

Cours
Interactions Microbiennes

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,...etc.

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 ($> 2 \text{ mm}$), les sables ($20 \text{ }\mu\text{m}$ - $0,2 \text{ mm}$), les limons ($2 \text{ }\mu\text{m}$ - $20 \text{ }\mu\text{m}$) et l'argile granulométrique ($< 2 \text{ }\mu\text{m}$)], 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.

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 des 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...etc.).

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 sporulantes, des asporulantesetc.

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.....etc., 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 NO_2 et NO_3 , certaines bactéries dénitrificatrices respirent les nitrates en anaérobiose en libérant le N_2etc.

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....etc. 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 aérobique stricte, libre dans le sol, fixe l'azote atmosphérique chez la plupart des végétaux et le transforme en ammonium.
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Bactérie aérobique stricte, libre dans le sol, génère une enzyme phythase qui permet de libérer d'avantage de phosphore organique du sol. Elle colonise les racines et ralentie les champignons nuisibles et génère également des auxines (hormone de croissance).
<i>Bacillus radicola</i>	Bactérie aérobique 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 aérobique 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 sp</i>	Bactérie aérobique 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.

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...etc.) 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*,.... etc.). Ils sont hétérotrophes et leur nombre varie 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

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....etc.), et la décomposition de xénobiotiques tels que les pesticides.

En plus de la microflore, le sol héberge une faune composée de nématodes, de mollusque, de vers de terre.....etc, 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 rizhosphère 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 des biofilms de bactéries et d'algues, constituent le premier indice d'importance de l'apparition de la vie sur Terre.

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, ...etc.

Les biofilms bactériens, fongiques....etc, 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.

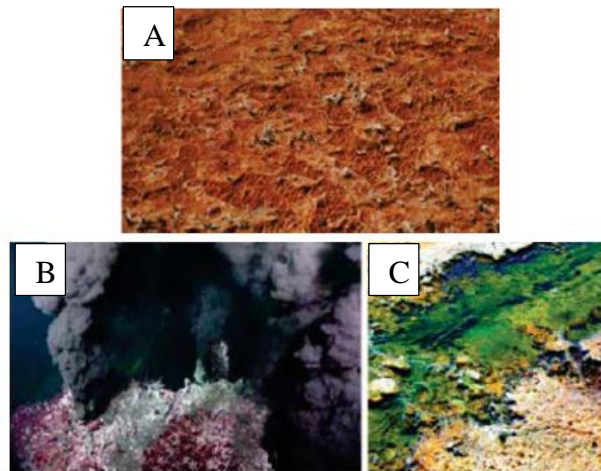


Figure 1. Exemple de la diversité des milieux naturels colonisés par les biofilms : (A) biofilm dans des sources chaudes, (B) biofilms sur un mont hydrothermal océanique, (C) biofilm algal de rivière.

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 anaérobie et leur croissance est lente. La couche superficielle du biofilm est constituée de grandes cellules en aérobie et à croissance rapide. Entre ces deux couches de cellules, on trouve des cellules en micro-aérobie.

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.

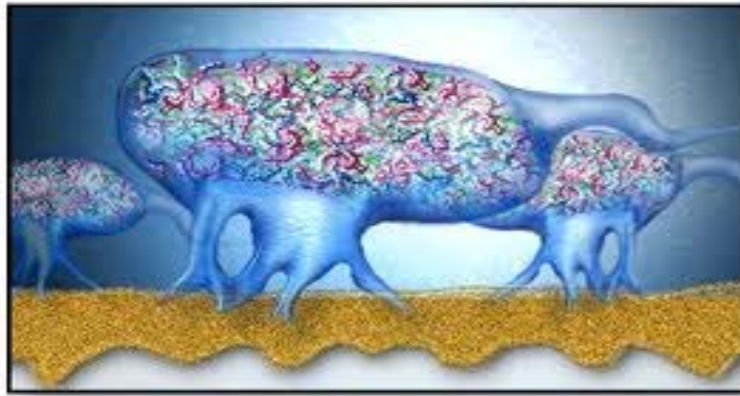


Figure 2. Image en forme de tours d'un biofilm bactérien (Overman, 2000).

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

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.

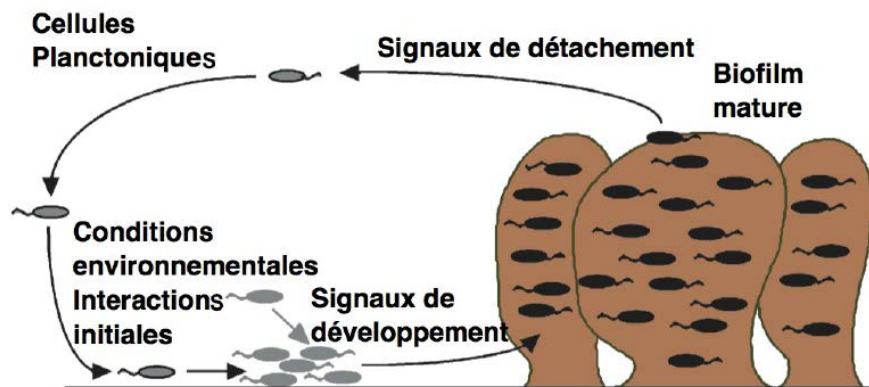


Figure 3. Différentes étapes conduisant à la formation de biofilms (O'Toole *et al.*, 2000).

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

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*etc, 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 ensemençant 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.

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 microbiennes, 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 et de 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.

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 différencient 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).

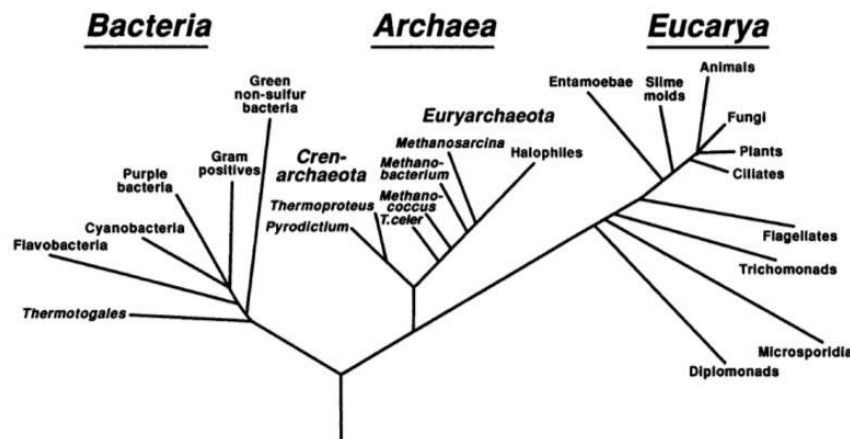


Figure 4. Domaines du vivant.
(<https://www.researchgate.net/>)

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...etc.) 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 prédation.

- **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 prédation** : 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 fixe 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 *Corynebacterium diphtheriae*, ou encore le cas de certains mycètes impliqués dans le biocontrôle ; exemple : *Rhizoctonia solani* qui parasite *Mucor*.

Dans le cas de la prédation, 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 syntrophes 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....etc.).
- **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 d'activités bactériennes au sein de la communauté comme par exemple : la formation de biofilms, la nodulation, la production de facteur de virulence, la mobilité, la production de polymères extracellulaires, la bioluminescence....etc, (figure 5). La population bactérienne agit donc ainsi dans un intérêt commun.

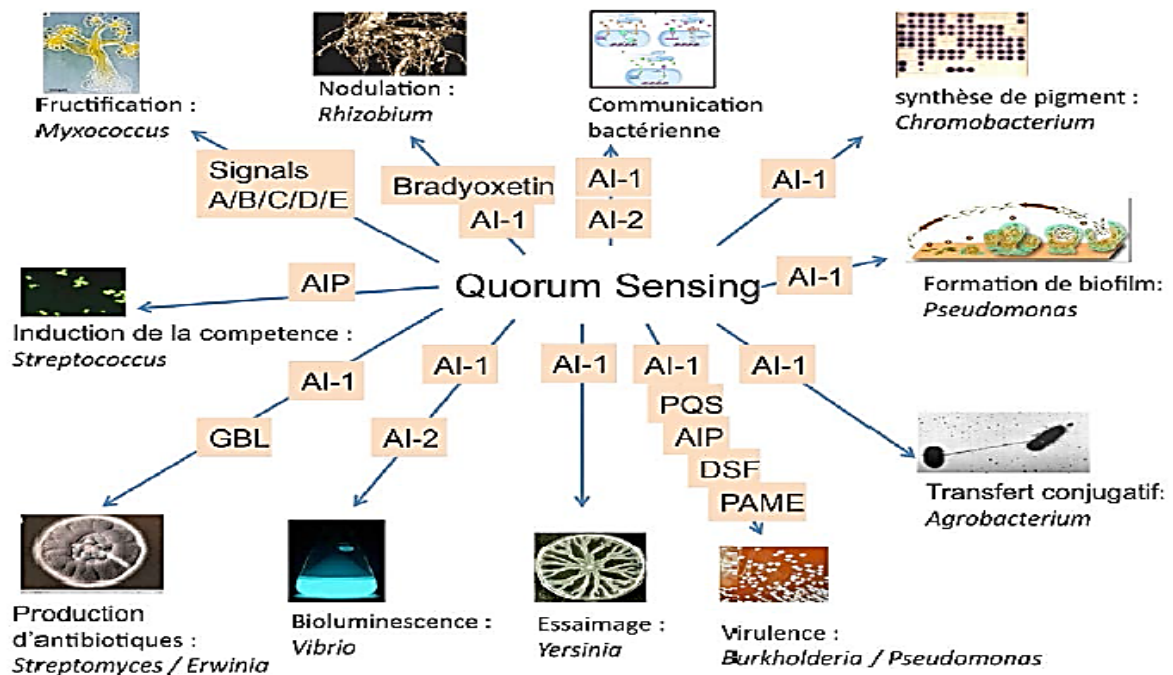


Figure 5. Exemple d'activités bactériennes régulées par le quorum sensing (Doberva, 2016).

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.

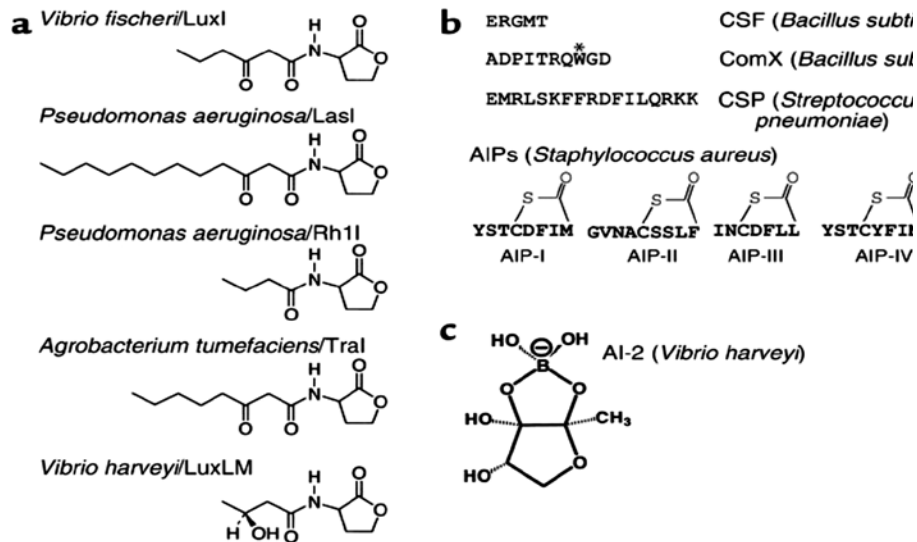


Figure 6. Structure d'auto-inducteurs, (a)-Auto-inducteurs AHL chez de nombreuses bactéries à Gram-, (b)- Sélection d'auto-inducteurs de bactéries à Gram+ (AIP), (c)- AI-2 de *Vibrio harveyi* (Camilli et Bassler, 2006).

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 Cerevisae*, 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. Cerevisae* 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....etc 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.

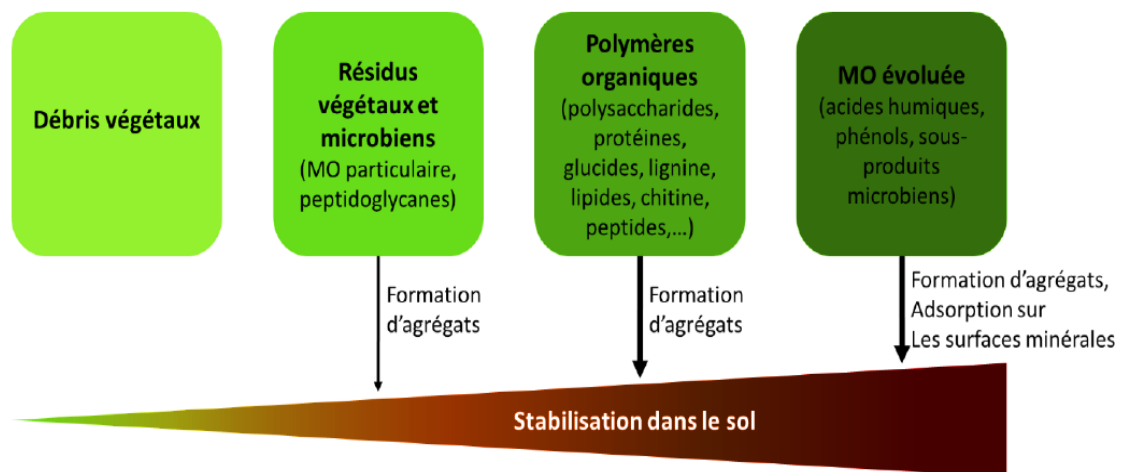


Figure 7. Composition de la matière organique (Lehman et Kleber, 2015).

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 C l⁻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 stratèges-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 stratèges-r apparaissent dans le stade précoce de la décomposition de la matière organique fraîche, contrairement aux stratèges-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....etc.) et d'autre part sur le recyclage des molécules organiques complexes en éléments minéraux simples accessibles aux plantes.

III.1. Interactions plantes-microorganismes

Dans leurs environnements plus ou moins anthropisés, les plantes sont en constante interaction avec des microorganismes (bactéries, champignons...etc.) 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 pathogenèse) et interactions non pertinentes neutres.

III.1.2. 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 mycorrhizogènes etc.

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	
<i>Gymnospermes</i> , <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».

III.1.2.1. 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

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-symbiote 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 8, 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 8, B) vivent à l'extérieur au contact de la racine et forment trois structures caractéristiques : un réseau d'hyphes extra-matriciellles 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.

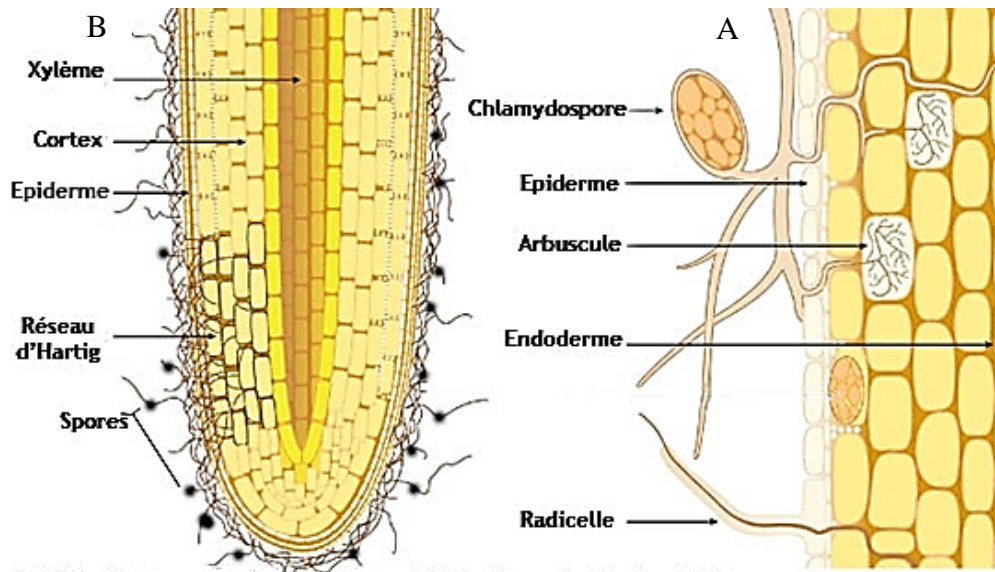


Figure 8. Symbioses : endomycorhizienne (A) et ectomycorhizienne (B).

- **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).

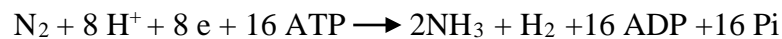
Les champignons mycorhiziens utilisent les hydrates de carbone élaborés par les plantes hôtes via la photosynthèse et en contrepartie, ils assurent le transport des éléments minéraux nutritifs très peu mobiles dans le sol comme le phosphore. Cet élément se retrouve en grande partie immobilisé par le 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, cytokynine 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.

III.1.2.2. 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*)...etc. 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 9), 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...etc.) que pour l'animal (trèfle, luzerne etc.).



Figure 9. 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

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

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 10) : (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 N_2 en NH_3 .

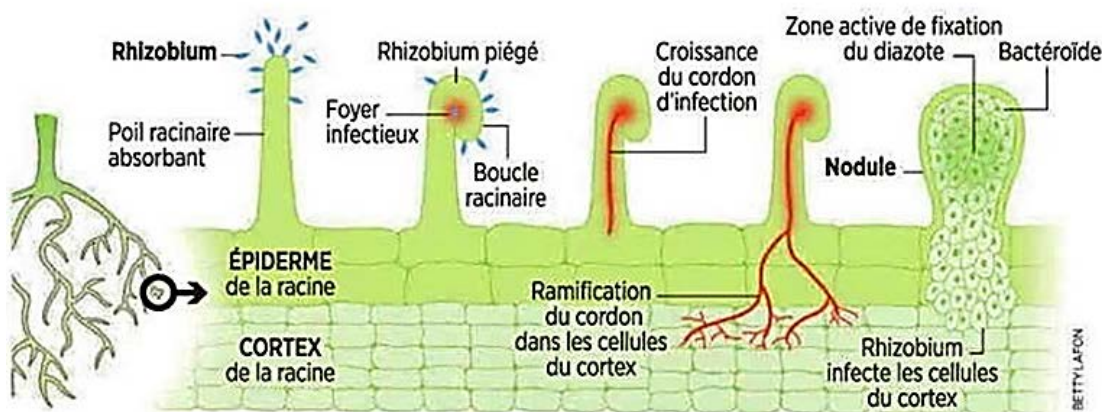


Figure 10. Formation d'un nodule à partir d'une infection par *Rhizobium*.

III.2. Interactions animaux-microorganismes

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

III.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 11).

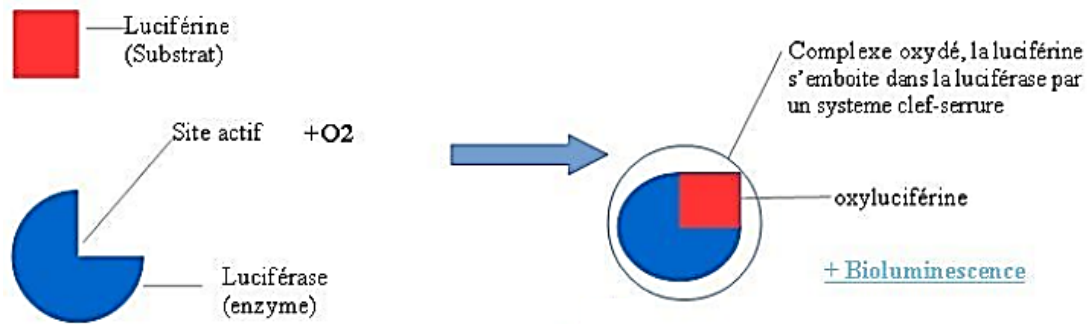


Figure 11. Bioluminescence : système luciférine/luciférase.

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 ++, O₂, H₂O₂ ou ATP) est nécessaire pour initier l'émission de lumière (figure 12). Ce mode de production de lumière est beaucoup moins commun que le système luciférine/luciférase.



Figure 12. Bioluminescence : système photoprotéine.

Le phénomène de bioluminescence est présent chez beaucoup d'êtres vivants (figure 13) : 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 13. Exemples d'organismes bioluminescents : (A) bactérie bioluminescente, (B) poisson bioluminescent, (C) luciole bioluminescente.

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...etc.

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 sépiole, *Euprymna scolopes*. L'émission de la bioluminescence permet à la seiche de se camoufler afin de s'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 sénescents 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.

III.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

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

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 14).

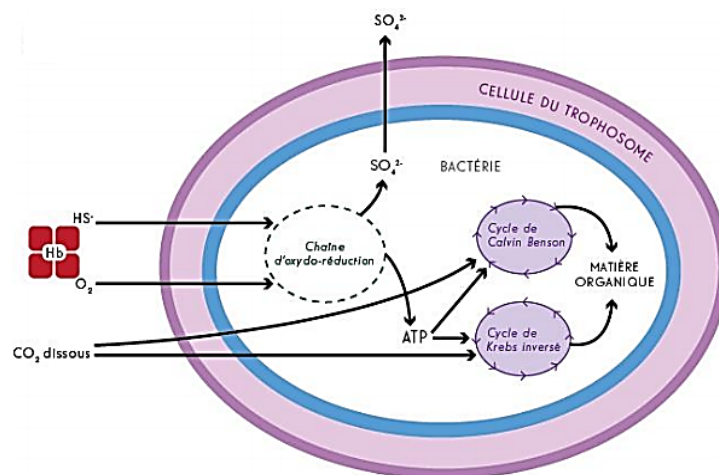


Figure 14. Synthèse de matière organique par les bactéries endosymbiotiques de *Riftia pachyptila*.

III.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.

III.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

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

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 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 15.
- **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.

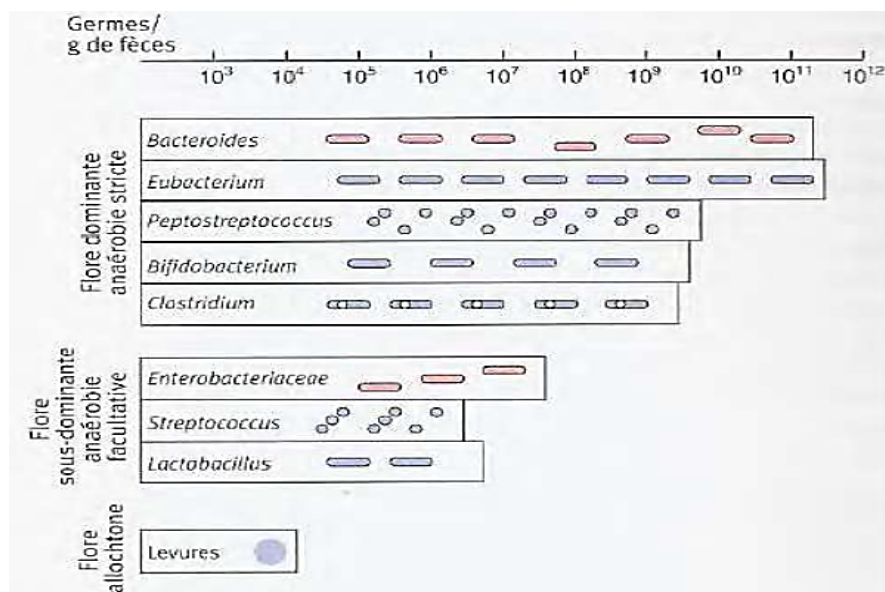


Figure 15. Flore résidente et flore transitoire du tube digestif (Collignon et Butel, 2004).

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

III.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-

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

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 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*.

III.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 inférieure est t 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				++	+++

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

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

III.3.4. Flore génitale : la flore de l'urètre est composée de staphylocoques, de microcoques, d'entérobactéries et de corynébactéries. 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.

III.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 16). Elle dépend de la teneur du milieu en oxygène, des sécrétions du tube digestif, des nutriments disponibles et de la vitesse du transit.

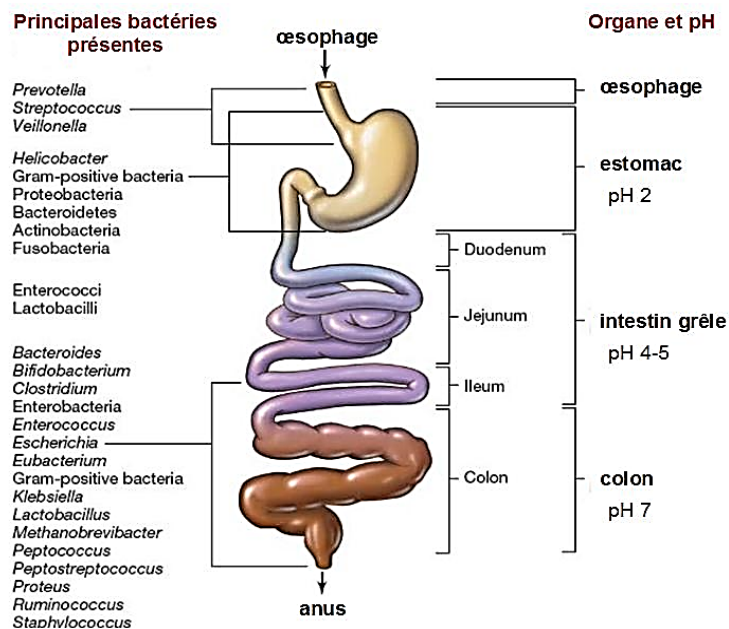


Figure 16. Répartition de la microflore du tube digestif (Goulet, 2009).

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*.

III.3.5.1. 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.

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.

III.3.5.2. 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 sanglantes.

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.

III.3.6. Probiotiques

III.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.

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,... etc.

-Aspects technologiques de la souche : activité, viabilité, résistance à la congélation,...etc.

-Aspects fonctionnels : adhésion au tissu/épithélium intestinal, activité métabolique, activité antimicrobienne,...etc.

III.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.

III.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 etc. De nombreux probiotiques sont actuellement vendus en pharmacie, et conseillés pour différentes problématiques.

Les probiotiques sont couramment utilisés dans le traitement/prévention des maladies telles que : les diarrhées aiguës 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.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 17 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 17 b).

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

- Elles peuvent participer au maintien de la perméabilité intestinale en augmentant l'intégrité intracellulaire des jonctions apicales serrées (figure 17 c) et permettent la production de composés antimicrobiens (bactériocines) pour lutter contre la présence de bactéries pathogènes (figure 17 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 17 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 17 f).

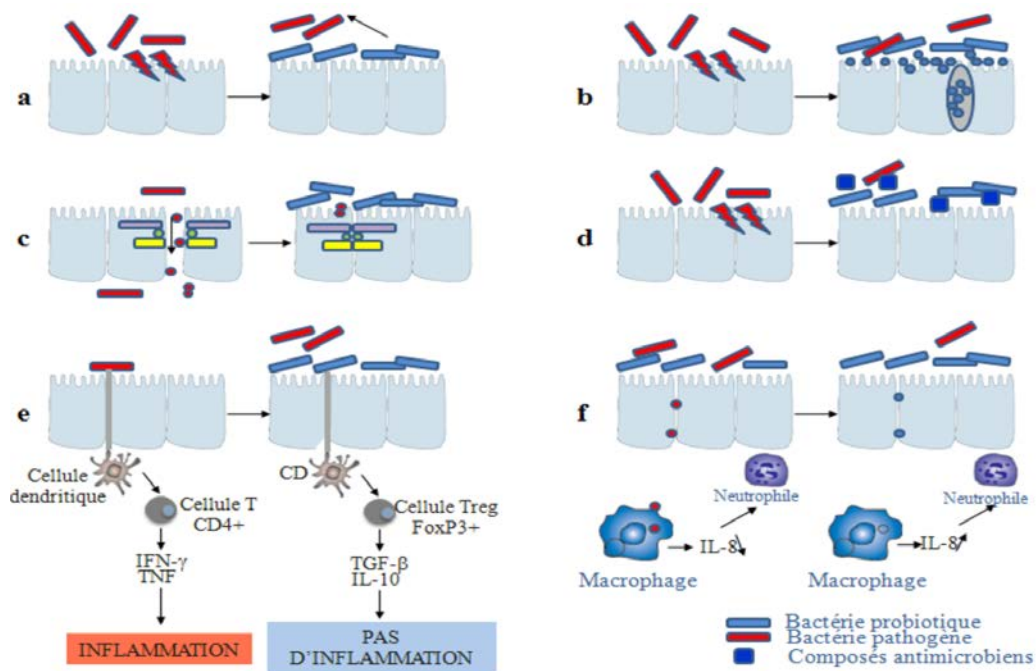


Figure 17. Mécanismes d'action des bactéries probiotiques (Bron et van Baarlen, 2011).

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.

III. Interactions entre microorganismes et organismes supérieurs

- 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.