomposeurs des composés complexes.

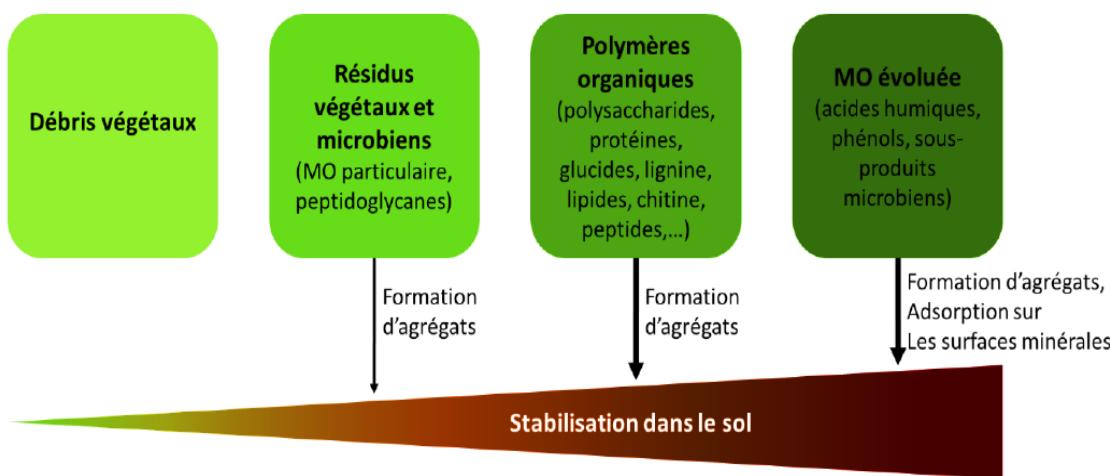


Figure 7. Composition de la matière organique (Lehman et Kleber, 2015).

Les successions microbiennes sont caractérisées par la présence de groupes microbiens qui possèdent des caractéristiques écologiques type stratégies-r (copiotrophes) et stratégies-K (oligotrophes).

Selon la littérature, la décomposition de la MO est basée sur les interactions entre ces deux groupes fonctionnels de microorganismes, les stratégies r et les stratégies K.

Une bactérie est définie comme oligotrophe si elle répond positivement à deux conditions, (i) croissance sur un milieu avec une teneur en matière organique de l'ordre de 1 à 15 mg C1⁻¹, (ii) puis croissance sur un milieu enrichi en carbone. Les microorganismes stratégies-K seraient plutôt impliqués dans la dégradation de la matière organique native du sol. Parmi les oligotrophes, on retrouve les bactéries du phylum *Acidobacteria*.

Les copiotrophes sont des microorganismes consommant de la matière organique labile, ils sont incapables de se développer dans un milieu carencé. Ils sont censés être dominants dans les environnements présentant une grande quantité de matière organique. De ce fait, les microorganismes stratégies-r seraient plutôt impliqués dans la dégradation de la matière organique fraîche. Parmi ces bactéries copiotrophes, on retrouve le phylum *Bacteroidetes* et les classes *Beta-* et *Gamma -proteobacteria*.

Cependant, certaines bactéries, tels que les bactéries des phylums : *Firmicutes* et *Actinobacteria* et de la classe : *Alphaproteobacteria*, auraient des statuts trophiques intermédiaires et ne pourraient pas être classées dans une de ces deux catégories.

Lorsque il s'agit des litières labiles et riches en nutriments, les décompteurs intervenants sont des copiotrophes, comme les microorganismes opportunistes. Ces derniers possèdent la capacité de synthétiser des enzymes hydrolytiques afin de décomposer le carbone accessible au sein de la MO. A l'inverse, lorsque la ressource est rare et difficile d'accès (litière récalcitrante et pauvre en nutriments), cela, favorisera une croissance lente de la biomasse principalement en stimulant des microorganismes oligotrophes comme les champignons lignolytiques. Ces microorganismes qui arrivent plus tardivement lors de la succession microbienne sont capables de synthétiser des enzymes oxydatives décomposant le carbone peu accessible comme la lignine et/ou les métabolites secondaires comme les tannins.

Comme cité précédemment, et dans le cadre de la dynamique de la matière organique du sol, on admet que les microorganismes stratégies-r apparaissent dans le stade précoce de la décomposition de la matière organique fraîche, contrairement aux stratégies-K intervenant plutôt au stade tardif.

Les microorganismes étant à l'origine de transformation des résidus végétaux en MO évoluée communément appelée humus, qui est également riche en N et P, ce qui lui confère un rôle de réservoir en nutriments pour les plantes et donc un rôle central dans la fertilité du sol.

La base de la fertilité naturelle des sols repose d'une part sur la dégradation du substrat en éléments minéraux (N, S, P,...) et d'autre part sur le recyclage des molécules organiques complexes en éléments minéraux simples accessibles aux plantes.

Chapitre III

1. Interactions plantes-microorganismes

Dans leurs environnements plus ou moins anthropisés, les plantes sont en constante interaction avec des microorganismes (bactéries, champignons.....) à la fois au niveau de leur phyllosphère et de leur rhizosphère. L'interaction des plantes avec les microorganismes peut être classée en trois grandes catégories : positives (interactions symbiotiques), négatives (dans lesquelles l'une ou les deux parties sont lésées par l'autre comme dans la pathogénèse) et interactions non pertinentes neutres.

1.1. Phyllosphère. Définition et généralités

Le terme phyllosphère désigne la communauté de microorganismes qui vivent en relation avec les plantes, en particulier sur les feuilles, les tiges, les bourgeons, les fleurs (les parties aériennes de la plante). Ces microorganismes vivent à la fois sur les surfaces des organes végétaux (généralement appelés phylloplane) ou à l'intérieur des tissus végétaux (endosphère). Cette communauté est composée de bactéries, de virus, de champignons, d'algues, d'archées et rarement de protozoaires et de nématodes. Les bactéries dépassent de loin les autres groupes, à la fois en nombre de cellules et en diversité de groupes taxonomiques.

Sur les feuilles ce sont près de 10^6 à 10^7 bactéries qui seraient présentes par cm^2 soit 10^{26} cellules bactériennes à l'échelle du globe et 2 à 13 millions d'espèces de bactéries résideraient dans la phyllosphère. Les champignons filamentueux, eux, y seraient plus rares, détectables sous forme de spores transitoires, tandis que les levures y seraient plus abondantes. Parmi les microorganismes les plus présents sur la phyllosphère se trouvent des bactéries du genre *Sphingomonas*, *Methylobacterium* et *Flavobacteria*.

Bien que les surfaces aériennes soient souvent un environnement inhospitalier pour les microorganismes, car il s'agit d'un système ouvert fortement influencé par les conditions abiotiques et la faible disponibilité des nutriments, les espèces microbiennes ont réussi à coloniser cet environnement.

Les interactions jouent un rôle important sur l'homéostasie des plantes et offrent certains avantages tels que : la promotion de croissance des plantes, la défense contre les agents pathogènes et, en général, la performance des plantes pour faire face à différents stress.

Les interactions avec la phyllosphère commencent par la dispersion de l'inoculum provenant de différentes sources : l'air, l'eau de pluie, le sol, les insectes vecteurs, les graines et même les excréments d'animaux. L'inoculum initial arrive à l'organe végétal et procède à son installation en surface. Après la mise en place, l'adhésion se poursuit. La majorité des microorganismes

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

phyllosphériques étant commensaux, ils n'activent généralement pas les défenses immunitaires de la plante. Étant donné que les conditions de surface des feuilles et des autres organes aériens sont difficiles, les microorganismes de la phyllosphère ont tendance à former de véritables biofilms pour se protéger des facteurs environnementaux agressifs.

Dans le cadre de leurs relations, les microorganismes de la phyllosphère vivent dans un milieu oligotrophe et sont donc très dépendants de leur capacité à exploiter les ressources en carbone et en azote fournies par la plante. Ces derniers, aident les colonisateurs microbiens à se nourrir et à soutenir leur métabolisme (méthanol, isoprène....). Des études ont démontré que quelques groupes de microorganismes associés aux feuilles sont capables de fixer l'azote des sources atmosphériques. D'autres études ont démonté que les microorganismes solubilisant les phosphates ne se trouvent pas seulement dans la rhizosphère mais aussi dans la phyllosphère. Un pourcentage important d'isolats bactériens isolés de la phyllosphère étaient capables de solubiliser les phosphates pour améliorer la croissance des plantes dans les environnements présentant une carence en P. Certains microorganismes de la phyllosphère produisent des effets de promotion de la croissance des plantes, directs ou indirects (figure 8), comme exemples, les bactéries produisant des antibiotiques (phénazines et pyrroles), des hormones de croissances (auxines et cytokinines) et des vitamines pour leurs hôtes. Il est même démontré que les microorganismes des plantes pourraient protéger les feuilles de certains UV et les protéger des herbivores et autres phytophages en produisant des métabolites secondaires.

Dans le microbiome de la phyllosphère, il existe aussi des microorganismes pathogènes responsables de maladies diminuant la croissance des plantes voire causant leur mort. Ces microorganismes sont transportés par le vent, les précipitations ou les animaux et peuvent pénétrer dans la plante par les lésions sur les feuilles, les tiges ou l'écorce.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

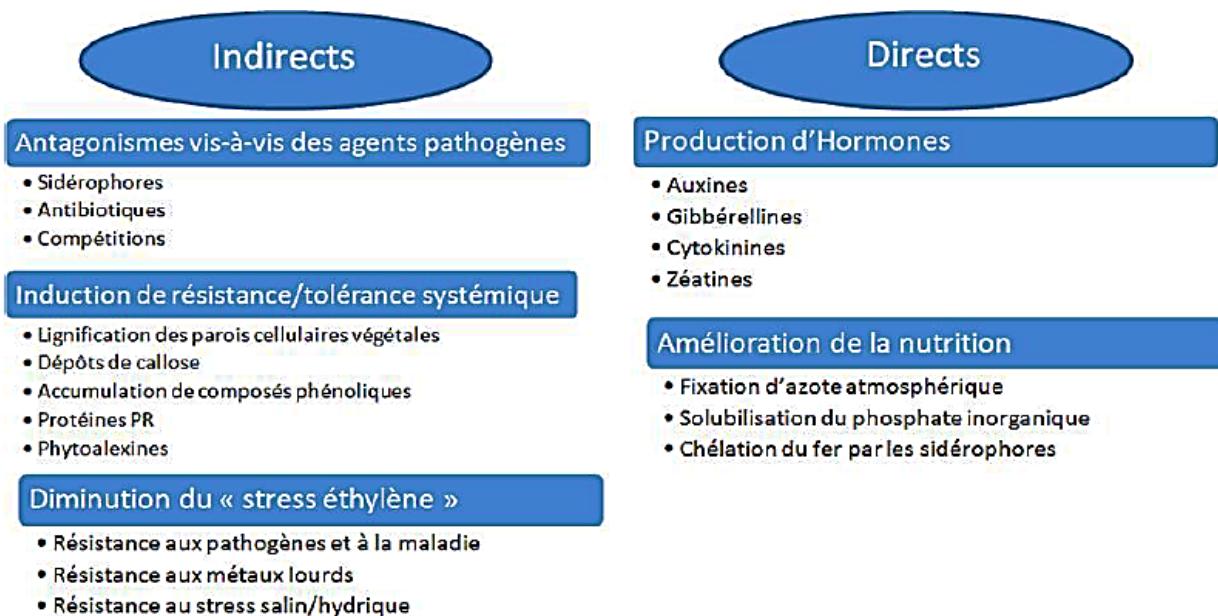


Figure 8. Influence des microorganismes sur la plante (Durand, 2018).

1.2. Rhizosphère. Définition et généralités

La rhizosphère est subdivisée en trois grandes composantes qui interagissent ensemble : la rhizosphère sol, la rhizoplane et les racines.

La rhizosphère sol telle que définie dans le chapitre I est considérée comme étant la partie du sol directement influencé par le système racinaire de la plante. Ainsi, durant leur croissance, les racines libèrent activement ou passivement une gamme de composés organiques tels que : le galactose, le glucose, le fucose, le mannose, le xylose et l'arabinose, des acides carboxyliques et des acides aminés. La rhizoplane peut être considérée comme étant la surface des racines, le microbiote associé étant lié à la surface des racines. De plus et selon littérature cette surface des racines, inclue également les particules du sol qui y adhèrent. Plusieurs études ont démontré que les microorganismes du sol interagissent avec les racines des plantes et les constituants du sol à l'interface entre les racines et le sol. Finalement, les racines font partie du système dû au fait que certains microorganismes, les endophytes, sont capables de coloniser leurs tissus et influencer leur croissance.

Les microorganismes qui colonisent la rhizosphère sont classés en trois catégories : les microorganismes pathogènes, les microorganismes commensaux, et ceux qui sont bénéfiques à la croissance de la plante. Pour les microorganismes bénéfiques, il est possible de distinguer deux

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

grands groupes dans le cas des bactéries telluriques : ceux établissant une relation symbiotique avec la plante hôte et ceux non symbiotiques vivant librement dans le sol. La relation de symbiose implique généralement la formation de structures spécialisées, comme les nodosités sur les racines de la plante que nous développerons en III.1.3.2. Les bactéries du genre : *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Devosia*, *Ensifer*, *Frankia*....., font partie de ce premier groupe et sont qualifiées de « plant growth promoting rhizobacteria » symbiotique (PGPR). Le second groupe est composé de bactéries vivant librement dans le sol, à proximité des racines, elles appartiennent à différents genres, parmi lesquels : *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Curtobacterium*, *Klebsiella*.....

Les champignons telluriques bénéfiques pour la plante se répartissent en deux groupes, les champignons mycorhiziens qui établissent une symbiose obligatoire avec les racines de la plante que nous développerons en III.1.3.1, et les endophytes racinaires qui sont des organismes mutualistes pouvant donc établir des interactions mutuellement bénéfiques avec la plante.

La plante investit une partie de ses ressources pour entretenir des relations avec les microorganismes de la rhizosphère, en libérant dans l'habitat rhizosphérique une partie du carbone qu'elle fixe par photosynthèse. Cette libération conduit à un échange mutuellement bénéfique puisque les microorganismes vont être bénéfiques en termes de croissance de développement, de nutrition ou encore d'immunité pour la plante. Les nombreux métabolites produits par les souches PGPR peuvent être classés en fonction du type d'action qu'ils vont provoquer, impliquant des effets indirects ou directs comme déjà cité précédemment. Le mode d'action indirect s'observe en présence d'un agent pathogène. Il conduit à une modification des équilibres microbiens dans la rhizosphère qui aboutira à une protection de la plante par suppression des microorganismes nuisibles. Par un mode d'action direct, les bactéries stimulent la croissance des plantes, même en absence d'agent pathogène.

1.3. Interactions spécifiques

Plusieurs interactions, bénéfiques (symbioses) ou non (pathogénie) sont observées entre les plantes et les microorganismes. Parmi les interactions bénéfiques, et tel quel est présenté dans le tableau IV, on peut citer les symbioses fixatrices d'azote, les associations avec les bactéries promotrices de croissance (PGPR : Plant Growth-Promoting-Rhizobacteria) ou de santé, les interactions avec les champignons mycorhizogènes.....

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Tableau IV. Principaux types de symbioses végétales (Garcia, 2001).

Plantes	Microorganismes	Structure spécialisée	Remarque
Angiosperme : <i>Gunnera</i>	Cyanobactérie hétérocystée		Symbiose fixatrice de N ₂
Gymnosperme : <i>Cycas</i> , <i>Macrozamia</i>	Cyanobactérie Hétérocystée	Racine coralloïde	Symbiose fixatrice de N ₂
Champignon	Algues		Lichens non fixateurs de N ₂
Champignon	Cyanobactérie Hétérocystée		Lichens fixateurs de N ₂
Légumineuse	<i>Rhizobium</i> <i>Bradyrhizobium</i>	Nodule racinaire	Symbiose fixatrice de N ₂
Légumineuse	<i>Azorhizobium</i>	Nodule racinaire	Symbiose fixatrice de N ₂
8 familles d' <i>Angiospermes</i>	<i>Frankia</i>	Nodule actinorhizien	Symbiose fixatrice de N ₂
Gymnospermes, <i>Angiospermes</i>	Champignon : Basidio-, Asco-, et Phyco- mycètes	Ectomycorhize	
Gymnospermes, <i>Angiospermes</i> Bryophytes, Pteridophytes	Champignon : Phycomycètes	Endomycorhize	
Gymnospermes, <i>Angiospermes</i>	Champignon : Basidio- et Asco-mycètes	Ectoendomycorhizes	
<i>Azolla</i> (fougère aquatique)	Cyanobactérie hétérocystée	Cavité foliaire	Symbiose fixatrice de N ₂

« Les différentes symbioses, mycorhiziennes, rhizobiennes, actinorhiziennes sont plus particulièrement abordées dans ce chapitre».

1.3.1. Symbiose mycorhizienne. Définition et généralités

Les mycorhizes résultent d'une union durable basée sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Les racines d'environ 80 % de toutes sortes de plantes vasculaires sont impliquées dans ces types d'associations symbiotiques. La présence de

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

mycorhizes est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les *Brassicaceae*, les *Caryophyllaceae*, les *Cyperaceae*, les *Juncaceae*, les *Chenopodiaceae* et les *Amaranthaceae* qui présentent très peu d'associations mycorhiziennes.

D'après la morphologie de l'organe résultant de l'association plante-symbiose fongique, différents types de mycorhizes sont distingués. Les endomycorhizes et les ectomycorhizes sont les plus fréquentes et les plus étudiées.

- **Endomycorhizes** : ces dernières sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales (figure 9, A). Il existe plusieurs types d'endomycorhizes : les endomycorhizes des Orchidées formées par des Basidiomycètes, les endomycorhizes des Ericacées associées aux Ascomycètes (*Pezizaceae*), les endomycorhizes des Cistacées (Ascomycètes hypogés : *Terfeziaceae*), et les endomycorhizes à vésicules et arbuscules (VA, cas le plus répandu). Chez les endomycorhizes à VA, le champignon se développe d'abord entre les cellules du cortex, puis dans les cellules de l'hôte, où il forme des arbuscules. Ce sont des structures très ramifiées de forme arborescente. Au cours de son développement, le champignon forme aussi des vésicules qui sont des renflements d'hyphes contenant des lipides. Les vésicules sont des organes de réserve pour le champignon. Les vésicules et les arbuscules peuvent coexister dans une même racine.
- **Ectomycorhizes** : les champignons ectomycorhiziens (figure 9, B) vivent à l'extérieur au contact de la racine et forment trois structures caractéristiques : un réseau d'hyphes extramatricielles en relation avec le sol et les fructifications du champignon, un manteau de cellules fongiques qui entoure la racine et un réseau dit « de Hartig » constitué d'hyphes qui s'allongent vers le centre de la racine entre les cellules de l'épiderme et les cellules corticales sans pénétrer les cellules. Ce type d'association est principalement représenté chez les essences forestières des régions tempérées, méditerranéennes et boréales. Il s'agit généralement des champignons de la famille des *Basidiomycota* ou des *Ascomycota* qui colonisent la plupart des arbres et arbustes.

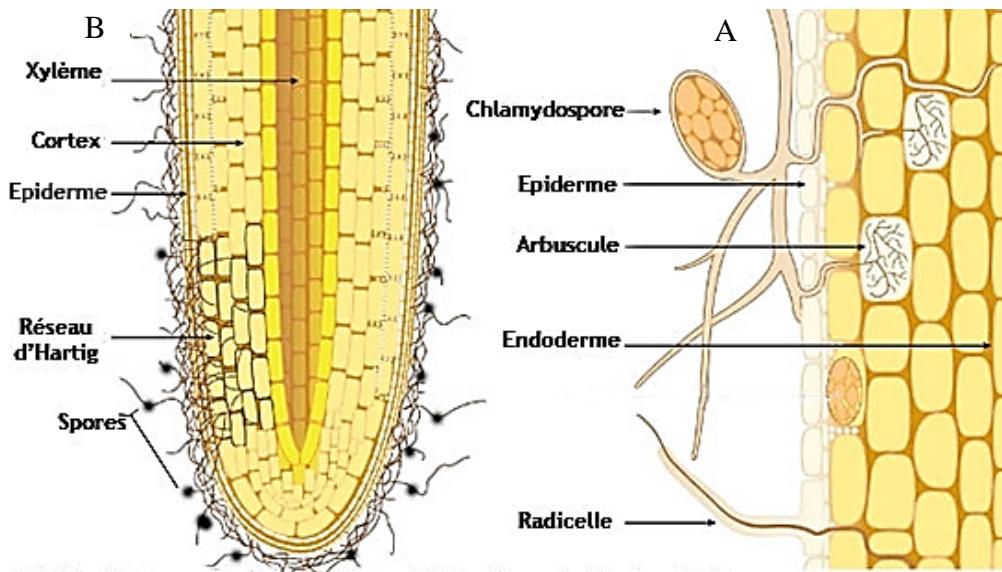


Figure 9. Symbioses : endomycorhizienne (A) et ectomycorhizienne (B).
[\(<http://jardindemaud.fr/literat/litvers.html>\)](http://jardindemaud.fr/literat/litvers.html)

- **Ectendomycorhizes :** il s'agit de formes intermédiaires entre les deux types précédents. Elles sont caractérisées par un manchon fongique entourant les racines et la pénétration du champignon à l'intérieur des cellules externes sous forme de peloton (arbutacées) ou d'hyphes très courts (monotropacées).

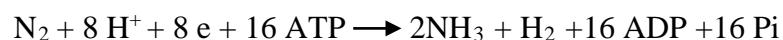
Les champignons mycorhiziens utilisent les hydrates de carbone élaborés par les plantes hôtes via la photosynthèse et en contrepartie, ils assurent le transport des éléments minéraux nutritifs très peu mobiles dans le sol comme le phosphore. Cet élément se retrouve en grande partie immobilisé par le fer, l'aluminium ou le calcium sous des formes difficilement accessibles par les plantes. Cette amélioration de la nutrition minérale des plantes concerne également d'autres macroéléments (N, K) et oligoéléments (B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si et Zn). L'amélioration de la nutrition hydrique attribuée à une meilleure utilisation de l'eau par la plante a également été démontrée par cet effet de mycorhize. Les associations mycorhiziennes jouent également un rôle dans la décomposition et la minéralisation de la matière organique tellurique au bénéfice de la plante hôte. De nombreux résultats de recherche attribuent à la symbiose mycorhizienne un effet bioprotecteur par une réduction de l'effet pathogène de certains agents phytoparasites. D'autres études ont démontré que les phytohormones formées par les champignons mycorhiziens (auxine, gibérelline, cytokinine et éthylène) favorisent la croissance des plantes. De

plus, une nette amélioration de la structure du sol a souvent été observée en présence des mycorhizes. Les champignons mycorhiziens favorisent la coexistence entre plusieurs espèces végétales, améliorant ainsi la productivité et la biodiversité végétales dans ces écosystèmes.

1.3.2. Symbiose rhizobienne. Définition et généralités

La symbiose rhizobienne est une association entre les plantes de la famille des *Fabaceae* couramment appelées légumineuses et des bactéries du genre *Rhizobium*.

Les légumineuses sont subdivisées en trois sous-familles : les *Mimosoideae*, les *Caesalpinoideae* et les *Papilionoideae*, elles constituent une source majeure de protéines et d'huiles végétales. On peut citer par exemple : le haricot (*Phaseolus vulgaris*), le soja (*Glycine max*), le pois (*Pisum sativum*)..... L'association entre les légumineuses et les *Rhizobium* aboutit à la formation d'un petit organe particulier au niveau des racines (rarement sur les tiges), le nodule (figure 10), au sein duquel les bactéries, grâce à leur activité nitrogénase, fixent l'azote atmosphérique et transfèrent celui-ci à la plante sous une forme combinée assimilable.



En contrepartie, la plante fournit les éléments nutritifs assurant le développement de la bactérie. C'est donc une véritable symbiose avec un échange bénéfique pour les deux partenaires. Grâce à cette association symbiotique, les légumineuses participent à la revégétalisation des écosystèmes pauvres en azote. De plus, elles constituent une source d'alimentation extrêmement importante aussi bien pour l'homme (soja, pois, haricot.....) que pour l'animal (trèfle, luzerne.....).



Figure 10. Nodule racinaire (Duhoux *et al.*, 2004).

- **Reconnaissance entre les deux partenaires :** la plante sécrète dans le sol des flavonoïdes qui sont perçus par le *Rhizobium* via une protéine régulatrice (NodD). Celle-ci déclenche l'expression des gènes nod (nod pour nodulation) aboutissant à la synthèse d'une molécule signal : le facteur Nod (FN). Les gènes nodA, nodB et nodC sont requis pour la synthèse du squelette de base du FN, consistant en un dérivé lipochito-oligosaccharidique. La perception du FN par la plante va déclencher un enchaînement d'événements aboutissant à la formation du nodule (figure 11) : (i) déformation des poils absorbants de la racine permettant d'englober la bactérie située à proximité ; (ii) formation d'un cordon d'infection conduisant la bactérie jusqu'à un primordium nodulaire ; et (iii) libération des bactéries par endocytose dans les cellules du primordium nodulaire. Au sein de ce primordium nodulaire, les bactéries se différencient en bactéroïdes, alors capables de convertir le N₂ en NH₃.

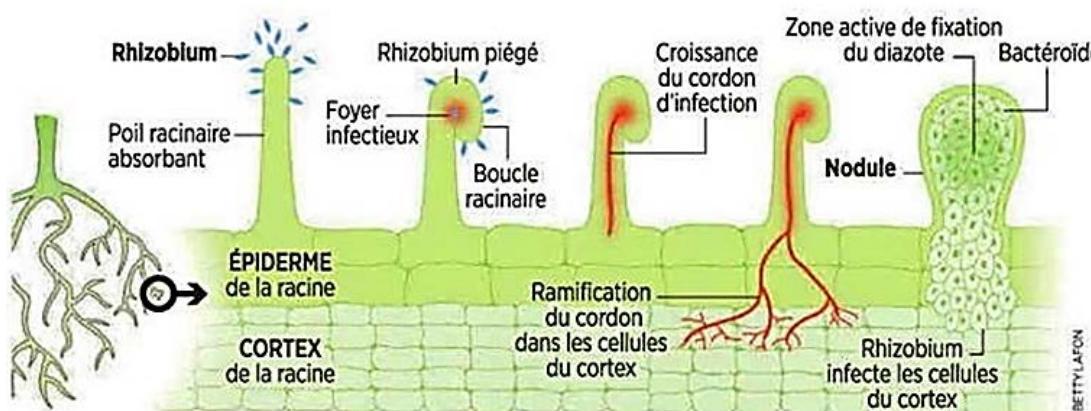


Figure 11. Formation d'un nodule à partir d'une infection par *Rhizobium*.
<http://planete.gaia.free.fr/animal/symbiose/bacteplantes.html>

1.3.3. Symbiose actinorhizienne. Définition et généralités

Les relations actinorhiziennes sont formées par l'association de souches de *Frankia* (Actinomycètes, bactéries filamentées, à Gram positif) avec huit familles de plantes non légumineuses (*Betulaceae*, *Casuarinaceae*, *Coriariaceae*, *Datiscaceae*, *Elaeagnaceae*, *Myricaceae*, *Rhamnacaceae* et *Rosaceae*). Dans ces associations, une structure originale, le nodule, est formé sur le système racinaire de la plante après un processus complexe d'interactions cellulaires et moléculaires entre la plante-hôte et le microorganisme.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Comme chez les légumineuses, le nodule actinorhizien est le siège de la réduction de l'azote moléculaire N_2 en ammoniac qui est ensuite assimilé par la plante sous forme d'acides aminés. Et contrairement aux légumineuses, le nodule des plantes actinorhiziennes est une racine latérale modifiée.

- **Processus d'infection** : ils existent deux grandes voies d'infection chez les plantes actinorhiziennes ; une voie intracellulaire et une voie intercellulaire (figure 12). Il est à noter que la même souche de *Frankia* peut, dans certains cas, infecter par des voies différentes, des hôtes d'espèces différentes, indiquant par-là, qu'un mécanisme génétique d'infection est sous le contrôle de la plante-hôte.

Infection intercellulaire : cette infection a été décrite dans les genres, *Elaeagnus*, *Ceanothus* et *Cercocarpus*. La pénétration des hyphes de *Frankia* à lieu dans la lamelle moyenne de deux cellules du rhizoderme, l'infection de la racine se poursuit par la progression intercellulaire des hyphes vers le lobe nodulaire qui est issu de cellules du péricycle opposées au pôle du protoxylème. L'invasion du lobe nodulaire par *Frankia* est intracellulaire et reste localisée au parenchyme cortical du lobe nodulaire. Dans ce type d'infection, on n'observe pas de stade prénodule, étape essentielle d'infection par l'intermédiaire des poils absorbants.

Infection intracellulaire : l'infection intracellulaire a été décrite dans les genres *Myrica*, *Comptonia*, *Alnus* et *Casuarina*. Le premier signe du processus symbiotique est une déformation des poils absorbants, induite par des molécules secrétées par *Frankia*. Les hyphes pénètrent ensuite dans la zone de courbure d'un poil racinaire, puis sont encapsulés dans une structure équivalente au cordon d'infection des légumineuses. Suite à des divisions dans le cortex de la racine infectée, une structure appelée prénodule est observée. Ce prénodule contient des cellules corticales infectées par *Frankia*, qui fixent l'azote. Le lobe nodulaire est initié dans des cellules du péricycle qui sont opposées à l'un des pôles du xylème primaire et l'invasion du lobe par *Frankia* se réalise par des hyphes issus du prénodule.

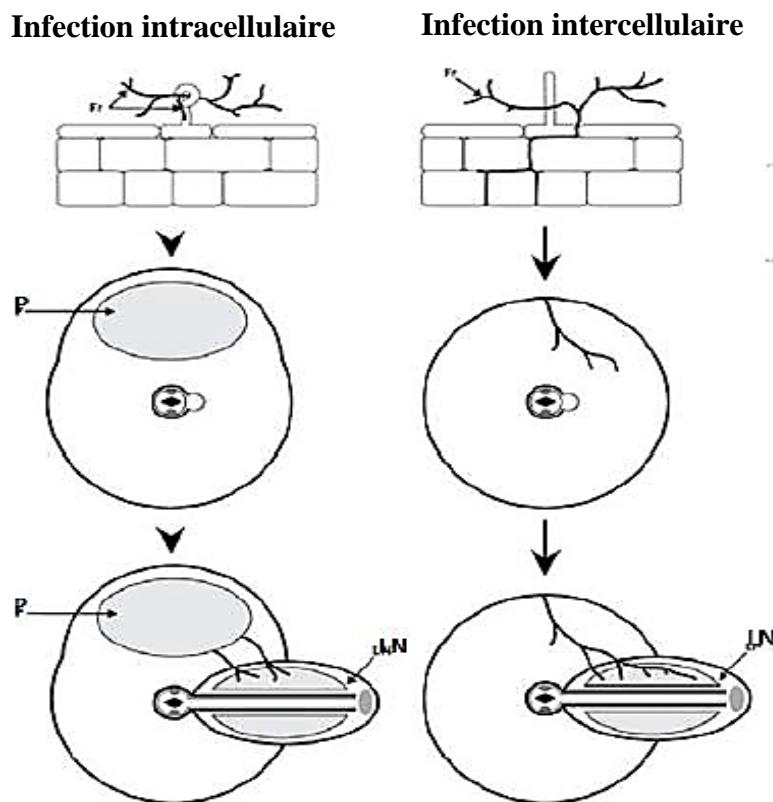


Figure 12. Comparaison entre l'infections intra et inter-cellulaire chez les plantes actinorhizien, P : prenodule, LN : lobe nodulaire.

(<https://www.researchgate.net/figure/Infections-intra-et-inter-cellulaire chez-les-plantes-actinorhizien>)

1.3.4. Maladies causées par *Agrobacterium*

Les maladies les plus connues pour être causées par les bactéries du genre *Agrobacterium* sont la tumeur du collet et la tumeur de la tige. La tumeur du collet affecte plus de 600 espèces de plantes réparties en 93 familles. Les plantes de la famille des rosacées sont particulièrement sensibles comme le pommier, le poirier, le cerisier, le rosier et le framboisier. La tumeur de la tige est rencontrée chez les plantes du genre *Rubus* comme le framboisier et le mûrier.

Agrobacterium est une bactérie de la famille des *Rhizobiaceae*, qui peut survivre dans le sol comme un microorganisme saprophyte et plus particulièrement dans les sols rhizosphériques. Ces bactéries sont pour la plupart des pathogènes des végétaux (phytopathogènes).

- **Cycle de la maladie :** lorsque les cellules végétales sont blessées, il y a libération de certains composés qui attirent la bactérie. Puisque les bactéries du genre *Agrobacterium*

sont mobiles, elles ont donc le potentiel de se diriger vers les tissus de la plante présentant une blessure. Une fois sur place, les bactéries se fixent aux cellules de la plante et une fois fixée, *Agrobacterium* transfère à la plante une partie de son matériel génétique, qui s'intègre à celui de la plante. À la suite de ce transfert du matériel génétique bactérien, le fonctionnement de la plante sera modifié. En premier lieu, il y a une production accrue d'hormones de croissance (cytokinines et auxines). Cette accumulation d'hormones se traduit par une croissance désordonnée et illimitée engendrant l'apparition de tumeurs. En deuxième lieu, il y a production et libération de composés particuliers (opines), servant de nutriments pour *Agrobacterium*. Ces composés font en sorte que la tumeur devient un environnement riche en éléments nutritifs particulièrement propices pour la croissance des bactéries.

2. Interactions animaux-microorganismes

Les microorganismes sont capables de coloniser plusieurs niches écologiques grâce à leur capacité d'adaptation.

2.1. Bioluminescence. Définition et généralités

La bioluminescence ou bio-chimi-luminescence présentée par certains êtres vivants est due à l'émission de photons par une molécule organique (luciférine) excitée à la suite d'une réaction d'oxydation catalysée par une enzyme (luciférase) (figure 13).

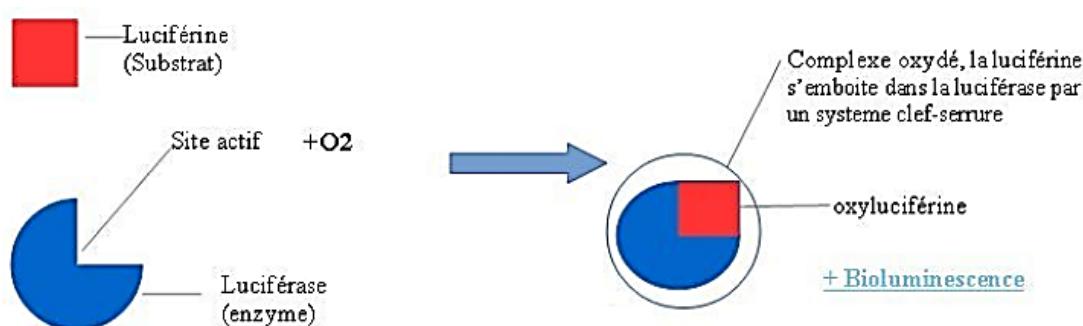


Figure 13. Bioluminescence : système luciférine/luciférase.
[\(<https://le-biomimetisme-64.websel.net/partie1>\)](https://le-biomimetisme-64.websel.net/partie1)

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Dans le cas du système de photoprotéine, le substrat et l'enzyme sont tous les deux associés sous forme d'une seule molécule préchargée, l'ajout d'un cofacteur (Ca^{++} , O_2 , H_2O_2 ou ATP) est nécessaire pour initier l'émission de lumière (figure 14). Ce mode de production de lumière est beaucoup moins commun que le système luciférine/luciférase.



Figure 14. Bioluminescence : système photoprotéine
(<https://www.cercles-naturalistes-Bioluminescence-ystème-photoprotéine>)

Le phénomène de bioluminescence est présent chez beaucoup d'êtres vivants (figure 15) : bactéries, protozoaires, champignons, plantes et beaucoup d'animaux sont également capables d'émettre de la lumière, animaux marins, plus particulièrement chez ceux qui vivent à de grandes profondeurs, certaines espèces nocturnes des eaux superficielles, ainsi que certaines espèces vivant dans les grottes. Au total, ce phénomène se retrouve dans 700 genres. L'énorme majorité des organismes bioluminescents (95 %) se trouve dans les milieux marins.



Figure 15. Exemples d'organismes bioluminescents : (A) bactérie bioluminescente, (B) poisson bioluminescent, (C) luciole bioluminescente.
(<https://www.bactéries marines qui savent briller pour survivre maxisciences.com>,
<https://www.dreamstime.com/photos-images/aliivibrio.html>, <http://www.osi-perception.org/Les-lucioles-des-insectes.html>)

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Les animaux peuvent être lumineux sur tout le corps ou sur certaines parties seulement. Certaines espèces utilisent la lumière qu'elles produisent pour communiquer, d'autres s'en servent pour se camoufler, chasser, fuir, se défendre.....

Il existe trois types de bioluminescence : bioluminescence intracellulaire, bioluminescence extracellulaire et bioluminescence symbiotique.

Un exemple très connu de la lumière froide produite par des bactéries lumineuses symbiotiques est celui de la bactérie marine *Vibrio fischeri* vivant en association avec une sépiale, *Euprymna scolopes*. L'émission de la bioluminescence permet à la seiche de se camoufler afin de d'échapper à ses prédateurs. Lorsque la bactérie *V. fischeri* vit à l'état libre dans l'eau de mer et qu'elle n'est pas en densité suffisante, elle n'émet pas de la luminescence à cause de la faible quantité des molécules signal produites qui diffuse librement dans l'eau de mer. Par contre, lorsque la bactérie colonise l'organe photophore de la seiche, elle se multiplie dans un espace restreint dans lequel on observe une proximité des cellules bactériennes qui lui permet d'arriver à la quantité seuil dans la colonie et de déclencher l'expression des gènes impliqués dans la production de bioluminescence. Chaque matin l'animal expulse une partie de la colonie bactérienne de *V. fischeri*, pour éliminer les cellules bactériennes sénescentes et éviter d'émettre de la lumière lorsqu'elle va se reposer au fond de l'océan. Elle ne conserve que 5% des bactéries qui se multiplient jusqu'à ce que la colonie atteigne à nouveau le soir venu la quantité seuil de cellules permettant d'atteindre le quorum de molécule signal.

2.2. Symbiose *Riftia pachyptila*-bactéries

Riftia est un ver tubicole géant, il peut atteindre deux mètres de long, il vit dans un tube de chitine qu'il sécrète. Ce tube lui permet de se protéger des prédateurs et des conditions environnementales difficiles. *Riftia* est dépourvu d'un système digestif, la majeure partie de son corps est un tronc à l'intérieur duquel on trouve un trophosome dont chaque cellule renferme des dizaines de bactéries sulfo-oxydantes qui utilisent les molécules de sulfure d'hydrogène (H_2S), de dioxyde de carbone (CO_2), et de dioxygène (O_2) pour synthétiser des sucres que le ver peut assimiler. Ces bactéries représentent plus de la moitié du poids total de l'animal. Les *Riftia* servent d'abri et de refuge à plusieurs petites espèces qui vivent en association avec eux (figure 16).

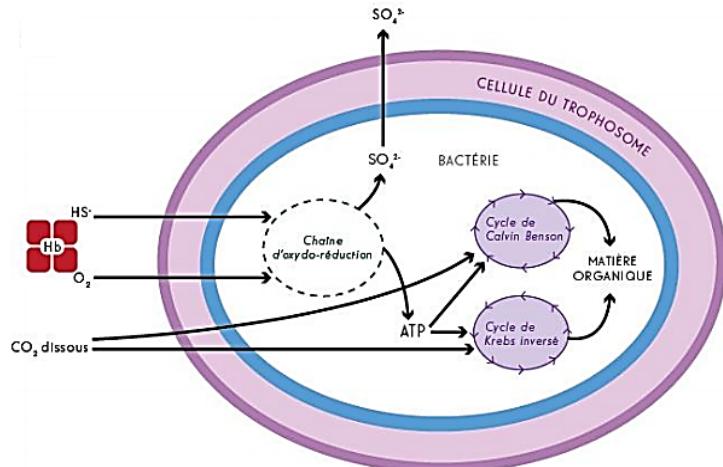


Figure 16. Synthèse de matière organique par les bactéries endosymbiotiques de *Riftia pachyptila*.

(<https://www.La-synthese-de-matiere-organique-par-les-bacteries-endosymbiotiques-de-R-pachyptila>)

3. Interactions Homme-microorganismes

Le corps humain est habité par un grand nombre de bactéries, virus et microorganismes eucaryotes unicellulaires vivant en symbiose et constituant une microflore, également appelée microbiote. Certains microorganismes sont présents en plus grand nombre que d'autres. Environ 10^{14} - 10^{15} microorganismes vivent sur ou dans le corps humain. Les bactéries composant les communautés sessiles et planctoniques interagissent et communiquent les unes avec les autres via le quorum sensing. La plupart de ces microorganismes sont bénéfiques et nécessaires pour maintenir une bonne santé.

3.1. Colonisation du corps humain par des microorganismes

Dans l'utérus de la mère, le fœtus possède un tractus intestinal stérile. À la naissance les nouveau-nés sont toujours dépourvus de microorganisme, néanmoins ils sont rapidement colonisés par une microflore dense et complexe venant de la mère, du mode d'accouchement et des facteurs environnementaux, précisément vers la quatrième heure de vie. En effet, les enfants nés par césarienne ne seront pas colonisés par les mêmes microorganismes que les enfants nés par voies naturelles. Cette microflore peut être résidente ou transitoires.

- **Flore résidente ou autochtone**, est une flore qui varie peu au cours du temps. Elle comprend l'ensemble des espèces microbiennes présentes de façon permanente (dans l'écosystème du tube digestif), et est capable de coloniser et de proliférer dans des sites spécifiques. La flore autochtone est caractéristique d'un individu, on parle alors de « carte

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

d'identité bactérienne ». Cette flore est divisée en deux sous-groupes : la flore dominante et la flore sous-dominante, comme il est présenté sur la figure 17.

- **Flore transitoire ou allochtone**, encore appelée flore de passage. Ces souches ne sont retrouvées que dans un laps de temps courts dans le tube digestif. Ces espèces bactériennes proviennent de l'alimentation et appartiennent à différents genres bactériens.

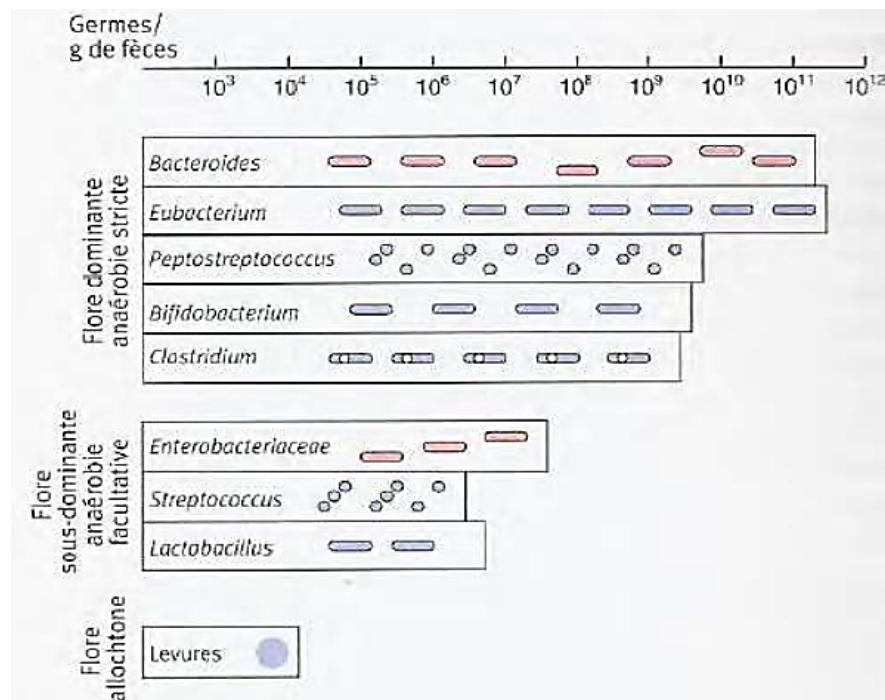


Figure 17. Flore résidente et flore transitoire du tube digestif (Collignon et Butel, 2004).

« La flore résidente et la flore transitoire peuvent être distribuées en 4 flores principales (cutanée, respiratoire, génitale et digestive ».

3.2. Flore cutanée

La flore cutanée est composée de 10^2 à 10^6 bactéries par cm^2 qui vivent soit sur la couche superficielle de l'épiderme ou bien sur la partie supérieure des follicules pileux et des conduits des glandes sébacées. La flore résidente est composée majoritairement de bactéries aérobies ou aéro-anaérobies facultatives à Gram positif. Ce sont des germes commensaux qui vivent au dépend de leur hôte sans leur causer de dommage. La flore cutanée résidente est constituée de quatre groupes : *Actinobacteria* (52%), *Firmicutes* (24%), *Proteobacteria* (16%) et *Bacteroidetes* (5%). Les genres

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

présents en plus grande quantité sont *Corynebacterium* et *Propionibacterium*, il y a également la présence de *Micrococcus* et *Staphylococcus*.

La flore transitoire polymorphe est d'origine environnementale ou peut provenir d'autres flores commensales de l'organisme, notamment de la flore digestive. Elle reflète une contamination récente et peut donc varier dans la journée, selon les activités et selon l'environnement. C'est une flore saprophyte qui se nourrit de matière organique en décomposition provenant de l'environnement. Elle peut comporter des germes potentiellement pathogènes. Cette flore est composée d'entérobactéries (*E. coli*), de streptocoques du groupe B, de *P. aeruginosa* et de *S. aureus*.

3.3. Flore respiratoire

Elle comprend (i) la flore des voies respiratoires supérieures qui est très variable et abondante au niveau du nasopharynx avec des streptocoques, des *Neisseria* et des anaérobies (tableau V). *S. aureus* est souvent présent dans le nez des sujets sains et (ii) la flore des voies respiratoires inférieures, au niveau de la trachée, la flore est minime et activement combattue par le mucus, les cils, les macrophages. L'arbre respiratoire inférieur est stérile.

Tableau V. Flores commensales prédominantes des voies aériennes supérieures

	Flore de la muqueuse buccale	Flore salivaire	Flore du pharynx	Flore des fosses nasales	Flore du conduit auditif
<i>Str. salivarius</i>	+++	+++	++		
<i>Str. a hémolytique</i>	+++	++	++	+	
Bactéries anaérobies	++	+	++		
<i>Haemophilus</i>			+		
<i>Neisseria</i>			++	+	
<i>S. epidermidis</i>				+++	+++
<i>Micrococcus</i>					++
Corynébactéries				++	+++

<https://cdn.reseau-canope.fr/archivage/valid/164609/164609-25888-32992.pdf>

+++ : quantité élevée, ++ : quantité moyenne, + : faible quantité.

3.4. Flore génitale

La flore de l'urètre est composée de staphylocoques, de microcoques, d'entérobactéries et de corynèbactéries. La flore vaginale est une flore particulière et très riche. Elle est constituée de bactéries anaérobies, de *Peptostreptococcus*, de *Propionibacterium*, de *Bifidobacterium*, de *Bacteroides* sp, de *Veillonella* sp, de *Clostridium* sp, de *Corynebacterium* sp, de *S. epidermidis*, de *Str. α-hémolytique* et de *Lactobacillus*. Les lactobacilles acidophiles par leur sécrétion d'acide lactique, entretiennent un pH bas qui limite la flore commensale. La flore vaginale est fortement influencée par la nature de l'épithélium, de l'activité oestrogénique et de la concentration en glycogène. Après la ménopause, les anaérobies et les entérobactéries sont plus abondantes.

3.5. Microbiote du tube digestif

La flore microbienne digestive se caractérise par sa complexité et sa diversité. Des variations dans le temps et dans l'espace caractérisent la composition de la flore digestive d'un individu. Ainsi les flores digestives du nouveau-né, du nourrisson puis de l'adulte sont différentes. De même la composition de la flore varie selon les segments du tube digestif avec un gradient croissant dans le sens oral-anal (figure 18). Elle dépend de la teneur du milieu en oxygène, des sécrétions du tube digestif, des nutriments disponibles et de la vitesse du transit.

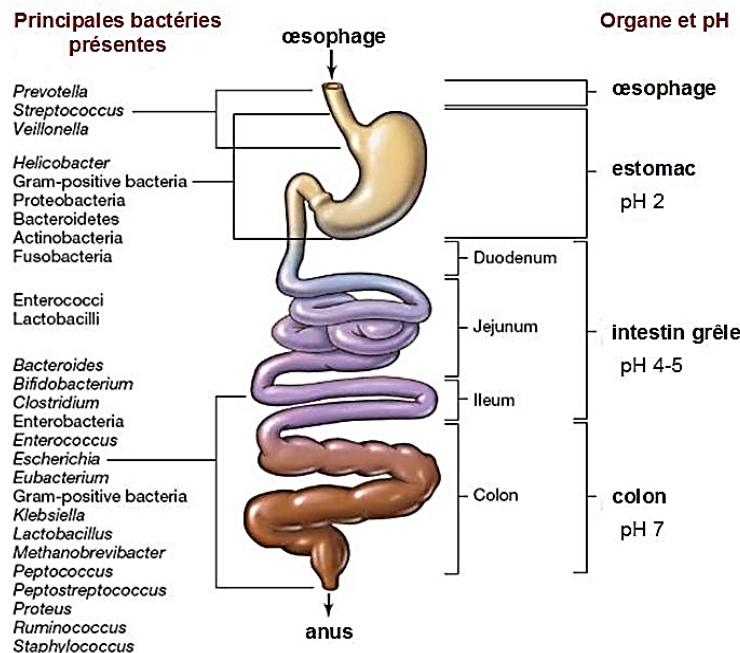


Figure 18. Répartition de la microflore du tube digestif (Goulet, 2009).

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

- **Estomac** : dans l'estomac, du fait d'un pH bas, celui-ci est une barrière chimique à l'entrée de microorganismes dans le tractus gastro-intestinal (inférieure à 10^3 UFC/g). L'utilisation d'outils moléculaires a montré que l'estomac renferme plusieurs espèces de *Proteobacteria*, de *Bacteroidetes*, d'*Actinobacteria*, de *Fusobacteria* et d'*Helicobacter pylori*. Certaines bactéries qui peuplent l'estomac sont constituées de microorganismes présents dans la cavité buccale introduites avec le passage des aliments.
- **Intestin grêle** : l'intestin grêle a deux environnements distincts, le duodénum et l'iléon, qui sont reliés par le jéjunum. Le duodénum, à côté de l'estomac est relativement acide et sa microflore normale ressemble à celle de l'estomac avec un nombre de 10^3 - 10^4 UFC/g. Du duodénum à l'iléon, le pH devient progressivement moins acide et le nombre de bactéries est en constante augmentation (jéjunum 10^4 - 10^6 UFC/g, iléon 10^6 - 10^8 UFC/g). Les bactéries fusiforme anaérobies sont typiquement présentes, attachées par une extrémité à la paroi intestinale. Il y a peu de bactéries dans l'intestin grêle où elles ne jouent pratiquement aucun rôle.
- **Gros intestin** : dans le côlon, le transit, très fortement ralenti, est à l'origine d'une stase d'où l'augmentation importante de la population bactérienne (de 10^9 à 10^{11} UFC/g). C'est une véritable chambre de fermentation, siège de très nombreuses biotransformations des aliments non assimilés au niveau du grêle. Le côlon est la seule zone colonisée de façon permanente : la flore microbienne essentiellement anaérobie est dense et active, produisant localement de nombreux métabolites. Dans le côlon, il faut distinguer 4 types de flore :

- Flore dominante : ($N > 10^9$ UFC/g) exclusivement anaérobie, *Bacteroides*, *Eubacterium*, *Bifidobacterium*, *Peptostreptococcus*, *Ruminococcus*, *Clostridium* et *Propionibacterium*.
- Flore sous dominante : ($10^6 > N > 10^8$ UFC/g), différentes espèces de la famille des *Enterobacteriaceae* (surtout *E. coli*) et les genres : *Streptococcus*, *Enterococcus*, *Lactobacillus*, *Fusobacterium*, *Desulfovibrio* et *Methanobrevibacter*.
- Flore résiduelle : ($N < 10^6$ UFC/g), bactéries en transit ou réprimées par la flore résidente.
- Flore fécale : elle renferme de nombreuses espèces mortes et n'est pas représentative des différentes niches écologiques de l'écosystème microbien digestif. L'analyse de la flore fécale ne donne qu'une vue très limitée de l'écosystème mais permet de retrouver des souches pathogènes ou potentiellement pathogènes pour l'hôte.

*La flore digestive comprend aussi divers protozoaires et des levures, avec surtout des représentants du genre *Candida*.

3.5.1. Principales fonctions du microbiote intestinal

Le microbiote intestinal exerce de nombreuses fonctions physiologiques dont les répercussions pour l'hôte sont pour la plupart bénéfiques.

- **Fonctions métaboliques** : la dégradation de la plupart des substrats joue un rôle majeur dans le maintien de la santé de l'hôte.

- Métabolisme des glucides : les substrats provenant de l'alimentation se composent principalement d'hydrates de carbone non digérés dans la partie supérieure du tube digestif. Provenant principalement des céréales, des légumes et des fruits, ces hydrates de carbone sont essentiellement composés d'amidon résistant, des polysaccharides végétaux et de certains oligosaccharides. La dégradation des polysaccharides met en jeu une série d'enzymes d'hydrolyse (polysaccharidases, glucosidases....), qui ne sont pas produites par l'hôte. Cette fonction d'hydrolyse est essentielle, car elle fournit aux bactéries du carbone et de l'énergie à partir des sucres et/ou des oligosaccharides. Les principales espèces bactériennes pour lesquelles une activité hydrolytique a été démontrée appartiennent aux genres *Bacteroides*, *Bifidobacterium*, *Ruminococcus* et *Roseburia* ainsi qu'à certaines espèces de *Clostridium*, d'*Eubacterium* et d'*Enterococcus*. La majorité des espèces bactériennes utilisent la glycolyse pour convertir les hydrates de carbone en pyruvate. Le pyruvate est ainsi le métabolite central de ces processus de fermentation ; emprunte ensuite différentes voies pour être converti en produits de fermentation qui représentent les accepteurs finaux d'électrons (figure 19).

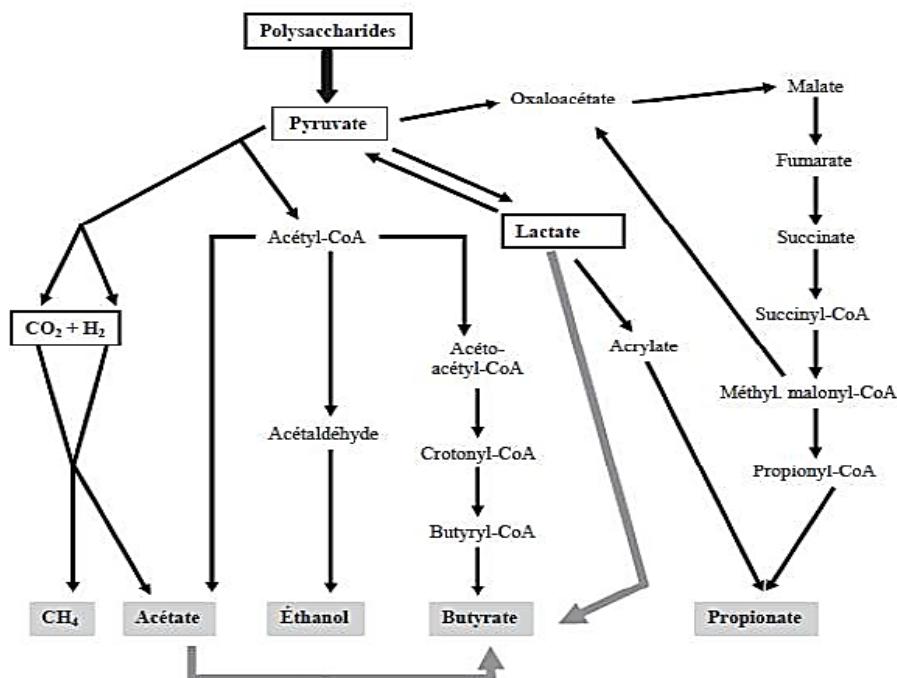


Figure 19. Principales voies métaboliques de la fermentation des polysaccharides par le microbiote intestinal humain (Flint *et al.*, 2008). 46

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

- Métabolisme des protéines : quantitativement, le métabolisme des protéines est moins important que celui des polysaccharides. À la différence de la fermentation des glucides, la dégradation des protéines dans le côlon génère de nombreux métabolites potentiellement toxiques pour l'hôte (phénols, indoles, ammoniac, amines.....). Les protéines et les peptides sont les principales sources d'azote dans le côlon. Les bactéries intestinales hydrolysent ainsi ces molécules afin d'obtenir le carbone et l'azote qui entrent dans leur composition. La protéolyse est de ce fait un processus fondamental dans le côlon. L'hydrolyse des protéines par les enzymes protéolytiques (protéases) aboutit à la libération de peptides (figure 20). Les peptides peuvent être assimilés par différentes espèces bactériennes. Leur utilisation s'accompagne souvent de l'excrétion d'acides aminés non essentiels pour leur croissance.

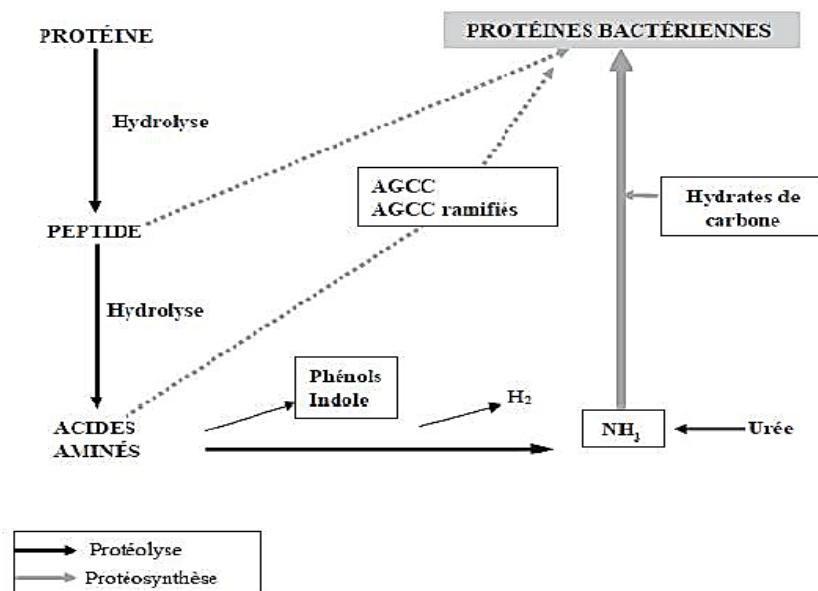


Figure 20. Métabolisme des protéines par le microbiote intestinal humain (Bernalier-Donadille, 2010).

- Métabolisme des lipides : les lipides se retrouvent au contact du microbiote intestinal, porteur d'une multitude activités enzymatiques (hydrolyse, oxydation, réduction, hydroxylation.....), pouvant s'exercer sur ces lipides. De nombreuses espèces bactériennes possèdent ainsi des lipases permettant d'hydrolyser les triglycérides à chaînes longues. De plus, de nombreux microorganismes, notamment des bactéries à Gram positif, possèdent des activités phospholipasiques. Le cholestérol colique est transformé en coprostanol par le microbiote, il n'est

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

pas absorbé et est donc éliminé dans les fèces. Les acides biliaires sont un produit de transformation du cholestérol par le foie. Ils sont également conjugués, et vont être réabsorbés dans l'iléon terminal puis retournent au foie, avant d'être à nouveau sécrétés dans la bile. Seuls 5 % des acides biliaires sécrétés dans la bile parviennent au côlon et y sont métabolisés par les bactéries du microbiote en acides biliaires secondaires selon des réactions de déconjugaison, oxydation et épimérisation.

Métabolisme des gaz : les processus fermentaires produisent de grandes quantités d'hydrogène dans le côlon. L'efficacité de la fermentation dépend de la capacité de l'écosystème à éliminer cet hydrogène. Pour cela différentes voies vont être utilisées. Une partie de l'hydrogène est éliminée par voie pulmonaire et par les gaz rectaux, mais la majorité est métabolisée par les micro-organismes du microbiote dits hydrogénotrophes. Ils sont de trois types qui utilisent chacun une voie métabolique différente : les archées méthanogènes produisent du méthane, les bactéries acétogènes produisent de l'acétate et les bactéries sulfatoréductrices produisent des sulfures.

- **Fonction de protection et de barrière** : à la surface de la muqueuse intestinale, composée d'entérocytes, cellules pourvues de villosités et liées les unes aux autres par des jonctions serrées, se fixent les bactéries de cette flore s'opposant à la colonisation de la muqueuse par les bactéries pathogènes par un phénomène de compétition sur les sites d'adhérence, en formant des biofilms protecteurs à la surface de l'épithélium. De plus, lorsqu'elles détectent des bactéries pathogènes, les bactéries de la flore intestinale peuvent stimuler la synthèse de peptides antimicrobiens tels que des bactériocines pour empêcher leur installation. Le microbiote peut également stimuler la production par le système immunitaire d'IgA sécrétoires. Lorsque cette barrière est altérée, les antigènes présents dans la lumière intestinale se retrouvent directement en contact avec les villosités des entérocytes, qui peuvent se rétracter et entraîner une hyperperméabilité. La muqueuse intestinale n'est plus suffisamment étanche et peut laisser passer des macronutriments qui peuvent s'avérer être des allergènes, des toxines, des virus ou des bactéries.

3.5.2. Interactions hôte-microbiote dans l'intestin

L'homéostasie est la capacité de l'organisme à maintenir un état de stabilité relative entre les différentes composantes de son milieu interne et ce malgré les variations constantes de l'environnement externe. Le microbiote intestinal peut être considéré comme un organe à part entière ayant co-évolué avec son hôte pour parvenir à une relation symbiotique menant à l'homéostasie physiologique.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

L'hôte fournit un environnement riche en nutriments que les bactéries commensales utilisent pour effectuer leurs fonctions telles que la production de certaines vitamines, la digestion de polysaccharides complexes grâce à des activités enzymatiques non présentes chez l'hôte et la mise en place d'un système immunitaire efficace.

Les bactéries de la flore intestinale favorisent la mise en place des défenses immunitaires innées et adaptatives. Mais le système immunitaire intestinal doit maintenir en permanence un état de tolérance vis-à-vis de la flore intestinale tout en étant capable d'induire des réponses immunes pro-inflammatoires protectrices contre les pathogènes gastro-intestinaux. Le maintien d'un tel équilibre repose sur l'existence de mécanismes de régulation garantissant une réactivité réduite du système immunitaire intestinal vis-à-vis des bactéries commensales inoffensives.

3.5.3. Pathologie gastro-intestinal. Maladies inflammatoires chroniques de l'intestin

Les Maladies Inflammatoires Chroniques de l'Intestin (MICI) se caractérisent par une inflammation de la paroi d'une partie du tube digestif. La maladie de Crohn, peut se localiser tout au long du tube digestif mais les atteintes iléo-coliques sont les plus fréquentes (50 % des cas). Dans la rectocolite hémorragique ou colite ulcéreuse, l'inflammation est localisée au niveau du côlon et du rectum. Les symptômes des MICI se présentent sous la forme de douleurs abdominales avec des diarrhées fréquentes, parfois sanguinolentes.

Il a été observé chez les patients souffrant de la maladie de Crohn, une instabilité du microbiote au cours du temps, une restriction de la biodiversité et la présence de bactéries inhabituelles. De plus, la concentration en bactéries augmente avec la sévérité de la maladie. Chez les personnes souffrant de la rectocolite hémorragique, il a été observé que la diversité du microbiote intestinal est altérée, il y a une réduction des *Firmicutes* et des *Bacteroidetes*, alors que les *Proteobacteria* et les Actinomycètes sont augmentés.

3.6. Probiotiques

3.6.1. Définition actuelle et généralités

Les probiotiques sont définis comme des microorganismes vivants qui, lorsqu'ils sont administrés en quantités adéquates, produisent un bénéfice pour la santé de l'hôte. Ils peuvent être composés de bactéries ou de levures. Même s'ils ont en commun d'être des microorganismes non pathogènes, les probiotiques diffèrent considérablement les uns des autres.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Les probiotiques sont différents des composés nommés prébiotiques. Ces derniers sont des éléments non dégradés dans le tube digestif. Ils parviennent tels qu'ingérés dans la lumière colique, où certaines bactéries vont les utiliser pour stimuler leur croissance. Ce sont généralement des glucides à chaîne carbonée de longueur variable, tels que les fructooligosaccharides ou les fructanes. Leur but consiste notamment à stimuler sélectivement la croissance et l'activité de bactéries bénéfiques du tube digestif. L'association entre un probiotique et un prébiotique s'appelle un symbiotique. Cette association a pour objectif d'aider à améliorer la survie du probiotique et d'accroître ses propriétés biologiques.

Il existe des critères pour qu'un microorganisme soit considéré comme probiotique :

- Généralités sur la souche : origine de la souche, statut GRAS, résistance au pH, à la bile,.....
- Aspects technologiques de la souche : viabilité, résistance à la congélation,.....
- Aspects fonctionnels : adhésion au tissu/épithélium intestinal, activité métabolique, activité antimicrobienne,.....

3.6.2. Microorganismes utilisés en tant que probiotiques

Selon la définition précédente, tous les microorganismes administrés vivants et ayant une action positive sur la santé peuvent être considérés comme probiotiques.

- **Bactéries lactiques** : traditionnellement utilisées pour la conservation des denrées alimentaires grâce à leurs capacités fermentaires, les bactéries lactiques ont aussi pour but d'améliorer les caractères organoleptiques des aliments (saveur et texture). Les espèces du genre *Lactobacillus* constituent le plus grand ensemble de microorganismes vivants ingérés via l'alimentation. Un intérêt croissant est aujourd'hui porté à l'usage clinique qu'il peut être fait de certaines espèces du groupe.
- **Genre *Bifidobacterium*** : longtemps considéré comme des bactéries lactiques, les bifidobactéries sont phylogénétiquement très éloignées de ces dernières. Elles sont employées dans l'industrie agroalimentaire pour la production et la conservation des aliments. Elles font partie du microbiote intestinal humain et ce sont d'ailleurs les premières bactéries à coloniser l'intestin du nouveau-né nourri au sein.
- **Genre *Bacillus*** : mieux connu pour ses espèces pathogènes que pour ses espèces à propriétés probiotiques, le genre *Bacillus* présente néanmoins un intérêt dans ce second cadre. En effet, ces bactéries produisent des endospores qui leur confèrent une résistance accrue aux conditions environnementales. Ainsi, ni les conditions de stockage, ni les

variations de pH au sein du tube digestif ne poseraient problème lors de l'utilisation de *Bacillus* sp.

- **Levure probiotiques. genre *Saccharomyces*** : la levure de bière ou levure de boulanger, *S. cerevisiae* est l'une des plus anciennes levures utilisées dans la production de boissons alcoolisées telles que la bière, ou en boulangerie. Il existe une espèce proche, *S. boulardii* qui est utilisée comme probiotique.

3.6.3. Usage actuel des probiotiques

Les effets bénéfiques des probiotiques habituellement observés sur la santé sont : la régulation du transit intestinal, la production de métabolites bactériens bénéfiques, l'exclusion compétitive de pathogènes..... De nombreux probiotiques sont actuellement vendus en pharmacie, et conseillés pour différentes problématiques (tableau VI).

Les probiotiques sont couramment utilisés dans le traitement/prévention des maladies telles que : les diarrhées aigües et les diarrhées associées aux antibiotiques, le syndrome du côlon irritable, la constipation, la maladie du Crohn, la rectocolite hémorragique, les infections à *Clostridium difficile*.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Tableau VI. Exemples de produits probiotiques commerciaux et leurs applications

Produits	Souches	Effets
Activia® (Danone)	<i>B. animalis</i> DN-173 010	Aide à réguler le transit.
Actimel® (Danone)	<i>Lb. casei</i> DN-114 001	Renforce les défenses naturelles de l'organisme.
Yakult	<i>Lb. casei</i>	Régule le transit et renforce les défenses naturelles.
BION® 3 (Merck)	<i>Lb. gasseri, B. bifidum, B. longum</i> + vitamines + minéraux	Renforce les défenses naturelles de l'organisme Aide à retrouver la forme.
BION® Transit (Merck)	<i>Lb. plantarum</i> 299V	Evite l'inconfort intestinal et les ballonnements.
BION® Voyage (Merck)	Probio-Tec® Quattro : <i>Lb. acidophilus</i> LA-5 <i>B. lactis</i> BB-12 <i>Str. thermophilus</i> STY-31 <i>Lb. delbrueckii</i> LBY-27	Réduit la diarrhée du voyageur.
BION® Flore intime (Merck)	<i>Lb. rhamnosus</i> GR-1 <i>Lb. reuteri</i> RC 14	Restaure et protège l'équilibre de la flore vaginale.
VSL#3®	<i>B. breve, B. longum, B. infantis, Lb. acidophilus, Lb. plantarum, Lb. casei, Lb. bulgaricus, Str. thermophilus</i>	Traite le syndrome de l'intestin irritable, la colite ulcéратive et de la pochite.
Lacteol® (Axcan Pharma)	<i>Lb. acidophilus</i>	Evite la diarrhée
Gefilus® (Valio)	<i>Lb. rhamnosus</i> GG	Renforce les défenses naturelles de l'organisme

3.6.4. Mécanismes d'action des probiotiques

Les bactéries probiotiques peuvent utiliser différentes stratégies pour combattre les bactéries pathogènes ou les infections :

- Elles peuvent bloquer l'entrée des pathogènes dans les cellules épithéliales en créant une barrière physiologique bactérienne (figure 21 a).
- Elles peuvent induire la sécrétion de mucus par les cellules caliciformes pour créer une barrière de mucus qui empêche l'adhésion des bactéries pathogènes (figure 21 b).
- Elles peuvent participer au maintien de la perméabilité intestinale en augmentant l'intégrité intracellulaire des jonctions apicales serrées (figure 21 c) et permettent la production de composés antimicrobiens (bactériocines) pour lutter contre la présence de bactéries pathogènes (figure 21 d).
- Elles peuvent aussi stimuler le système immunitaire en induisant la production de cytokines anti-inflammatoires (IL-10 ou TGF- β) par la stimulation du système immunitaire inné et plus précisément les cellules dendritiques (figure 21 e) et favoriser le déclenchement par les bactéries ou leurs composés bactériens produits d'une réponse immunitaire innée en induisant la production de cytokines par les cellules épithéliales (figure 21 f).

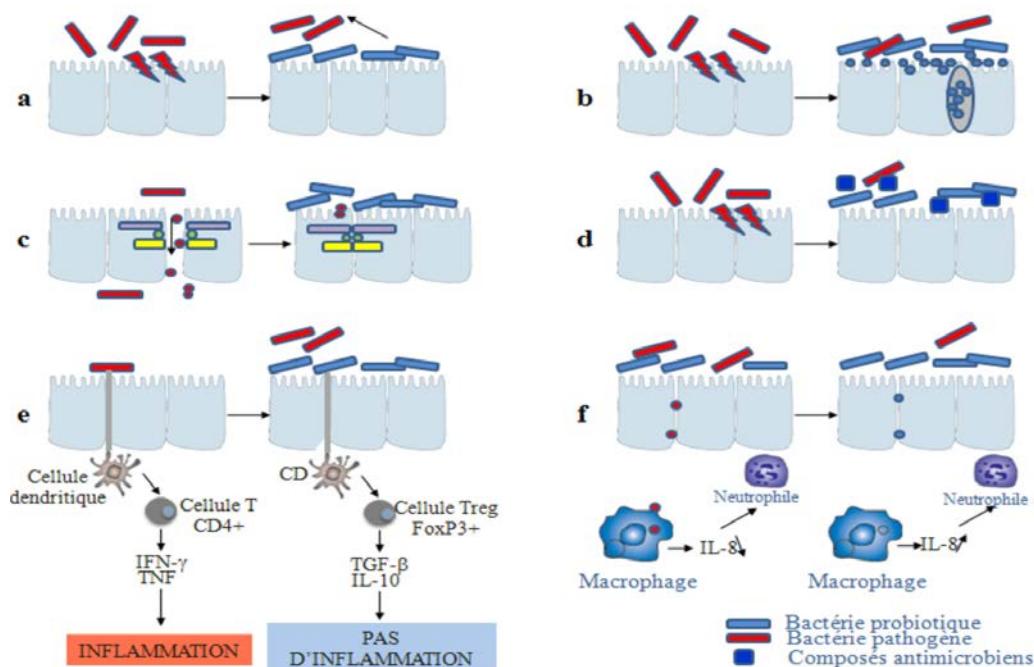


Figure 21. Mécanismes d'action des bactéries probiotiques
(Bron et van Baarlen, 2011).

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

Il est possible de classer les effets des probiotiques en trois catégories selon leur mode d'action :

- Modulation des défenses de l'hôte par les réponses immunitaires innée et adaptative. Cette faculté est importante dans la prévention et le traitement des maladies infectieuses, mais aussi dans le traitement des inflammations du tube digestif.
- Action directe sur les autres microorganismes, aussi bien les bactéries commensales que les bactéries pathogènes. Une propriété importante pour les bactéries probiotiques dans la prévention et la thérapie des infections, mais aussi dans la restauration de l'équilibre du microbiote intestinal après une perturbation passagère.
- Détoxification de l'hôte et l'inactivation des toxines.

Références

Références bibliographiques

- **Acosta Martinez V, Sotomayor D, Cruz L. 2007.** Enzyme activities as affected by soil properties and land use in a Tropical watershed. *Applied Soil Ecology*. 35 (1) : 35-45.
- **Aerts R. 1997.** Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*. 79 (3) : 439-449.
- **Agren GI. 2010.** Climate change microbial mitigation. *Nature Geoscience*. 3 : 303-304.
- **Alexander M. 1977.** Soil microbiology. John Wiley and sons. New York. 2^{eme} éd. P 334-347.
- **Andrews J H, Harrisr R F. 2000.** The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces. *Annual Review Phytopathology*. 38 : 145-180.
- **Auge RM. 2001.** Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 11: 3-42.
- **Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. 2006.** The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms. *Annual Review of Plant Biology*. 57 : 233-266.
- **Barea IM, Pozo M J, Azcon R, Azcon-Aguilar C. 2005.** Microbial cooperation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*. 56 (417) : 1761- 1778.
- **Beattie G A, Lindow SE. 1995.** The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves. *Annual Review Phytopathology*. 33 : 145-172.
- **Berthelot C. 2017.** Les endophytes bruns septés dans les sols pollués aux éléments traces métalliques (ETM) : Caractérisation, effet sur les plantes et mécanismes de tolérance aux ETM. Thèse de Doctorat. Université de Lorraine.
- **Bernalier-Donadille A. 2010.** Activités métaboliques du microbiote intestinal humain. *Gastroentérologie Clinique et Biologique*. 34 (4) :17-23.
- **Besemer K, Singer G, Limberger R, Chlup AK, Hochedlinger G, Hödl I, Baranyi C, Battin, TJ. 2007.** Biophysical controls on community succession in stream biofilms. *Applied and Environmental Microbiology*. 4966-74.
- **Bonkowski M. 2004.** Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytol*. 162 : 617-631.
- **Bowen GD, Rovira AD. 1999.** The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Advances in Agronomy*. 66 : 1-102.
- **Bringel F, Couée I. 2015.** Pivotal roles of phyllosphere microorganisms at the interface between plant functioning and atmospheric trace gas dynamics. *Frontiers in Microbiology*. 6 : 1-14.

- **Bron P A, van Baarlen p. 2011.** Emerging molecular insights into the interaction between probiotics and the host intestinal mucosa. *Nature Review Microbiology*. 10 (1): 66-78.
- **Brundrett M. 2004.** Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*. 79 : 473-495.
- **Calvet R. 2003.** Le sol : propriétés et fonctions. France Agricole Editions. P 82-84.
- **Camilli A, Bassler BL. 2006.** Bacterial small-molecule signaling pathways. *Science*. 311: 1113-1116.
- **Campbell AK. 1989.** Living light: biochemistry, function and biomedical applications. *Essays Biochemistry*. 24 : 41-81.
- **Characklis WG, Marshall KC. 1990.** Biofilms. 195-231.
- **Characklis WG, Marshall KC. 1990.** Biofilms. 341-394.
- **Cicéri MF, Marchand B, Rimbert S. 2012.** Introduction à l'analyse de l'espace, Armand Colin. P 121-123.
- **Clutterbuck AL, Woods EJ. 2007.** Biofilms and their relevance to veterinary medicine. *Veterinary Microbiology*. 31. 121. (1-2) : 1-1
- **Collignon A, Butel MJ. 2004.** Etablissement et composition de la flore microbienne intestinale. *Pathologie digestives*. John Libbey Eurotext. P 19-38.
- **Costerton J W, Cheng KJ, Geesey, GG, Ladd TI, Nickel J , Dasgupta M , Marrie T J. 1987.** Bacterial biofilms in nature and disease. *Annual Review of Microbiology*. 41 : 435-64.
- **Costerton J W, Geesey G G, Cheng K J. 1978.** How bacteria stick. *Scientific American*. 238 : 86-95.
- **Coûteaux M M, Bottner P, Berg B. 1995.** Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*. 10 (2) : 63-66.
- **Darrah PR. 1993.** The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. *Plant and Soil*. 155-156: 1-20.
- **Dauga C, Doré J, Sghir A. 2020.** Expanding the known diversity and environmental distribution of cultured and uncultured bacteria. *Medicine sciences*. <https://id.erudit.org/iderudit/010693ar>.
- **De Cian M. 2002.** Transport du CO₂ et échanges ioniques chez un animal autotrophe, le vestimentifère *Riftia pachyptila* ; Étude de l'anhydrase carbonique et des transporteurs impliqués. Thèse de Doctorat. Université Paris VI.
- **Delmotte N, Knief C, Chaffron S, Innerebner G, Roschitzki B, Schlapbach R, von Mering C, Vorholt JA. 2009.** Community proteogenomics reveals insights into the physiology of phyllosphere bacteria. *PNAS*. 106 : 16428-16433.

- **De Meyer SE, De Beuf K, Vekeman B, Willems A. 2015.** A large diversity of non-rhizobial endophytes found in legume root nodules in Flanders (Belgium). *Soil Biology and Biochemistry*. 83 : 1-11.
- **Demolon A, Leroux D. 1952.** Guide pour l'étude expérimentale du sol. Gauthier-Villars, 2^{eme} éd. P 344-356.
- **Derlon N, Peter-Varbanets M, Scheidegger A, Pronk W, Morgenroth E. 2012.** Predation influences the structure of biofilm developed on ultrafiltration membranes. *Water Research*. 46 : 3323-33.
- **Doberva M. 2016.** Le quorum sensing bactérien dans l'environnement marin : diversité moléculaire et génétique des auto-inducteurs. Thèse de Doctorat. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- **Drapeau A, Jankovic S. 1977.** Manuel de microbiologie de l'environnement. ISBN .92 4 254058 7 © Organisation mondiale de la Santé. P 234-240.
- **Duhoux E, Nicolle M, Selosse MA. 2004.** Biologie végétale : associations et interactions chez les plantes : premier cycle, CAPES, Pharmacie. Paris : Dunod, P. 158-166. (Sciences Sup : Série Atlas). ISBN 2-10-006930-6.
- **Durant A. 2018.** Diversité et caractérisation fonctionnelle des communautés microbiennes inféodées au peuplier et issues d'une friche industrielle enrichie en mercure. Thèse de Doctorat. Université Bourgogne Franche-Comté.
- **Elenter D, Milferstedt K, Zhang W, Hausner M, Morgenroth E. 2007.** Influence of detachment on substrate removal and microbial ecology in a heterotrophic/autotrophic biofilm. *Water Research*. 41 : 4657-71.
- **Flemming HC, Wingender J. 2001.** Relevance of microbial extracellular polymeric substances (EPSs)--Part II: Technical aspects. *Water Science and Technology*. 43 : 9-16.
- **Flint HJ, Bayer EA, Rincon MT, Lamed R, White BA. 2008.** Polysaccharide utilization by gut bacteria: potential for new insights from genomic analysis. *Nature Reviews Microbiology*. 6 (2) : 121-31.
- **Ford Doolittle W.2000.** Uprooting the tree of life. *Scientific American*. 282 (2) : 90-95.
- **Froment A, Tanghe M. 1967.** Répercussion des formes anciennes d'agriculture sur les sols et la composition floristique. *Bulletin de la Société Royale Botanique de Belgique*. P 335-352.
- **Garcia JL. 2001.** Introduction à la microbiologie du sol. Polycopié de cours. Université de Provence, Université de la Méditerranée, Ecole Supérieure d'Ingénieurs de Luminy. P 63-191. www.researchgate.net > publication.
- **Gérard P. 2014.** Les relations entre microbiote intestinal et lipides. *Cahiers de Nutrition et de Diététique*. 49 (5) : 213-7.

- **Glick BR. 1995.** The enhancement of plant growth, by free-living bacteria. Canadian Journal of Microbiology. 41: 109-117.
- **Glick BR. 2014.** Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. Microbiological Research. 169 : 30-39.
- **Goulet O. 2009.** La flore intestinale : un monde vivant à préserver. Journal de pédiatrie et de puériculture. 22 :102-106.
- **Habouzit F, Gévaudan G, Hamelin J, Steyer J P, Bernet N. 2011.** Influence of support material properties on the potential selection of Archaea during initial adhesion of a methanogenic consortium. Bioresource Technology. 102 : 4054-60.
- **Haddock SH, Moline MA, Case JF. 2010.** Bioluminescence in the sea. Annual Review of Marine Science. 2 : 443-493.
- **Hall-Stoodley L, Costerton JW, Stoodley P. 2004.** Bacterial biofilms: from the natural environment to infectious diseases. Nature Reviews Microbiology. 2 : 95-108.
- **Hoorman JJ, Islam R. 2010.** Understanding soil microbes and nutrient recycling. FACT SHEET. Agriculture and Natural Resources. The Ohio State University. P 1-5.
- **Kolton M, Sela N, Elad Y, Cytryn E. 2013.** Comparative Genomic Analysis Indicates that Niche Adaptation of Terrestrial *Flavobacteria* Is Strongly Linked to Plant Glycan Metabolism. PLoS ONE.8 : 1-11.
- **Kramer C, Gleixner G. 2008.** Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation. Soil Biology and Biochemistry. 40 (2): 425-433.
- **Kuznetsov SI, Dubinina GA, Lapteva NA. 1979.** Biology of oligotrophic bacteria. Annual Reviews Microbiology. 33 : 377-387.
- **Lambers, H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE. 2008.** Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. Trends in Ecology and Evolution. 23 : 95-103.
- **Laplace L, Duhoux E, Franche C, Frutz T, Svistoonoff S, Bisseling T, Bogusz D, Pawłowski K. 2000.** *Casuarina glauca* prenodule cells display the same differentiation as the corresponding nodule cells. Molecular Plant-Microbe Interactions. 13 : 107-12.
- **Lehmann J, Kleber M. 2015.** The contentious nature of soil organic matter. Nature. 528 : 60–68.
- **Lemanceau P, Heulin T. 1998.** Sols et la vie souterraine : des jeux majeurs en agro-écologie, éd Quae. P 318-320.
- **Lindow SE, Brandl MT. 2003.** Minireview Microbiology of the Phyllosphere. Applied and Environmental Microbiology. 69 : 12-17.
- **Liu Y, Tay JH. 2002.** The essential role of hydrodynamic shear force in the formation of biofilm and granular sludge. Water Research. 36 : 1653–1665.

- **Lützow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa, H. 2006.** Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. European Journal of Soil Science. 57 : 426-445.
- **Mack WN, Mack JP, Ackerson AO. 1975.** Microbial film development in a trickling filter. Microbial Ecology. 2 : 215-26.
- **McGuire KL, Bent E, Borneman J, Majumder A, Allison SD, Treseder KK. 2010.** Functional diversity in resource use by fungi. Ecology. 91 (8) : 2324-2332.
- **Maier RM, Pepper IL, Gerba CP. 2000.** Microorganisms in surface soils. In: Environmental microbiology. Academic press. A Harcourt Science and Technology Company. Canada. P 79-82.
- **Mardigan M, Martinko J. 2007.** Chapitre 18 et 19 : Partie trois. Diversité métabolique et écologie microbienne. Chapitre 28 : Partie quatre. In : Brock Biologie des micro-organismes. 11ème édition, Pearson éducation paris France. P 539-678 et 907-915.
- **Martin KJ, Nerenberg R. 2012.** The membrane biofilm reactor (MBfR) for water and wastewater treatment: principles, applications, and recent developments. Bioresource Technology. 122 : 83-94.
- **Matricon J. 2010.** Immunopathogénèse des maladies inflammatoires chroniques de l'intestin. Médecine/Sciences. 26 (4) : 405-10.
- **Morris C E, Kinkel LL.** 2002. Fifty years of phyllosphere microbiology: significant contributions to research in related fields, p. 365-375. In S. E. Lindow, E. I. Hecht-Poinar, and V. Elliott (ed.), Phyllosphere microbiology. APS Press, St. Paul, Minn.
- **Norman MJT, Pearson CJ, Searle PGE. 1995.** The Ecology of Tropical Food Crops. Cambridge University Press, Cambridge. P 434-436.
- **O'Toole G, Kaplan HB, Kolter R. 2000.** Biofilm Formation as Microbial Development. Annual Reviews of Microbiology. 2 : 49-79.
- **Overman PR. 2000.** Biofilm: A New View of Plaque. The Journal of Contemporary Dental Practice. 1: 3- 18.
- **Parniske M, Downie JA. 2003.** Locks, Keys and symbioses. Nature. 245: 569-70
- **Pascault N, Nicolardot B, Bastian F, Thiébeau P, Ranjard L, Maron PA. 2010.** *In situ* dynamics and spatial heterogeneity of soil bacterial communities under different crop residue management. Microbial Ecology. 60: 291–303.
- **Pascault N, Ranjard L, Kaisermann A, Bachar D, Christen R, Terrat S. 2013.** Stimulation of different functional groups of bacteria by various plant residues as a driver of soil Priming effect. Ecosystems. 16 : 810-822.

- **Penrose DM, Glick BR. 2003.** Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiologia Plantarum*. 118 : 10-15.
- **Perret X, Staehelin C, Broughton WJ. 2000.** Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiology Molecular Biology Reviews*. 64: 180-201.
- **Pieterse CMJ, de Jonge R, Berendsen RL. 2016.** The Soil-Borne Supremacy. *Trends in Plant Science*. 21: 171-173.
- **Ponge JF. 2015.** The soil as an ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*. 51(6). 645-648.
- **Prescott L, Harley J, Klein D. 1995.** Les microorganismes et l'environnement. Dixième partie. In : *Microbiologie*. Second edition. DeBoeck Wesmael S.A. Bruxelles.P 804-845.
- **Prescott L, Harley J, Klein D. 2002.** VIII Ecology and Symbiosis. In *Microbiology*. Fifth edition. The McGraw-Hill Companies. P 596-697.
- **Prescott L, Harley J, Klein D, Wiley J, Sherwood L, Woolverton C. 2010.** Partie VIII. Ecologie et symbiose. In : *Microbiologie*. Traduction de la 7ème édition américaine. Editions DeBoeck Université Bruxelles.P 643-739.
- **Redford A. J, Bowers R M, Knight R, Linhart Y, Fierer N. 2010.** The ecology of the phyllosphere: geographic and phylogenetic variability in the distribution of bacteria on tree leaves. *Environmental Microbiology*. 12 : 2885-2893.
- **Rochex A, Massé A, Escudie R, Godon JJ, Bernet N. 2009.** Influence of abrasion on biofilm detachment: evidence for stratification of the biofilm. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 36 : 467-70.
- **Sanford JA, Gallo RL. 2013.** Functions of the skin microbiota in health and disease. *Seminars in Immunology*. 25 (5) : 370-7.
- **Shrivastava S, D'Souza SF, Desai PD. 2008.** Production of indole-3-acetic acid by immobilized actinomycete (*Kitasatospora* sp.) for soil applications. *Current Science*. 94 (25) :1595-1604.
- **Stewart P S. 2012.** Mini-review: convection around biofilms. *Biofouling*. 28 : 187-98.
- **Stoodley P, Sauer K, Davies DG, Costerton JW. 2002.** Biofilms as complex differentiated communities. *Annual Review of Microbiology*. 56 : 187-209.
- **Strullu DG. 1991.** Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées. Techniques et Documentation Lavoisier. Paris. P 243-242.
- **Thiessen S, Gleixner G, Wutzler T, Reichstein M. 2013.** Both priming and temperature sensitivity of soil organic matter decomposition depend on microbial biomass – An incubation study. *Soil Biology and biochemistry*. 57 : 739-748.
- **Tomlin KL, Malott RJ. 2005.** Quorum-sensing mutations affect attachment and stability of *Burkholderia cenocepacia* biofilms. *Applied and Environmental Microbiology*.5208-5218.

- **Tortora, Funke et Case. 2003.** L'éco-microbiologie. Chapitre 27. In : Introduction à la Microbiologie. Editions du renouveau pédagogique, Québec Canada. P 822-847.
- **Trouvelot S, HÃloir M-C, Poinssot B, Gauthier A, Paris F, Guillier C, Combier M, TrdÃ; L, Daire X, Adrian M. 2014.** Carbohydrates in plant immunity and plant protection: roles and potential application as foliar sprays. *Frontiers in Plant Science*. 5: 1-14.
- **Vacher C, Hampe A, Porté A, Sauer U, Compart S, Morris CE. 2016.** The phyllosphere: microbial jungle at the plant-climate interface. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 47:1-24.
- **Van Houdt R, Michiels C. 2005.** Role of bacterial cell surface structures in *Escherichia coli* biofilm formation. *Research Microbiology*. 156 : 626-633
- **Vitousek PM, Howarth RW. 1991.** Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur. *Biogeochemistry*. 13 : 87-115.
- **Wang H, Sodagari M, Chen Y, He X, Newby B M Z, Ju LK. 2011.** Initial bacterial attachment in slow flowing systems: Effects of cell and substrate surface properties. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 87 : 415-22.
- **Whitman WD, Coleman DC, Wiebe WJ. 1998.** Perspective Prokaryotes: The unseen majority. *PNAS*. 95. P 6578-6583.
- **Wild. 1993.** Soils and the environment. An introduction. P 281. In: Cambridge price editions. Cambridge university press.
- **Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. 1990.** Towards a natural system of organisms - proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proc. National Academy of Sciences*. 87: 4576-4579.
- **Zobell CE. 1943.** The Effect of Solid Surfaces upon Bacterial Activity. *Journal of Bacteriology*. *Journal of Bacteriology*. 46 : 39-56.

Références numériques

- <https://www.futura-sciences.com/>, <https://fr.depositphotos.com/>
- <http://jardindemaud.fr/literat/litvers.html>
- <http://planete.gaia.free.fr/animal/symbiose/bacteplantes.html>
- <https://www.researchgate.net/figure/Infections-intra-et-inter-cellulaire-chez-les-plantes-actinorhiziennes>
- <https://le-biomimetisme-64.websf.net/partie1>
- <https://www.bactéries marines qui savent briller pour survivre maxisciences.com>,
- <https://www.dreamstime.com/photos-images/aliivibrio.html>
- <http://www.osi-perception.org/Les-lucioles-des-insectes.html>

- <https://www.researchgate.net/>
- <http://www.dermocosmetologie.fr/la-lettre-du-college-de-dermocosmetologie-16-%e2%80%93-microbiote-cutane-et-sante-de-la-peau/>
- https://fmed13.weebly.com/uploads/1/0/8/0/108036529/06-flore_bact%C3%A9rienne.pdf
- <https://cdn.reseau-canope.fr/archivage/valid/164609/164609-25888-32992.pdf>
- <http://www.uniprot.org/taxonomy/1678>
- <https://www.soin-et-nature.com>
- <https://www.symbiotech.symbiotech.over-blog.com/micro-organismes-du-sol>
- <https://www.cercles-naturalistes-Bioluminescence-ystème-photoprotéine>
- <https://www.La-synthese-de-matiere-organique-par-les-bacteries-endosymbiotes-de-R-pachyptila>

Annexe

Intitulé du Master : Microbiologie appliquée**Semestre 1****Intitulé de l’U.E. : Interactions microbiennes****Intitulé de la matière : Interactions microbiennes****Crédits : 2****Coefficients : 2****▪ Objectifs de l’enseignement**

L’unité d’enseignement concerne l’étude des interactions auxquelles participent les microorganismes dans leur environnement, qu’il s’agisse d’interactions avec le milieu physique ou d’interactions biotiques. Les aspects fondamentaux et les applications pratiques seront abordés.

▪ Connaissances préalables recommandées

- Microbiologie générale (L2),
- Mycologie, virologie, systématique microbienne, microbiologie de l’environnement et biochimie microbienne (L3/Microbiologie).

▪ Contenu de la matière

- Interactions entre microorganismes et milieu physique : écologie des microorganismes dans les écosystèmes simples ou complexes (sol, milieux complexes..), organisation spatiale de la communauté microbienne et biofilms, les bactéries viables non-cultivables,
- Interactions entre microorganismes : compétition, signaux et communication, quorum sensing, interactions et dynamique des populations microbiennes, successions microbiennes : conséquences pour la biodégradation de composés organiques et en agronomie.
- Interactions avec les organismes supérieurs. Interactions micro-organismes / animal / plante et Homme : mécanismes impliqués dans le parasitisme, notion de réservoir naturel (eau, sol, plantes).

▪ Travail personnel : exposés, compte-rendu des TP.**▪ Mode d’évaluation : évaluation continue, examen final.****▪ Références (Livres et polycopiés, sites internet, etc).**

- Elsas, J D van, Trevors J T, Wellington E M H. 1997. Modern Soil Microbiology.
- Duan K, *et al.* 2009. Chemical interactions between organisms in microbial communities. Bacterial Sensing and Signaling (16): 1-17.

