



**MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE MOULOD MAMMERI DE TIZI-OUZOU
FACULTE DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET DES SCIENCES
AGRONOMIQUES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE**



POLYCOPIE DE COURS

INTERACTIONS MICROBIENNES DANS LES ECOSYSTEMES

**Domaine : Sciences de la nature et de la vie
Filière : Sciences Biologiques
Spécialité : licence Biologie des Organismes**

**Elaboré Par
Dr. Lillia LEMBROUK**

Année universitaire : 2023/2024

Préface

Ce document a été rédigé avec l'espoir qu'il servira de support de cours aux étudiants inscrits en Licence Biologie des Organismes. Le schéma général de ce manuscrit correspond au programme de la matière qui est une unité méthodologique dans leur cursus d'enseignement. La vie sur Terre est complexe et interactive où les organismes formant des populations qui, à leur tour, forment des communautés, ou écosystèmes. L'écologie de ces derniers est basée sur les interactions entre les espèces et leur composition au sein de ce système qui régit la sélection naturelle, l'évolution et la composition génétique. L'aptitude à la survie d'un organisme dans un écosystème ne dépend pas uniquement de l'espèce, mais inclut les interactions des autres organismes avec cette espèce. Les interactions, entre et parmi les espèces, au sein d'un écosystème peuvent être aussi complexes, malgré qu'il y'a longtemps, il a été considéré qu'elles étaient uniquement de nature inhibitrice. Cependant, les derniers développements de la recherche ont démontré que dans notre environnement, il existe plusieurs classes de microorganismes qui produisent différents produits lors de l'interaction et qui englobent donc un champ plus large d'aspects utiles et potentiellement précieux au-delà de la simple antibiose. Le présent travail explore donc différents types d'interactions microbiennes dans les écosystèmes et décrit le rôle de divers facteurs physiques, chimiques, biologiques et génétiques qui régulent ces dernières, et explique également le mécanisme d'action de la formation des biofilms et le rôle des métabolites secondaires dans la régulation de l'interaction bactéries-fongus. L'accent est mis sur les interactions microbiennes qui sont importantes dans divers domaines des sciences de la nature et de la vie tels qu'en médecine, dans l'industrie alimentaire, dans l'agriculture et dans l'environnement. En bref, ce polycopié fournit une vue d'ensemble des différentes contributions de l'interaction microbienne dans la nature et leurs différentes applications.

Programme de la matière

Matière : Interactions microbiennes dans les écosystèmes

Crédits : 5

Coefficients : 3

I. Objectifs de l'enseignement

La matière, en tant qu'unité méthodologique, est centrée sur les diverses interactions auxquelles participent les microorganismes dans leur environnement, qu'il s'agit d'interactions avec le milieu physique ou d'interactions biotiques. Les aspects fondamentaux et les applications pratiques seront considérés.

II. Connaissances préalables recommandées

- ✓ Microbiologie générale, Microbiologie de l'environnement, écologie microbienne.
- ✓ Physiologie végétale et animale.

III. Contenu de la matière

1. Cours

Chapitre I

Interactions entre microorganismes et milieu physique

1. Métaboliques bactériens dans les cycles biogéochimiques
2. Etats particuliers des microorganismes dans l'environnement, cas de biofilms

Chapitre II

Interaction entre microorganismes

1. Stratégies collectives et interactions entre les espèces microbiennes autochtones dans un écosystème.
2. Compétition.
3. Successions microbiennes : conséquences pour la biodégradation de composés organiques.

Chapitre III

Interaction avec les organismes supérieurs

1. Types d'interactions microbiennes
2. Interactions entre les microorganismes et les organismes supérieurs et le milieu
3. Pathogénie et virulence des microbes avec les plantes et les animaux

Programme de la matière

2. Travaux Dirigés (TD)

- Etude de certains exemples de symbiose (Mycorhizes, ...)
- Emploi des prébiotiques et des probiotiques
- Exposés méthodologiques complémentaires des cours

3. Travaux Pratiques (TP)

- Dénombrement des microorganismes dans l'eau (eau du robinet, eau usée, ...)
- Dénombrement des microorganismes dans le sol

4. Autres

- Programmation de sorties pédagogiques selon le contenu de la matière.

Mode d'évaluation

- ✓ **Control continu** : 40% (TD, TP)
- ✓ **Examen final** : 60% (EMD)

Table des matières

Page

Liste des figures

Liste des tableaux

Préface

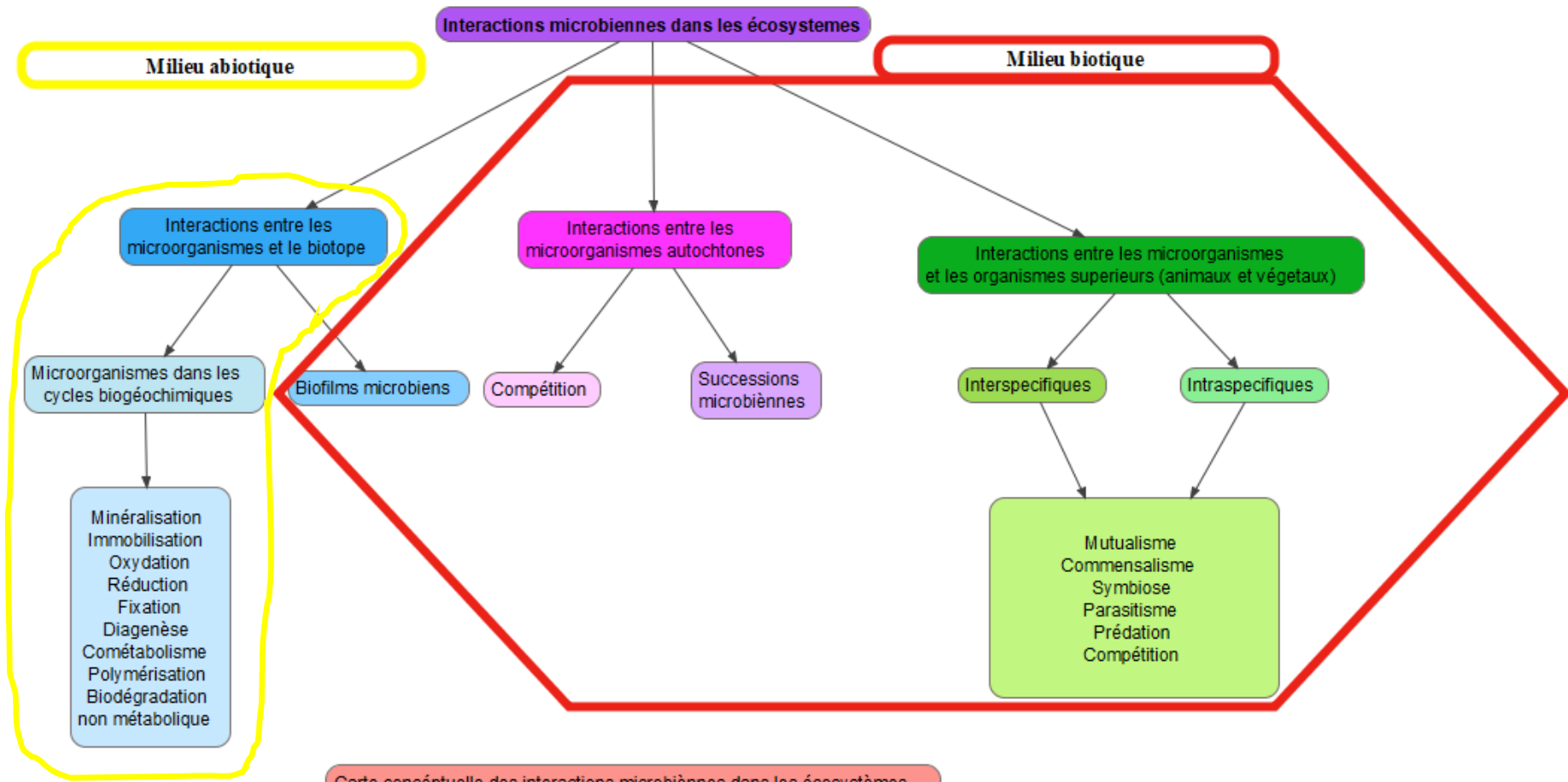
Introduction.....	1
Chapitre I : Interactions entre microorganismes et milieu physique.....	2
I. Métaboliques bactériens dans les cycles biogéochimiques.....	3
1. Cycle de l'eau.....	4
2. Cycle du carbone.....	6
2.1. La production autotrophe	7
2.2. Décomposition des matières organiques.....	7
2.3. Méthanogenèse et oxydation du méthane.....	8
3. Cycle de l'azote.....	9
3.1. Fixation de l'azote	9
3.2. Minéralisation de l'azote organique.....	10
3.3. Ammonification.....	10
3.4. Nitrification.....	11
3.5. Dénitrification.....	12
4. Cycle du phosphore.....	12
5. Cycle du soufre.....	13
5.1. Oxydation du soufre.....	14
5.2. Réduction du soufre.....	15
5.3. Transformation abiotique du soufre.....	15
6. Interactions entre les différents cycles biogéochimiques.....	15
II. Etats particuliers des microorganismes dans l'environnement, cas de biofilms.....	17
1. Biofilms microbiens.....	17
1.1. Formation d'un biofilm microbien.....	18
1.1.1. Etapes de formation d'un biofilm microbien.....	19
1.1.2. Colonisation des surfaces par les biofilms.....	19
1.2. Utilisation des biofilms.....	20

Table des matières

Chapitre II : Interactions entre microorganismes.....	22
I. Interactions entre les communautés microbiennes et la faune du sol.....	22
II. Stratégies collectives et interactions entre les espèces microbiennes autochtones dans un écosystème.....	25
1. Ecosystèmes digestifs.....	25
1.1. Microbiote de l'appareil digestif.....	26
1.2. Rôles du microbiote intestinal.....	28
2. Stratégies collectives entre les microorganismes autochtones dans un écosystème.....	30
2.1. Nutrition croisée ou complémentarité nutritionnelle.....	31
2.2. Satisfaction des besoins en ammoniacque.....	31
III. Compétition.....	32
1. Compétition par exploitation.....	32
2. Compétition par interférence.....	33
IV. Successions microbiennes : conséquences pour la biodégradation de composés organiques.....	34
1. Activités microbiennes dans les sols.....	34
2. Principaux processus de biodégradation.....	36
2.1. Minéralisation.....	37
2.2. Co métabolisme.....	37
2.3. Polymérisation.....	38
2.4. Biodégradation non enzymatique.....	38
Chapitre III : Interactions avec les organismes supérieurs.....	39
I. Types d'interactions microbiennes.....	39
1. Interactions positives.....	39
2. Interactions négatives.....	39
3. Interactions neutres.....	39
4. Exemples d'interactions.....	40
4.1. Mutualisme.....	40
4.2. Symbiose.....	41
4.3. Commensalisme.....	42
4.4. Parasitisme.....	43

Table des matières

4.5. Co-métabolisme.....	43
4.6. Compétition.....	43
4.7. Prédation.....	43
II. Interactions entre les microorganismes et les organismes supérieurs et le milieu.....	44
1. Interactions entre les microorganismes, les plantes et le milieu.....	44
2. Interactions micro-organismes/animal et Homme.....	44
3. Mécanismes impliqués dans le parasitisme.....	45
3.1. Classification taxonomique	45
3.2. Classification selon le niveau de dépendance du parasite pour l'hôte.....	46
3.3. Classification selon la localisation du parasite à l'intérieur de l'hôte.....	46
3.4. Classification selon la durée de temps (la période) que le parasite maintient à l'intérieur de l'hôte.....	46
3.5. Avantages et Inconvénients des parasites.....	46
III. Pathogénie et virulence des microbes avec les plantes et les animaux.....	47
1. Microbes pathogènes chez les animaux et les végétaux.....	48
1.1. Pathogénicité.....	48
1.2. Virulence.....	48
1.3. Suppression des agents pathogènes.....	50
Références bibliographiques.....	51



Liste des Figures

N°	Titre	Page
1	Interactions biotope-biocénose au sein d'un écosystème.	3
2	Cycle hydrologique.	5
3	Cycle globale du carbone.	6
4	Influence de l'oxygène lors de la décomposition de la matière organique.	8
5	Cycle fondamental de l'azote.	9
6	Phases du cycle de l'azote.	11
7	Cycle du phosphore.	13
8	Cycle du soufre.	14
9	Interactions entre les divers cycles biogéochimiques.	16
10	Etapes de formation d'un biofilm (exemple de <i>Pseudomonas aeruginosa</i>).	19
11	Conditions de développement et dispersion des biofilms.	20
12	Microbiote intestinal.	28
13	Activités microbiennes dans le sol.	35
14	Schéma général de l'activité bactérienne.	36
15	Principaux processus de biodégradation.	37
16	Interactions dynamiques au sein d'un écosystème.	39
17	Différents schémas interactifs des micro-organismes dans la nature.	40
18	Les mycorhizes.	42

Liste des tableaux

N°	Titre	Page
1	Exemples de groupes procaryotes contenant des espèces fixatrices d'azote.	10
2	Groupements fonctionnels de taxons de microorganismes du sol.	23
3	Actions de la faune du sol sur la microflore.	24
4	Flore des diverses parties du corps des mammifères.	25
5	Apports de différents microorganismes dans la nutrition des animaux.	31

Les microorganismes, très nombreux et diversifiés, occupent de multiples milieux naturels : sols, lacs, rivières, océans, ... Ils sont ubiquistes, ils s'adaptent et interagissent avec leur environnement. Par exemple dans le sol, la rhizosphère est un des lieux privilégiés entre plantes et microorganismes essentiellement les bactéries et les champignons. Dans les milieux anthropisés, tels que l'industrie, les processus technologiques sélectionnent des groupes microbiens particuliers et créent une biodiversité microbienne qui leur est propre. Les microorganismes sont omniprésents dans la chaîne de production des denrées alimentaires (matière première animale ou végétale, environnement de production primaire et de transformation) et celles-ci jouent un rôle important dans leur transfert aux animaux et à l'Homme.

L'expression d'écologie microbienne est aujourd'hui utilisée d'une façon générale pour décrire la présence des microorganismes et leurs contributions, à travers leurs activités, aux endroits où on les trouve. C'est l'étude du comportement et des activités des microorganismes dans leurs environnements naturels. Elle permet de comprendre les fonctionnements des microorganismes et des écosystèmes microbiens pour mieux les utiliser, les maîtriser ou les combattre dans les milieux naturels ou anthropisés. Par ailleurs, une façon dont les microorganismes créent leur propre environnement et niches est la formation de biofilms qui sont des systèmes organisés faits de couches de cellules associées à des surfaces constituant un facteur important dans presque tous les domaines de la microbiologie.

Les microorganismes grâce à leurs interactions, sont les responsables principaux de la régulation et du maintien de l'écosystème ainsi que son équilibre biologique. Ils sont à l'origine de transformations chimiques fondamentales lors des processus biogéochimiques du cycle des éléments naturels. A l'exemple des microorganismes décomposeurs (bactéries, champignons, ...), saprophytes, qui se nourrissent de matières organiques présentes dans l'environnement telle que la flore microbienne tellurique qui participe activement à la décomposition de la matière organique du sol (minéralisation). Dans les écosystèmes aquatiques, les microorganismes assurent également la décomposition des matières organiques en solution, tandis qu'en surface, d'autres bactéries et les microalgues (Cyanobactéries, bactéries pourpres et vertes) et des algues unicellulaires assurent la production primaire de matière organique grâce à la photosynthèse.

Les microorganismes jouent des rôles clés dans les chaînes alimentaires classiques (producteurs, consommateurs et décomposeurs) comme ils s'intègrent aussi dans ces dernières sous forme de boucles microbiennes. Les microorganismes décomposeurs ont un rôle irremplaçable du fait qu'ils soient les seuls organismes vivants capables de la minéralisation de la matière organique.

De ce fait, l'un des défis majeurs de l'écologie microbienne est la caractérisation de l'importante diversité des communautés microbiennes, mais aussi de comprendre le rôle et les fonctions des micro-organismes dans leur habitat (environnement, écosystème) ainsi que les interactions microbiennes qui structurent les écosystèmes et conditionnent leurs fonctions (virulence, altération, bioproduction, dépollution, bioprotection, etc.).

Chapitre I

Interactions entre microorganismes et milieu physique

D'après Dansereau (1990), un **écosystème** est une unité écologique formée d'un **biotope** correspondant à l'ensemble des paramètres abiotiques (physico-chimiques) et d'une **biocénose** correspondant à l'ensemble des organismes vivants. Ces composants développent un dense réseau de dépendances, d'échanges d'énergie, d'information et de matière permettant le maintien et le développement de la vie, et entretiennent de nombreux types d'interactions (Figure 1).

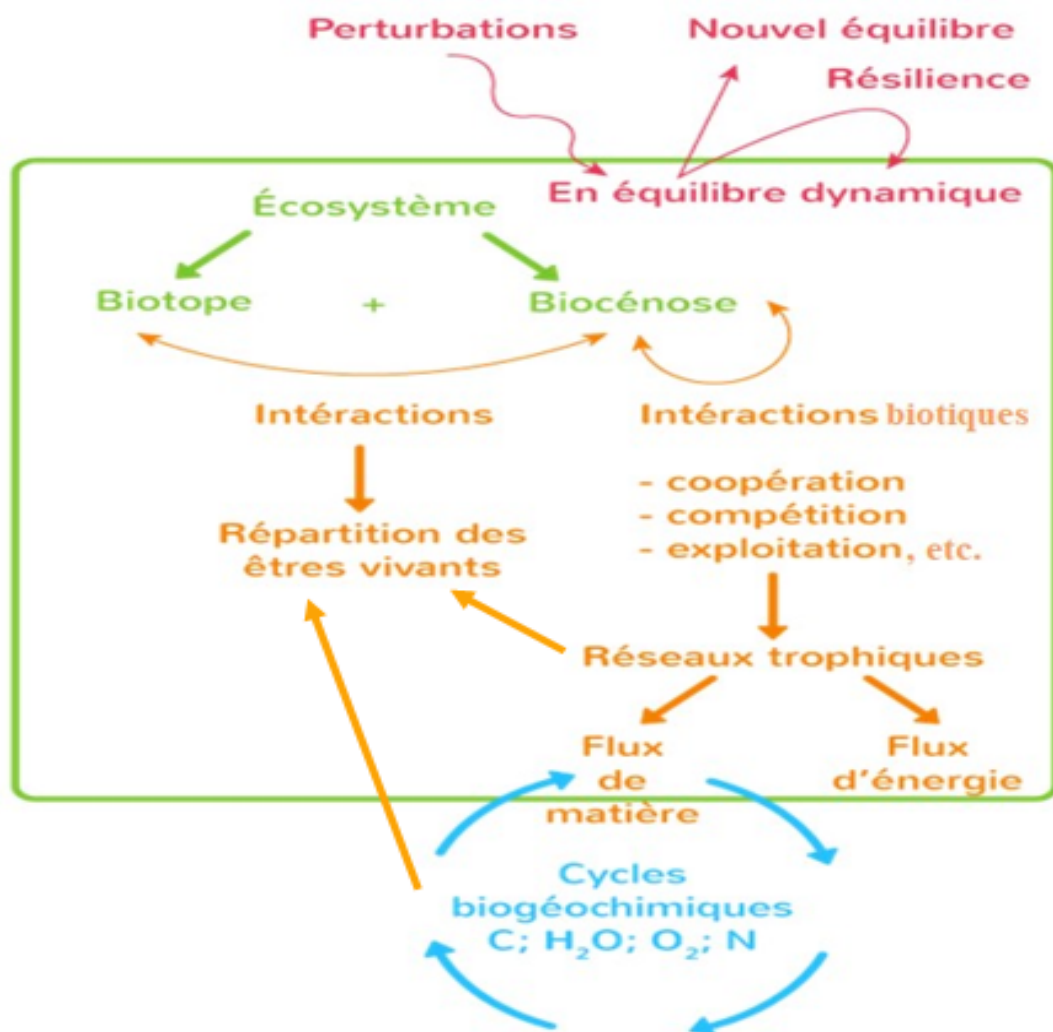


Figure 1. Interactions biotope-biocénose au sein d'un écosystème (Google, 2024).

I. Métabolites microbiens dans les cycles biogéochimiques (milieu abiotique)

La biogéochimie est la discipline qui étudie, à la fois, la chimie organique et inorganique ainsi que le rôle des êtres vivants dans le cheminement, souvent complexe, des éléments chimiques (Gall, 1995). Au sein de ces derniers, les cycles biogéochimiques des surfaces continentales s'intéressent au comportement des différents éléments chimiques de la biosphère au cours de l'histoire de la planète (Kennedy *et al.*, 2007).

D'après Aoyama *et al.* (1999) ; Bissonnette *et al.* (2001), les cycles biogéochimiques, essentiellement liés aux activités microbiennes, permettent de réactiver les éléments inertes dans un écosystème en une forme utilisable par les organismes vivants grâce aux processus microbiens impliqués dans les transformations biogéochimiques par :

- **Minéralisation** : conversion de la forme organique d'un élément en forme inorganique, c'est une volatilisation quand les produits formés sont des gaz ;
- **Immobilisation** : assimilation d'un élément inorganique qui va être converti en substance organique plus ou moins complexe ;
- **Oxydation** : liée essentiellement aux processus énergétiques dans les cellules qu'ils s'agissent de substrats organiques ou inorganiques combinés à de l'oxygène par perte d'électrons ;
- **Réduction** : c'est le résultat de processus énergétiques (accepteurs finaux d'électrons qui se réunissent) ainsi que la prolifération cellulaire qui libère des composés réducteurs (souvent des acides organiques) ;
- **Fixation** : assimilation et conversion d'un élément gazeux en composé organique ;
- **Diagenèse** : formation de dépôts géologiques *via* les microorganismes : formation d'agrégats et de roches sédimentaires, de charbon, de pétrole, de dépôts sulfureux, etc.

1. Cycle de l'eau

D'après Vaucheret et Baulcombe (2004), le cycle de l'eau est un processus naturel vital pour la survie des êtres vivants et le maintien des écosystèmes, impliquant l'évaporation de l'eau des océans, la formation de nuages, les précipitations et le ruissellement de l'eau dans les rivières et les lacs. Fierer *et al.* (2014) affirment que les micro-organismes tels que les bactéries, les virus, les champignons et les algues sont également des acteurs importants dans ce cycle puisqu'ils interagissent avec l'eau et les nutriments pour influencer les processus biogéochimiques qui affectent la qualité de l'eau et l'environnement en général.

Au cours de sa longue existence d'environ 4 milliards d'années, la Terre a perdu un quart de son eau, mais elle y est toujours dans les grands réservoirs sur terre, indiqués par ordre décroissant de volume (UNESCO, 2021) :

- Eau salée liquide des océans, de loin, le réservoir le plus important ;
- Glaciers et calottes glaciaires dont l'eau est stockée pour un temps sous forme de neige ou de glace. Leur fonte est plus ou moins importante suivant les variations du climat ;
- Eau souterraine contenue dans les aquifères ;
- Eau douce liquide de surface : cours d'eau, lacs, étangs d'eau douce, marais ;
- Eau contenue dans les sols ;
- Eau atmosphérique (vapeur d'eau et nuages) ;
- Eau contenue dans les êtres vivants (biosphère).

Kirchman (2016) décrit le cycle de l'eau (ou cycle hydrologique) en tant qu'un phénomène naturel dont le « moteur » est l'énergie solaire qui chauffe les eaux de surface puis s'évaporent, ainsi que l'évapotranspiration des plantes, sous forme de vapeur d'eau qui rejoint l'atmosphère. L'évaporation dépend de la quantité d'eau disponible, du degré de saturation de l'air en vapeur, du vent, de l'ensoleillement, de la température, etc. Il passe par différentes étapes (Figure 2) :

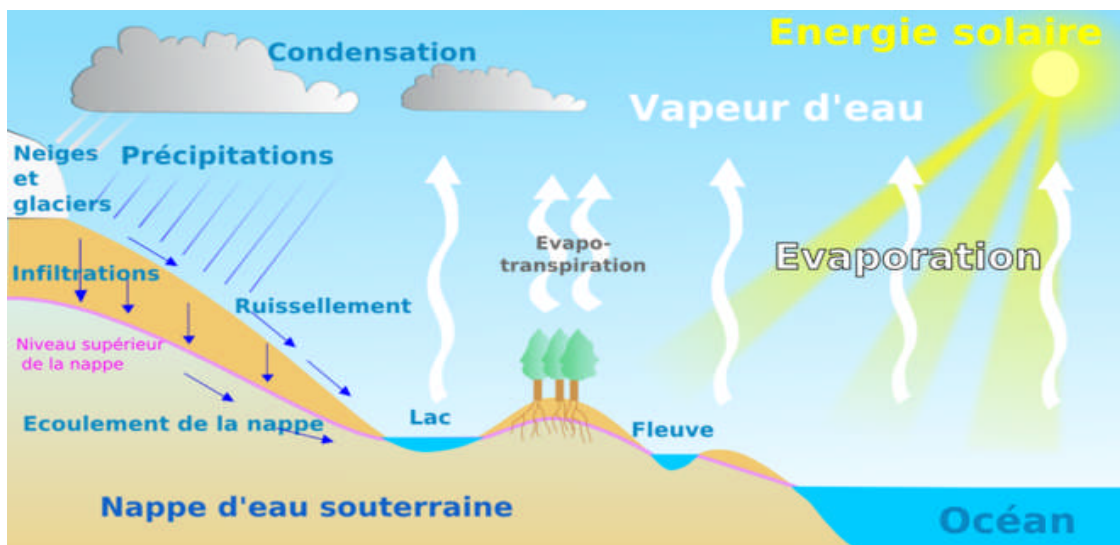


Figure 2. Cycle hydrologique (Google, 2024).

1. **Évaporation** : L'eau des océans, des lacs et des rivières s'évapore sous l'effet du rayonnement solaire. Cette vapeur d'eau est ensuite transportée dans l'atmosphère.
2. **Condensation** : Dans l'atmosphère, la vapeur d'eau se refroidit et se transforme en gouttelettes d'eau ou en cristaux de glace pour former les nuages.

3. **Précipitations** : Les gouttelettes d'eau ou les cristaux de glace s'accumulent dans les nuages jusqu'à devenir trop lourds et retomber sur Terre sous forme de précipitations, comme de la pluie, de la neige ou de la grêle.
4. **Infiltration** : Lorsque les précipitations atteignent le sol, elles s'infiltrent dans le sol ou ruissellent en surface pour rejoindre les rivières et les lacs.
5. **Évapotranspiration** : Les plantes absorbent l'eau du sol par leurs racines et la transpirent par leurs feuilles, contribuant ainsi à la formation de la vapeur d'eau dans l'atmosphère.
6. **Percolation** : Lorsque l'eau s'infiltré dans le sol, elle peut également atteindre les nappes phréatiques et alimenter les sources d'eau souterraine.
7. **Ruissellement** : Lorsque l'eau de surface atteint les rivières, elle peut être transportée vers les océans et le cycle de l'eau recommence.

2. Cycle du carbone

D'après Falkowski *et al.* (2000), le carbone représente 49% du poids sec des organismes vivants et 24,9% de la composition par atomes de la biosphère. Son réservoir principal dans la nature est l'hydrosphère grâce au CO_2 dissous dans l'eau des mers et des océans, néanmoins que le réservoir atmosphérique est essentiel à la vie terrestre, surtout que la teneur du CO_2 dans l'air est progressivement croissante depuis le milieu du 19^{ème} siècle. Une quantité importante de carbone est fossilisée suite à la fermentation par manque d'oxygène, mais utilisable par l'Homme (charbon, pétrole et gaz).

Le carbone est recyclé depuis l'atmosphère (méthane CH_4 , CO_2 et CO), la biosphère, les océans et la lithosphère. Le CO_2 atmosphérique provient essentiellement de l'activité volcanique (CH_4 , CO_2 et CO), de la combustion d'énergies fossiles et de la respiration des êtres vivants (Figure 3).

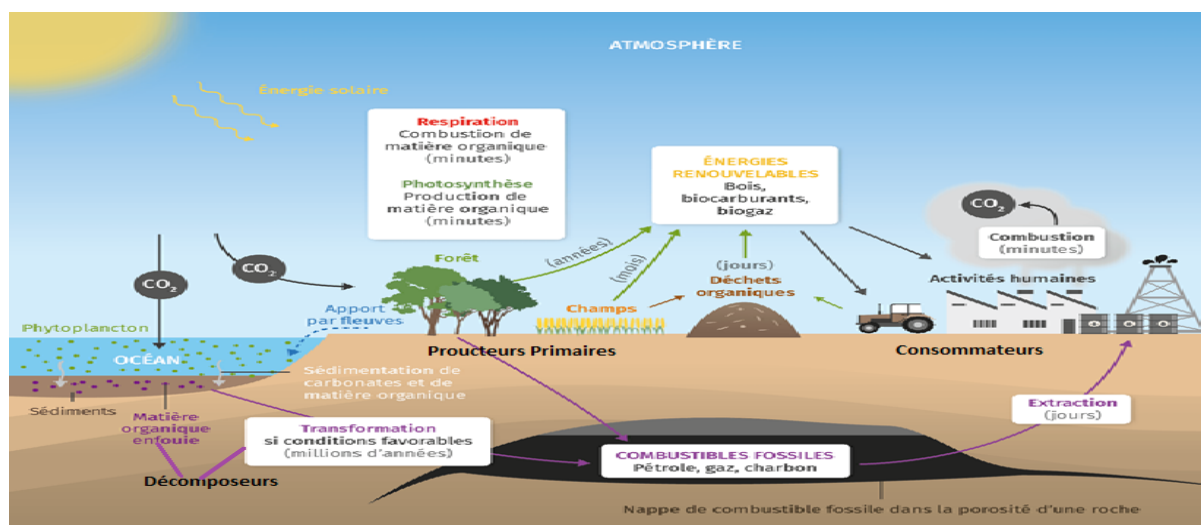


Figure 3. Cycle global du carbone (Google, 2024).

Le cycle du carbone a été initialement découvert par Lavoisier en 1772. C'est l'un des processus fondamentaux qui régissent la vie sur Terre. Il représente l'ensemble des échanges et des transformations du carbone entre différents réservoirs, tels que l'atmosphère, l'hydrosphère, la biosphère et la lithosphère. Le carbone joue un rôle crucial dans la régulation du climat, la croissance des plantes, la formation des combustibles fossiles et bien d'autres aspects environnementaux. Le recyclage du carbone dans la nature se fait grâce à :

2.1. La production autotrophe

Les producteurs primaires (les végétaux, le phytoplancton : les algues et les cyanobactéries ainsi que les procaryotes photosynthétiques anoxygéniques et les bactéries chimiolithotrophes) fixent le CO₂ et le convertissent en matière organique par le biais de la photosynthèse où les organismes photosynthétiques tirent directement leur énergie des radiations solaires, tandis que les bactéries chimiolithotrophes tirent leur énergie de la transformation des substances chimiques énergétiques (composés inorganiques réduits comme le sulfure d'hydrogène, l'ammoniac, l'hydrogène, ...) qui proviennent des activités géochimiques ou d'autres processus biologiques, dont certains peuvent dépendre de l'énergie solaire.

2.2. Décomposition des matières organiques

La décomposition organique est un processus qui implique la dégradation de composés organiques inertes par intervention de microorganismes appelés décomposeurs (bactéries et champignons) qui sont des agents de recyclage des matières organiques inertes issues de la production primaire. Ils vivent à l'état saprophyte sur les matières organiques issues des végétaux et des animaux morts et d'autres microorganismes. Ils sont assistés dans ce processus, par des animaux supérieurs (consommateurs : herbivores et carnivores) qui ingèrent des matières organiques particulières et les bactéries qui sont associées à ces aliments ainsi que celles qui résident dans leur tractus digestif.

La décomposition organique est analogue à la respiration (chez les végétaux et les animaux) qui permet une dégradation entière des composés organiques en produisant de l'énergie (ATP) utilisée dans la croissance. Si le composé organique est entièrement dégradé en composés inorganiques comme le CO₂, l'ammoniac et l'eau, le processus est appelé minéralisation.

Une grande variété de microorganismes tels que les bactéries et les champignons sont parfaitement adaptés à la dégradation des polymères organiques comme la cellulose, la chitine et la lignine, ainsi que les composés organiques solubles comme les acides organiques, les

acides aminés et les sucres. La cellulose issue des plantes et la chitine issue principalement de crustacés, d'insectes et de champignons sont dégradées par les chihnases.

La dégradation de la matière organique est influencée par trois principaux facteurs :

- Les nutriments présents dans le milieu ;
- Les conditions abiotiques (pH, potentiel oxydo-réducteur, conditions osmotiques) ;
- La communauté microbienne.

Les microorganismes forment des produits différents à partir de matières organiques complexes qu'ils dégradent en conditions aérobies ou anaérobies (Figure 4).

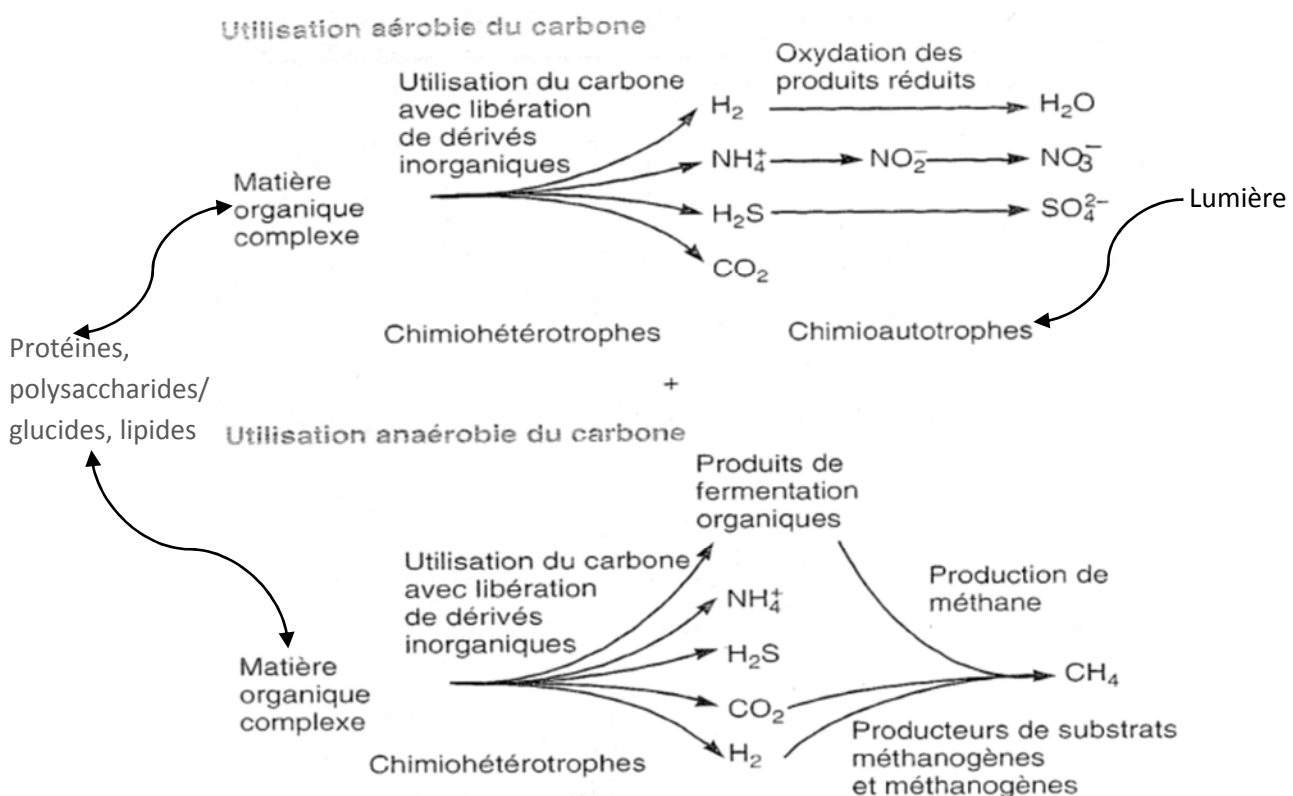


Figure 4. Influence de l'oxygène lors de la décomposition de la matière organique (Google, 2024).

2.3. Méthanogenèse et oxydation du méthane

Les processus anaérobies majeurs du cycle du carbone se traduisent par la fermentation des composés organiques en acides organiques et gaz tels que l'hydrogène et le CO₂. Dans les sédiments et le tractus digestif des ruminants et des termites, des dégradations complémentaires, assurées par les méthanogènes, aboutissent à la formation du méthane (CH₄). Si la plupart des méthanogènes utilisent le CO₂ et l'hydrogène comme substrat pour la formation du

méthane, d'autres utilisent les produits de fermentation comme le méthanol ou l'acide acétique pour cette production. Les bactéries et certaines levures dégradent le méthane dans la biosphère, mais une partie rejoint l'atmosphère et devient un gaz à effet de serre.

3. Cycle de l'azote

L'azote est un élément chimique incolore, inodore, relativement inerte et peu réactif. C'est le premier gaz en importance dans l'atmosphère terrestre (78%), qui s'y trouve sous sa forme moléculaire diatomique N_2 . Il se présente sous deux formes :

- **Azote minéral** : formé principalement de l'azote nitrique et l'azote ammoniacal qui est directement utilisable par les organismes vivants, en particulier ; les plantes.
- **Azote organique** : qui représente plus de 95% de l'azote total, malheureusement sous sa forme non assimilable.

Le cycle de l'azote est l'un des cycles les plus complexes suite à la présence de cet élément dans l'environnement sous de très nombreuses formes minérales (N_2 , NO_3^- , NH_4^+ , acides aminés). Aussi, les végétaux, en tant que producteurs primaires, ne sont capables d'assimiler l'azote que sous ses formes ioniques (NH_4^+ , NO_3^-) ou organiques simples.

Les microorganismes jouent divers rôles dans le cycle de l'azote qui est un élément essentiel pour la synthèse des protéines en acides nucléiques chez tous les organismes vivants.

Le principal réservoir d'azote est l'atmosphère, avec environ 78% en volume de N_2 , qui le quitte pour y retourner suivant diverses réactions décrites dans la figure 5 :

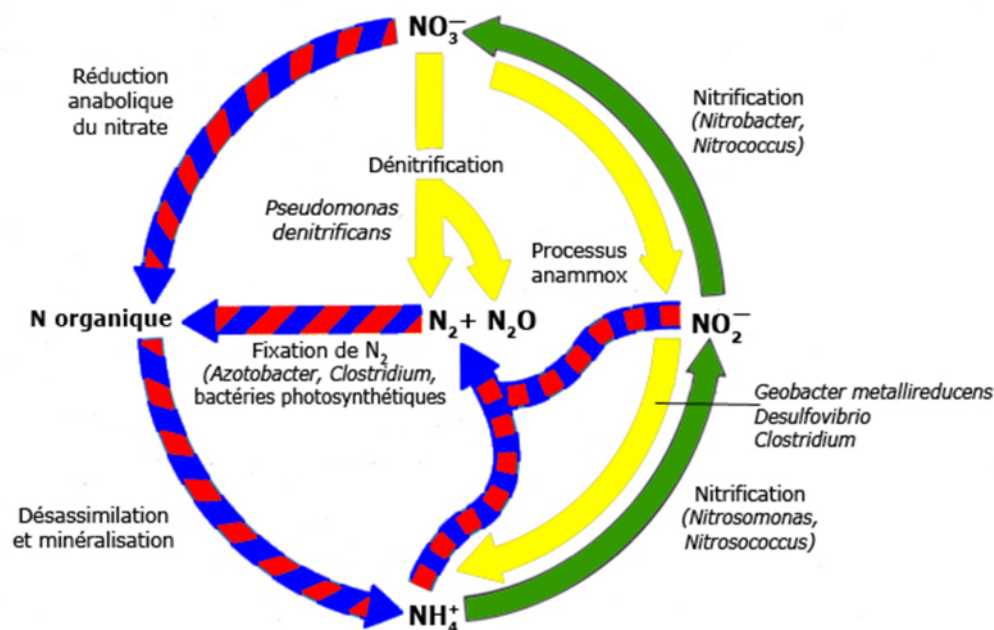


Figure 5. Cycle fondamental de l'azote (Google, 2024).

3.1. Fixation de l'azote

L'azote étant souvent un facteur limitant des habitats terrestres ou aquatiques du fait que seuls les organismes procaryotes photosynthétiques ou hétérotrophes (certaines bactéries et Archaea, Tableau 1) sont capables de le fixer grâce à la nitrogénase (enzyme de fixation de l'azote), mais son recyclage dans la biosphère est fondamental suivant cette réaction globale :

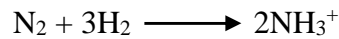


Tableau 1. Exemples de groupes procaryotes contenant des espèces fixatrices d'azote (Google, 2024)

I. Bacteria	
A. Non symbiotiques	
1. Photosynthétiques	<i>Proteobacteria</i> <i>Chlorobi</i> <i>Cyanobacteria</i>
2. Hétérotrophes	<i>Azotobacter</i> <i>Clostridium</i> Quelques spirochètes
B. Symbiotes bactériens	<i>Rhizobium</i> (légumineuses) <i>Frankia</i> (aulnes) <i>Cyanobacteria</i> (lichens ; <i>Azolla</i>)
II. Archaea	Méthanogènes

La fixation de l'azote se fait soit par oxydation chimique ou par l'activité des microorganismes spécialisés :

- **Oxydation chimique** : elle se fait lors des éclairs des orages qui offrent des composés solubles (NO_2 , NO_3) et les ramènent à la terre par les précipitations. Cet apport est estimé de 1 à 10 kg/Hectares/an.
- **Fixation par les microorganismes** : de l'azote atmosphérique par les bactéries aérobies du sol (*Azotobacter*, *Azospirillum*, *Clostridium*) ou par symbiose grâce au *Rhizobium* (exemple des légumineuses). Ce mode de fixation est loin d'être le plus important puisqu'il ne peut fournir en moyenne 25kg/hectare/an sur les continents.

3.2. Minéralisation de l'azote organique

Elle se fait par le biais des décomposeurs microorganiques : bactéries nitrifiantes telles que les *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*.

3.3. Ammonification

L'ammonification est une étape importante du cycle de l'azote. Elle est réalisée par divers microorganismes présents dans le sol et dans l'eau, qui décomposent les protéines et les acides aminés dans les matières végétales et animales mortes, ainsi que dans les matières fécales afin de former de l'ammoniac (NH_3), qui est généralement retenu dans le sol ou dans

l'eau sous la forme d'ions ammonium (NH_4^+). Par conséquent, tout organisme vivant rejette l'azote de ses cellules/tissus sous forme d'ammoniac, qui est un produit final classique de la décomposition, par le processus d'ammonification favorisé par des bactéries pourvues de désaminase qui coupent le groupement amine des composés organiques azotés pour former l'ammoniac.

Dans certains environnements anaérobies, comme le rumen des bovins, le nitrate n'est pas converti en azote gazeux par dénitrification mais est réduit en ammoniac par les bactéries résidentes, c'est l'ammonification des nitrates. L'ammoniac produit par l'ammonification peut être utilisé directement par de nombreuses plantes comme source d'azote pour la synthèse d'acides aminés ou d'autres composés organiques azotés. L'ammoniac peut aussi être oxydé par des bactéries chimiolithotrophes spécialisées dites nitrifiantes.

3.4. Nitrification

La nitrification est le processus biologique par lequel les nitrates sont produits dans l'environnement suivant deux étapes distinctes (Figure 6) grâce à l'action de micro-organismes différents :

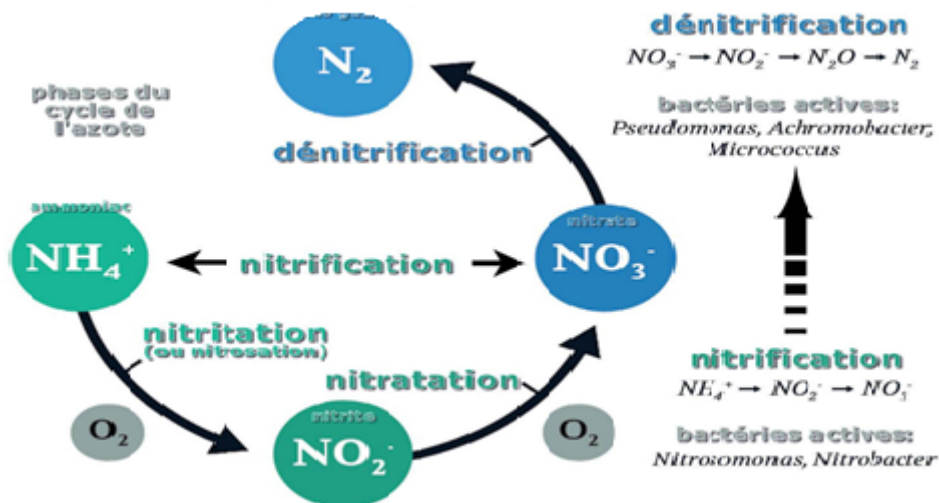


Figure 6. Phases du cycle de l'azote (Google, 2024).

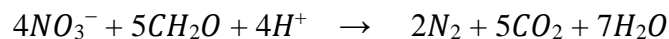
- **Étape 1 :** l'ammoniac est oxydé en nitrite par des bactéries du genre *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* et *Nitrospira*, c'est la nitrification appelée également nitrosation.
- **Étape 2 :** le nitrite est oxydé en nitrate, c'est la nitratation assurée par des bactéries du genre *Nitrobacter*, *Nitrococcus* et *Nitrospira*.

Dans les écosystèmes qui perdent des nitrates vers les nappes phréatiques, la nitrification est une source d'acidité pour le sol et la première phase de l'élimination biologique de l'azote au sein de son cycle.

3.5. Dénitrification

La dénitrification est la dernière étape du cycle d'azote, appelée aussi rétrogradation de l'azote minéral en azote gazeux. C'est un processus microbien de respiration anaérobie qui utilise les ions nitrates comme accepteurs d'électrons. Il est assuré par les bactéries (*Pseudomonas*, *Thiobacillus denitrificans* et *Paracoccus denitrificans*). Les produits intermédiaires de cette transformation sont les mêmes que dans la nitrification y compris le N₂O volatil, qui est un gaz important qui peut réagir photochimiquement par l'ozone (O₃) et causer sa destruction, ou même de l'azote moléculaire, ce qui fait perdre au sol jusqu'à 20% de sa réserve.

La dénitrification permet la réduction des nitrates NO₃⁻ par des bactéries anaérobies, ce qui assure le retour de l'azote à l'atmosphère sous sa forme moléculaire N₂, ou sa réduction en acides aminés (la seule forme utilisable par les animaux en particulier les herbivores) grâce aux bactéries assimilatrices (*Denitrobacillus*, *Clostridium*, *Bacillus*). La dénitrification est résumée par l'équation suivante :



La dénitrification est faible en basses températures mais optimale pour des températures de 60-65° C et pour des pH compris entre 6 et 8.

4. Cycle du phosphore

Le phosphore, constituant indispensable de la matière organique et essentiel à la vie, son rôle est lié au stockage et transfert d'énergie (ATP) et à la formation de nombreux composés structuraux comme les acides nucléiques, nucléotides, phospholipides, coenzymes,

Le phosphore est un élément peu abondant dans la lithosphère et n'a pas de réservoir atmosphérique puisqu'il ne possède pas de composantes gazeuses du moins en quantité significative (seulement le phosphore d'hydrogène). Son cycle est appelé cycle sédimentaire puisqu'il s'effectue principalement entre les océans et les continents. Il se distingue des autres cycles biogéochimiques par son transfert d'un réservoir à un autre quasiment non contrôlé par des réactions microbiennes du fait que les bactéries « *phosphorisantes* » sont rares (Figure 7).

Le grand réservoir du phosphore est formé par les roches sédimentaires nommées Apatites, qui par décomposition cèdent des phosphates (PO₄³⁻ : la forme terrestre la plus

fréquente) qui accompagnent le cycle de l'eau. Les grandes quantités de phosphates lessivées sont entraînées vers les mers afin d'alimenter les différentes chaînes trophiques (squelette des êtres vivants et dents des vertébrés).

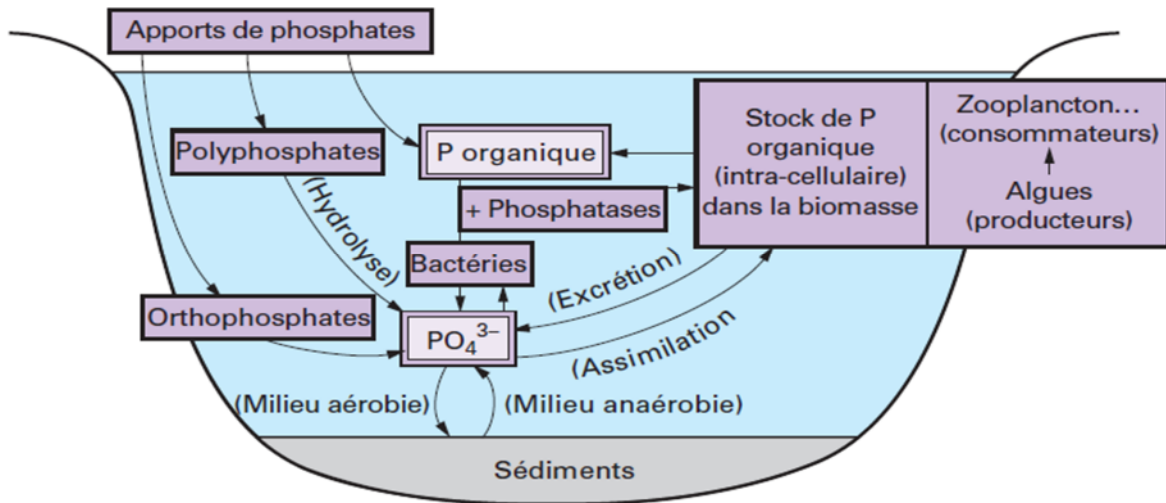


Figure 7. Cycle du phosphore (Google, 2024).

5. Cycle du soufre

Le cycle du soufre est l'un des grands cycles biogéochimiques. Le soufre, comme le carbone et l'azote, est nécessaire aux organismes vivants comme constituant principal des protéines surtout chez les animaux (les acides aminés : cystine, cystéine et méthionine présents dans leur nourriture) (Davet, 1996). D'après Ramade (2005), il se présente sous plusieurs formes qui lui permettent de circuler dans la biosphère : sulfure d'hydrogène (H_2S), dioxyde de soufre (SO_2), sulfates (SO_4^{2-}), ... Les sulfates, par leur forme organique disponible dans les écosystèmes, constituent la principale source pour les êtres vivants, surtout les végétaux supérieurs, vu leur solubilité dans l'eau. Les microorganismes quant à eux, captent le soufre par d'autres voies tels que les composés soufrés qui sont utilisés comme source d'énergie, accepteurs d'électrons, voire des donneurs d'hydrogène pendant la photosynthèse (Figure 8).

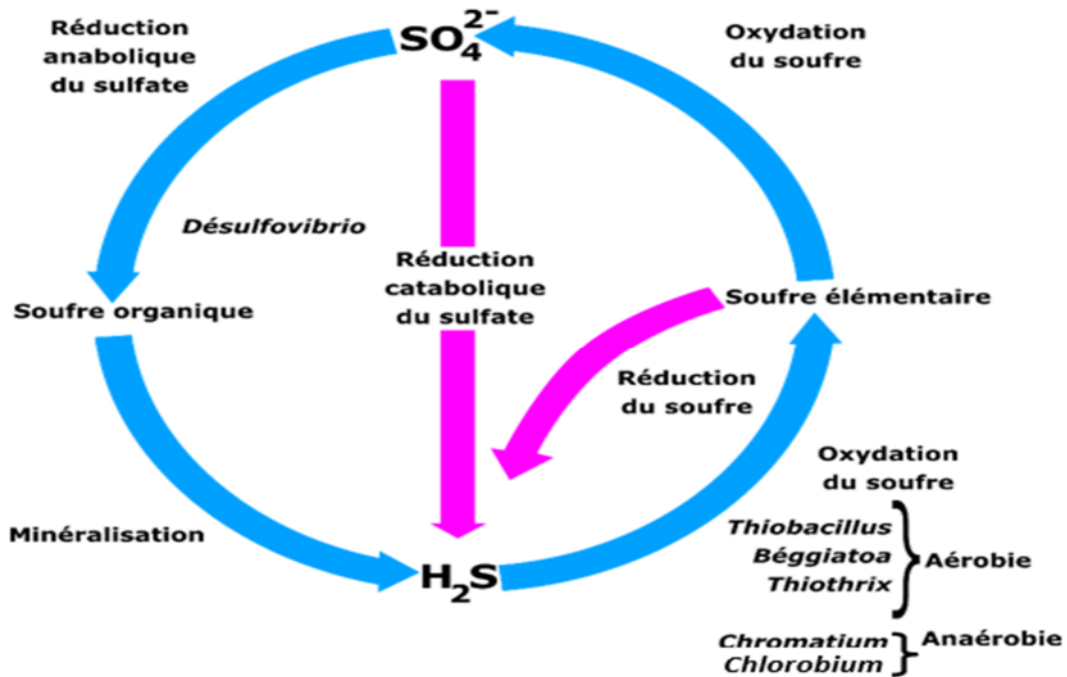


Figure 8. Cycle du soufre (Leveque, 2001).

La dégradation de la matière organique morte et des déchets en composés inorganiques soufrés (Sacchi et Testard, 1971) sont recyclés par la biosphère en suivant 3 étapes :

5.1. Oxydation du soufre

D'après Caumette (1985), les formes réduites du soufre inorganique, incluant non seulement le sulfure et le soufre élémentaire, mais aussi le thiosulfate et d'autres ions, peuvent être oxydés par différents groupes de microorganismes (Figure 8).

Les bactéries photosynthétiques (sulfureuses, pourpres et vertes) utilisent le sulfure d'hydrogène (H₂S), produit par les réducteurs de sulfate (SO₄²⁻) des milieux anaérobies, comme accepteurs d'électrons pour la réduction du CO₂ nécessaire à la synthèse des composés organiques. Elles oxydent le sulfure en soufre élémentaire puis finalement en sulfate.

Des bactéries non-photosynthétiques (chimolithotrophes ou hétérotrophes) oxydent également des formes réduites de soufre. Certaines sont chimolithotrophes, elles utilisent les composés soufrés réduits comme source d'énergie et puisent dans les substances inorganiques le carbone nécessaire à leur croissance. D'autres sont hétérotrophes, mais participent à l'oxydation du soufre c'est le cas des bactéries filamenteuses (*Beggiatoa*) ou unicellulaires (*Pseudomonas* sp.) et quelques archées acidophiles thermophiles (*Acidianus*, *Sulfolobus*).

5.2. Réduction du soufre

Le groupe de bactéries réductrices du soufre le mieux connu est celui des bactéries sulfato-réductrices (exemple des *Archaea* thermophiles comme *Pyrodictium* spp.) qui utilisent les composés organiques comme source de carbone et les sulfates comme accepteurs d'électrons pour la respiration des sulfates. Certaines d'entre elles utilisent également l'hydrogène gazeux comme source d'énergie et ont une croissance autotrophe par fixation du gaz carbonique CO₂.

Le processus de réduction des sulfates est aussi appelé sulfato-réduction dissimulatrice pour le distinguer du processus d'assimilation par réduction des sulfates par lequel les plantes, les algues et beaucoup de bactéries aérobies obtiennent le soufre nécessaire à la synthèse d'acides aminés (Prescoh *et al.*, 2003). Le processus de sulfato-réduction dissimulatrice nécessite de grandes quantités de sulfates et se produit dans les vases anoxiques (en anaérobiose).

5.3. Transformation abiotique du soufre

Lorsque les conditions de pH et d'oxydo-réduction sont favorables, plusieurs transformations essentielles dans le cycle du soufre se produisent également par des réactions chimiques normales en absence de microorganismes. Un important exemple d'un tel processus abiotique est l'oxydation du sulfure en soufre élémentaire. Ceci se déroule à pH neutre avec une demi-vie d'environ 10 minutes pour le sulfure à température ambiante.

6. Interactions entre les différents cycles biogéochimiques

Le cycle biogéochimique d'un élément correspond à son cheminement et aux transformations cycliques qu'il subit suivant un ordre immuable dans les différents réservoirs de la planète, y compris la biosphère (Leveque, 2001) où le transfert des éléments biogènes suit deux chemins principaux :

- **Le cycle biologique** : est un cycle annuel fermé qui assure la circulation des éléments biogènes au sein de l'écosystème. Il est assuré par :
 1. Absorption des éléments chimiques du sol par les racines,
 2. Restitution, au sol, d'une partie de ces éléments chimiques par décomposition de la matière organique morte,
 3. Rétention de l'autre fraction des éléments chimiques absorbés dans les organes de longue vie de la biomasse (bois, écorce, ...) qui s'accumulent d'année en année pour former la minéralo-masse de la biocénose.
- **Le cycle géochimique** : est un cycle ouvert sous forme de flux provenant du monde extérieur mais branché sur le cycle biologique, il comprend deux principales voies :

1. La voie d'importation dont les sources principales sont les précipitations et la décomposition de la roche mère.
2. La voie d'exportation qui comporte les pertes d'éléments chimiques dans les eaux de drainage et lors de la production primaire.

Les cycles biogéochimiques sont des processus liés aux activités microbiennes qui assurent le recyclage constant, à une vitesse plus ou moins grande, des éléments strictement nécessaires à la vie et à la survie du vivant (nutriments), par le biais de la conversion de l'état organique à l'état minéral et vice versa voire la réactivation des éléments inertes en une forme utilisable par les organismes vivants.

D'après Leveque (2001), les cycles des éléments chimiques sont étroitement couplés (Figure 9). En effet, les constituants fondamentaux des molécules biologiques (C, N, P et S) doivent être présents au même temps pour que ces molécules puissent être élaborées. La partie organique du cycle de ces éléments (la biomasse vivante ou morte) est identique et leur libération de la matrice organique est contrôlée par le même processus de décomposition. Par ailleurs, les cycles divergent, sachant que certains éléments sont stockés dans l'atmosphère ou dans la lithosphère sous des formes parfois très variées, alors que le bilan d'un élément biogène dans un écosystème est relié aux transformations microbiennes qui peuvent contribuer à l'enrichir ou à l'appauvrir. A ces gains et pertes d'origine biologique peuvent s'ajouter des gains ou pertes d'origine non biologique. Lorsque l'écosystème est en équilibre, les gains d'origine biologique et non biologique compensent les pertes.

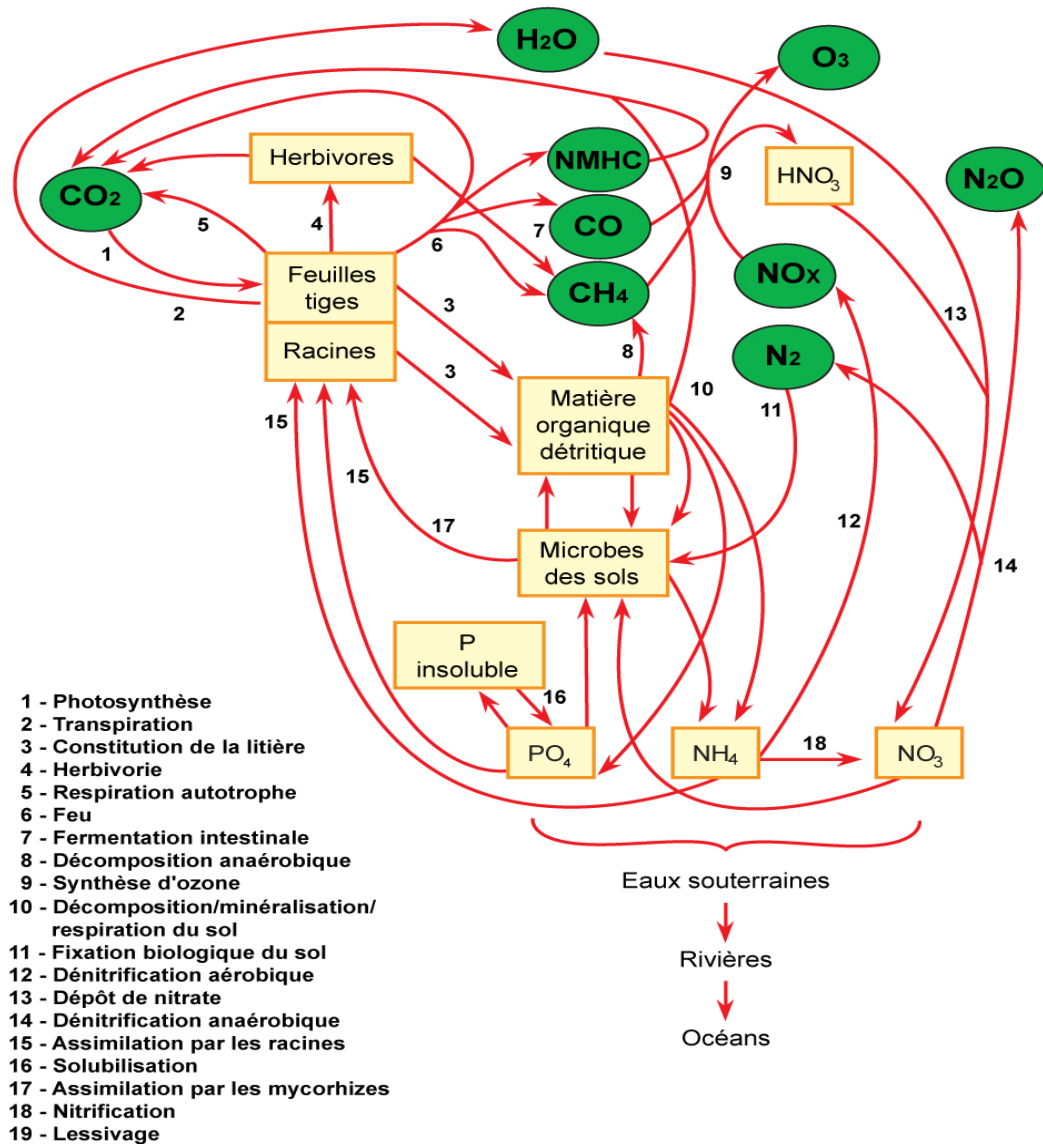


Figure 9. Interactions entre les divers cycles biogéochimiques (Google, 2024).

Dans le monde réel, les différents cycles de nutriments sont étroitement liés. Certains éléments jouant un rôle limitant dans la croissance des organismes, ils vont contrôler certaines parties d'un autre cycle. Une perturbation ou des changements majeurs dans un cycle affectent le fonctionnement des autres, particulièrement, depuis que se manifeste une anthropisation accélérée en relation avec le développement de la civilisation industrielle (Kennedy *et al.*, 2007).

Le taux de productivité primaire (fixation du CO_2) est contrôlé par différents facteurs, en particulier par l'ampleur de la biomasse photosynthétique et la disponibilité de l'azote. Ainsi, la réduction à grande échelle de la biomasse par la déforestation généralisée, réduit la productivité primaire et augmente le taux de CO_2 .

Des niveaux élevés de carbone organique stimulent la fixation de l'azote, qui ajoute à son tour plus de N₂ fixé pour les producteurs primaires tandis que de faibles niveaux de carbone organique ont un effet opposé. D'autres part, des niveaux élevés d'ammoniac stimulent la production primaire et la nitrification, mais inhibent la fixation de N₂. Des niveaux élevés de nitrates, qui sont une excellente source d'azote pour les plantes et les phototrophes aquatiques, stimulent la production primaire, mais aussi augmentent le taux de dénitrification.

Le phosphore peut limiter la croissance d'organismes, et donc l'utilisation des autres nutriments par ces mêmes organismes. Bien que les sols contiennent un grand volume de phosphore, mais une petite partie seulement qui est accessible aux organismes vivants. L'eutrophisation voire la dystrophisation des milieux aquatiques, notamment les milieux fermés comme les lacs, perturbe le cycle du phosphore suite aux activités humaines en particulier l'agriculture *via* les engrais phosphatés (Schindler, 1978).

Ces simples exemples illustrent comment les cycles nutritifs sont tous des systèmes couplés qui maintiennent un équilibre délicat.

II. Etats particuliers des microorganismes dans l'environnement, cas de biofilms (milieu biotique)

La plupart des espèces bactériennes ne vivent pas individuellement en suspension, mais en communautés complexes adhérant à des surfaces sous la forme de micro-colonies, de taille, forme, densité et organisation diverses : en agrégat, en monocouche, ou multicouches, en suspension dans les gaz, les liquides ou adhérent à une surface.

1. Biofilms microbiens

Les biofilms constituent la première forme de vie organisée sur Terre depuis environ 3,5 milliards d'années qui se retrouvent dans l'environnement terrestre à tous les niveaux, même dans les environnements extrêmes (pores au sein des glaciers, eau à haute concentration saline, etc.). Ils sont ubiquitaires, ils concernent le monde animal, végétal, terrestre et aquatique. C'est une structure vivante, dynamique, en perpétuel remaniement, maintenus dans une niche écologique résistante à de nombreux stress environnementaux tels que le pH, l'oxygène, la dessiccation et les composées bactéricides, grâce à la combinaison de différents mécanismes telle que l'hétérogénéité phénotypique et génétique (Donlan, 2002).

Dans les suspensions liquides, la plupart de ces micro-organismes, souvent regroupés en amas mobiles, sont animés par des mouvements browniens et sont dépourvues de toutes attaches à une surface : on parle d'état planctonique, par contre sur les surfaces naturelles, ou

synthétiques, la plupart de ces micro-organismes forment des amas adhérents en remaniement permanent : on parle d'état sessile (Guenneq, 2022).

Toutes ces formes de communautés vivantes plus ou moins organisées sont regroupées sous le vocable de « Biofilm » qui peut être considéré comme une population de microorganismes organisée en associations denses et structurées, souvent symbiotiques (bactéries, champignons, algues, protozoaires, etc.) adhérant entre eux (agrégation) sur une surface abiotique (roches, bois, verre, plastique, métal, instruments médicaux, cathéters urinaires, hanches artificielles, lentilles de contact, ...) ou biotique (poissons, plantes, peau, muqueuses etc.), souvent englobée dans une matrice extracellulaire exo-polymérique auto-produite composée essentiellement de polysaccharides et protéines (Sutherland, 2001) qui se regroupent et facilitent l'adhésion à la surface, tout en exprimant des propriétés biologiques spécifiques :

- **Sur les surfaces abiotiques** : l'ensemble de micro-organismes et les exo-polymères forme souvent une couche protectrice visqueuse et développe une résistance aux méthodes de désinfection chimique, physique et parfois de détachement mécanique.

1.1. Formation d'un biofilm microbien

La formation d'un biofilm dépend de plusieurs facteurs dont les plus importants sont les paramètres climatiques (températures, humidité, éclairage, ...), les facteurs biologiques, la disponibilité des nutriments et la nature des supports de colonisation (Biggs et Close, 1989 ; Biggs, 1990 ; Garry *et al.*, 1995 ; Dukan *et al.*, 1995 ; Borchardt, 1996 ; Bishop, 1997).

Les biofilms se développent souvent de manière hétérogène sous la forme de microcolonies discontinues, séparées par des espaces où circulent des liquides ou des molécules librement, mais parfois ils se développent de manière homogène lorsqu'ils sont organisés par des champs de forces et le plus souvent dans des conditions expérimentales.

D'après Lebeaux et Ghigo (2012) la structure des biofilms dépend des microorganismes qui les composent, des molécules engagées dans leur formation et des variations physico-chimiques de leur environnement, leur formation est influencée par trois critères :

- Le phénotype et le métabolisme microbien
- Le type et l'état de surface
- L'environnement physico-chimique et biologique.

1.1.1. Etapes de formation d'un biofilm microbien

Les différentes études montrent globalement les mêmes étapes de formation pour les biofilms, et ce, quel que soit l'environnement qu'ils colonisent (Costerton *et al.*, 1987 ; Brian-

Jaisson, 2014). Selon Grasteau (2011), la formation du biofilm se résume en cinq étapes qui sont les suivantes (figure 10) :

1. formation d'un film de conditionnement constitué de nutriments sur la surface ;
2. positionnement des micro-organismes à la proximité de la surface ;
3. adhésion réversible et irréversible des microorganismes sur la surface conditionnée ;
4. croissance, colonisation et maturation sur la surface ;
5. migration (détachement) et déplacement des agrégats ou des cellules (en conditions défavorables, par exemple sous l'effet d'une force exercée par un flux hydrodynamique).

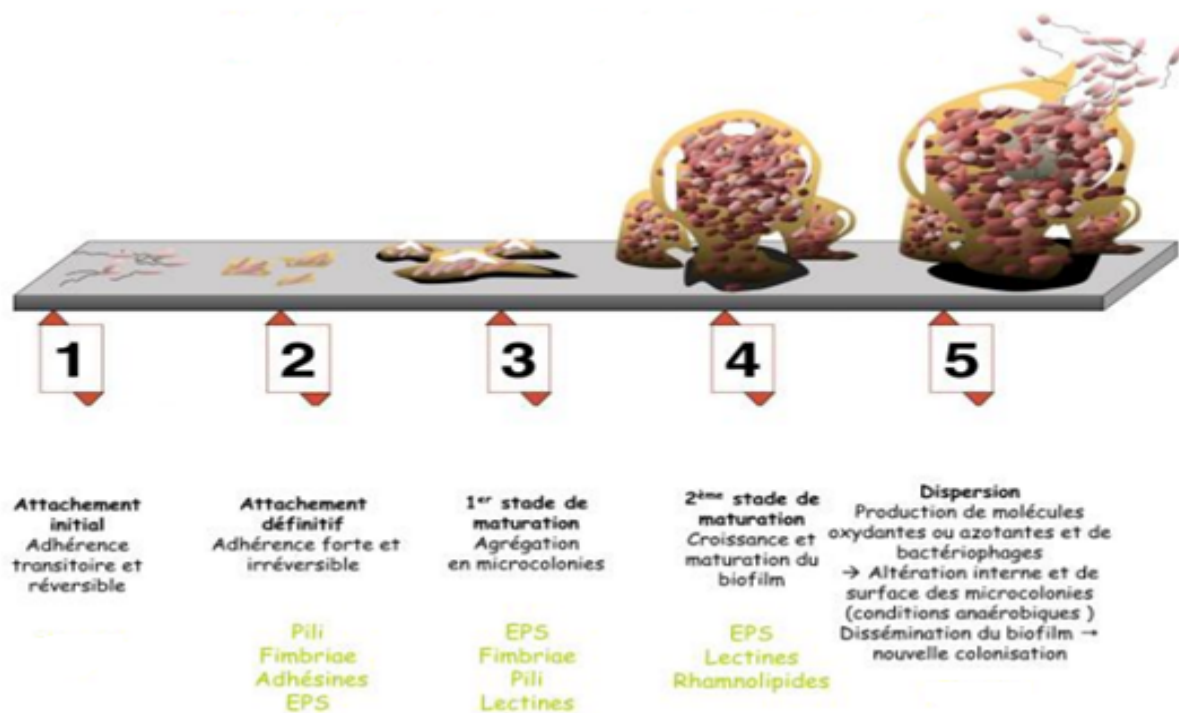


Figure 10. Etapes de formation d'un biofilm, exemple de *Pseudomonas aeruginosa* (Google, 2024).

1.1.2. Colonisation des surfaces par les biofilms

➤ Surfaces submergées dans les milieux naturels

D'après Prescott *et al.* (2003), les bactéries peuvent être les premiers colonisateurs des surfaces submergées dans le milieu marin, elles adoptent deux modes de vie complètement différents : soit elles sont à l'état planctonique (état isolé qui pourrait se réduire au passage d'une bactérie d'une surface à l'autre) flottant dans l'eau; soit elles sont à l'état sessile (pour la plupart des bactéries dans les milieux naturels) attachées à une surface adhérente (matériaux, roches) et vivent en communautés au sein d'un biofilm suite à un stress ou à un manque de nourriture, tout en changeant leur phénotype.

Des biofilms simples se développent lorsque les microorganismes forment une couche monocellulaire (Figure 11). Si les conditions de l'environnement le permettent, ces biofilms peuvent devenir plus complexes et comporter des couches d'organismes de type différents au point d'atteindre des dimensions macroscopiques visibles, c'est le cas par exemple d'un type contenant des organismes photosynthétiques en surface et des anaérobies en dessous. Des biofilms plus complexes peuvent se développer pour former une structure à quatre dimensions, comportant des agrégats de cellules des pores interstitiels et des canaux. Ces épais biofilms appelés tapis microbiens existent dans de nombreux milieux marins et d'eau douce (Mardigan et Martinko, 2007).

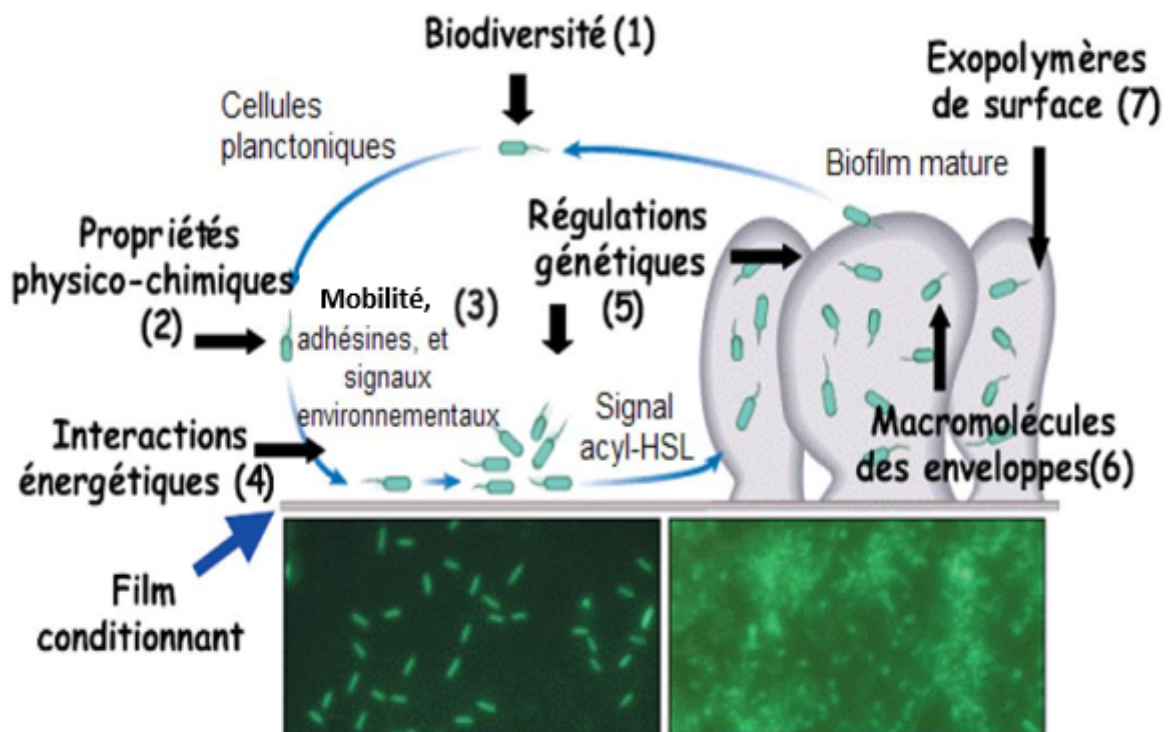


Figure 11. Conditions de développement et dispersion des biofilms (Google, 2024)

1.2. Utilisation des biofilms

D'après Todhanakasem (2017), même si les biofilms sont une source de contamination dans certains secteurs tels que l'agro-alimentaire ou le médical, ils peuvent également être utilisés positivement dans la nature comme des bioindicateurs et des marqueurs de l'état du milieu (habitat sain ou pollué) ainsi que les procédés de traitement d'eaux usées. Ils sont aussi utiles dans le domaine de la lubrification sous l'eau et la création de piles microbiennes

(ex. : Projet BAGAM : Biofilms Amazonien issus de la biodiversité Guyanaise pour Applications en pile Microbiennes).

Chapitre II

Interactions entre microorganismes

Les microorganismes (les bactéries, les champignons, les algues, les virus et les protozoaires) varient en termes de formes, de tailles et de morphologies de surface. Dans la nature, ils semblent souvent avoir formé des réseaux écologiques interactifs complexes au sein de l'écosystème plutôt que d'exister en tant que cellules planctoniques uniques.

D'après Ricklefs et Miller (2000), une interaction biotique (biologique ou écologique) désigne des échanges ou relations réciproques entre plusieurs individus ou espèces dans un écosystème (relations interspécifiques), ou entre deux ou plusieurs individus d'une même population (relations intraspécifiques). Les modèles interactifs au sein de ces réseaux peuvent être directes ou indirectes, bénéfiques (gain), neutres ou néfastes (perte), instantanées ou durables, obligatoires (strictes), facultatives, opportunistes ou accidentelles selon leur niveau de spécificité. Elles dépendent du degré d'association des organismes impliqués, de la durée de ces interactions et de leur caractère bénéfique ou nuisible.

I. Interactions entre les communautés microbiennes et la faune du sol

Le sol est le produit de l'altération, du remaniement et de l'organisation des couches supérieures de la croûte terrestre sous l'action de la vie (la faune, la flore et les microorganismes), de l'atmosphère et des échanges d'énergie qui s'y manifestent (Roger et Garcia, 2001).

D'après Roger et Garcia (2001) la microbiologie des sols a pour objet principal l'étude des interactions entre les communautés microbiennes et les autres composants de l'écosystème sol-végétation. De ce fait, les nouveaux développements méthodologiques, y compris les techniques moléculaires d'isotopes stables, offrent la possibilité d'analyser les interactions complexes entre les microorganismes et leurs brouteurs de la micro et mésofaune avec une précision sans précédent, ce qui promet des progrès fondamentaux dans un avenir proche (Gorbushina et Krumbein, 2005).

La microfaune (animaux dont le diamètre est inférieur à 0.2mm) et la mésofaune (animaux dont le diamètre est compris entre 0.2 et 4mm) du sol sont intimement liées à la vie microbienne dans le sol, où les groupes de microfaune tels que les protozoaires et les nématodes broutent fortement les bactéries du sol sans qu'ils soient fortement contrôlés par les prédateurs supérieurs, ce qui entraîne un contrôle important et efficace des bactéries dans

la rhizosphère du sol, en particulier pour les plantes (Djibril, 2003). En effet, la mésofaune fongivore, plus particulièrement les collemboles, les acariens oribatides et les *enchytraeides*, exerce également une forte pression de broutage sur leurs proies, mais ils semblent être contrôlés fortement par les prédateurs supérieurs, ce qui peut limiter leur impact sur les champignons du sol. Le broutage des bactéries modifie de manière significative la composition de la communauté bactérienne en favorisant la croissance des plantes nitrifiantes, ainsi que le broutage sélectif des champignons saprophytes ou mycorhiziens qui modifient bénéfiquement la croissance des plantes mycorhizées à arbuscules lors de la décomposition des matériaux de la litière. Les groupements fonctionnels de taxons de microorganismes du sol sont illustrés dans le Tableau 2.

Tableau 2. Groupements fonctionnels de taxons de microorganismes du sol (Roger et Garcia, 2001) modifié.

Catégories	Bactéries	Actinomycètes	Champignons	Algues
Producteurs primaires	Cyanobactéries			Clorophycées Diatomées
Cellulolytiques	<i>Cytophaga</i> <i>Clostridium</i> <i>Cellulomonas</i>	<i>Nocardia</i> <i>Streptomyces</i> <i>Micromonospora</i>	<i>Aspergillus</i> <i>Fusarium</i> <i>Trichoderma</i>	
Ligninolytiques			<i>Coprinus</i> <i>Agaricus</i> <i>Poria</i>	
Pectinolytiques	<i>Bacillus</i> <i>Erwinia</i> <i>Clostridium</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Fusarium</i> <i>Verticillium</i>	
Chitinolytiques	<i>Achromobacter</i> <i>Bacillus</i> <i>Nitrosomonas</i> <i>Nitrobacter</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Aspergillus</i>	
Nitrifiants	<i>Mycobacterium</i> <i>Bacillus</i> <i>Nitrosomonas</i> <i>Nitrobacter</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Aspergillus</i>	
Denitrifiants	<i>Achromobacter</i>			

	<i>Pseudomonas</i> <i>Thiobacillus</i> <i>Bacillus</i>			
Fixateurs de N ₂	<i>Cyanobactéries</i> <i>Azotobacter</i> <i>Beijerinckia</i> <i>Klebsiella</i> <i>Azospirillum</i> <i>Rhizobium</i>			
Sulfooxydants	<i>Thiobacillus</i> <i>Beggiatoa</i> Bactéries vertes Bactéries pourpres		<i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i>	
Sulfato-réducteurs	<i>Desulfotomaculum</i> <i>Desulfomonas</i> <i>Desulfovibrio</i> <i>Desulfobacter</i>			

La faune du sol peut affecter la microflore (microbiote) de façon directe ou indirecte (Tableau 3) :

Tableau 3. Actions de la faune du sol sur la microflore (Roger et Garcia, 2001).

Façon directe	Façon indirecte
<ul style="list-style-type: none"> - Prédation (zooplancton des rizières, protozoaires-bactéries) - Hébergement de microorganismes spécifiques (ex. : microorganismes ligninolytiques de l'intestin des termites) - Favoriser la multiplication de certains groupes microbiens dans leur intestin (oligochètes terrestres et aquatiques). 	<ul style="list-style-type: none"> - Translocation des composés organiques et minéraux dans le profil du sol (oligochètes) - Modifications de la structure physique du sol, ce qui a pour effet de modifier l'intensité des mouvements d'éléments nutritifs, d'eau et des gaz.

Lorsque plusieurs microorganismes cohabitent dans le même milieu, ils forment une association microbienne dans laquelle la croissance de chaque espèce est plus ou moins influencée par celle des autres. A ce niveau, plusieurs catégories de relations entre microorganismes sont constatées : neutralisme, mutualisme, amensalisme, prédation, parasitisme, compétition, ...

II. Stratégies collectives et interactions entre les espèces microbiennes autochtones dans un écosystème

Comme dans tous les écosystèmes microbiens, les diverses espèces qui coexistent au sein des écosystèmes tissent un vaste réseau d'interactions au cours de leur évolution. Le tube digestif du ruminant représente dans ce contexte un « cas d'école » où presque toutes les natures d'interactions qui existent dans la nature y sont observées (Perry *et al.*, 2004).

1. Ecosystèmes digestifs

Selon Burcelin *et al.* (2016), le microbiote (ou flore microbienne) est l'ensemble des microorganismes non pathogènes dits commensaux, vivant dans un environnement spécifique appelé holobionte, chez un hôte animal ou végétal, c'est l'exemple de l'Homme qui n'héberge pas un, mais plusieurs holobiontes (de la peau, la flore buccale et de la flore intestinale qui est la plus importante de tous) (Chiller *et al.*, 2001 ; Verstraelen, 2008 ; Neish, 2009).

Les principaux microorganismes de la flore microbienne sont des levures ou champignons, des bactéries, et des virus (tableau 4). Ils représentent une barrière contre les agents pathogènes mais une altération de cet équilibre fragile (dysbiose) peut être à l'origine d'infections.

Tableau 4. Flore microbienne des diverses parties du corps des mammifères (Tortora *et al.*, 2003).

Parties du corps	Principaux microorganismes
Peau	<i>Propionibacterium acnes</i> , <i>Staphylococcus epidermidis</i> , <i>Staphylococcus aureus</i> , <i>Corynebacterium xerosis</i> , <i>Pityrosporum spp</i> , <i>Candida spp</i> .
Yeux	<i>Staphylococcus epidermidis</i> , <i>Staphylococcus aureus</i> .
Nez et pharynx	<i>Staphylococcus epidermidis</i> , <i>Staphylococcus aureus</i> , <i>Streptococcus pneumoniae</i> , <i>Haemophilus</i> et <i>Neisseria</i> .
Bouche et dents	Diverses espèces de <i>Staphylococcus</i> , <i>Lactobacillus</i> , <i>Actinomyces</i> ,

	<i>Bacteroides, Haemophilus, Fusobacterium, Corynebacterium, Treponema non pathogène et Candida.</i>
Intestin grêle	Bactérioses et entérobactéries.
Gros intestin	<i>Streptococcus groupe D, Bactérioses, Fusobacterium, Lactobacillus, Enterococcus, Bifidobacterium, Escherichia coli, Enterobacter, Citrobacter, Proteus, Klebsella, Pseudomonas, Shigella et Candida. Trichomonas hominis, Entamoeba hartmanni, Endolimax nana et Iodamoeba butchlii</i>
Système urogénital	<i>Staphylococcus epidermidis, Enterococcus, Lactobacillus, Pseudomonas, Klebsella, Proteus, Streptococcus, Bacteroides, Clostridium, Candida albicans, Trichomonas vaginalis.</i>

1.1. Microbiote de l'appareil digestif

Chez les mammifères, le microbiote intestinal (Figure 12) est présent dans la bouche, l'arrière-gorge, l'œsophage, l'estomac et dans tout l'intestin où la concentration de microorganismes augmente à partir du duodénum pour arriver à son maximum dans le gros intestin (côlon). On estime qu'il contient environ 1000 espèces bactériennes et 100 fois plus de gènes que dans le génome humain avec un total de 10^{14} microorganismes/individu (Ley *et al.* 2006; Qin *et al.*, 2010, Dolié, 2018).

Campeotto *et al.* (2007) ; Dominguez-Bello *et al.* (2010) ; Fouhy *et al.* (2012) suggèrent que le holobionte s'acquiert à la naissance, au moment de l'accouchement par voie basse, via le holobionte vaginal de la maman et se développe pendant les deux premières années de vie en fonction de l'alimentation et l'environnement (les entérobactéries principalement *Escherichia coli*, streptocoques, les entérocoques, les staphylocoques, ...) (Bradford *et al.*, 2012). Le microbiote intestinal se stabilise après le sevrage où les premiers colonisateurs comprennent les entérobactéries et les entérocoques, suivis d'organismes anaérobies comme les bifidobactéries, les *Clostridia*, les espèces du genre *Bacteroides* et les streptocoques anaérobies (Adlerberth et Wold, 2009).

Ley *et al.* (2008) et Noémie (2018) affirment que l'éventail du holobionte, que l'on acquiert après la naissance, ne va faire que se rétrécir tout au long de notre vie et va évoluer en fonction de différents facteurs :

- ✓ L'alimentation qui joue un rôle primordial dans la qualité de notre microbiote. Une alimentation riche en végétaux crus, est conseillée puisqu'ils possèdent

des antifongiques qui sont d'excellents gardiens de notre microbiote contre les levures dans l'intestin ; contrairement aux fruits qu'il vaut mieux consommer pas trop mûrs du fait que le sucre favorise la prolifération des levures et bactéries. Les yaourts et aliments issus de la lactofermentation contiennent beaucoup de probiotiques naturels, ce qui favorise l'équilibre du microbiote. De ce fait, la malnutrition aboutit au dysbiose qui est une perturbation du microbiote intestinal (Kau *et al.* 2011).

- ✓ La prise d'antibiotiques avec de grandes quantités, présents encore dans les volailles et poissons d'élevage comparativement à ceux qui sont sauvages,
- ✓ Le stress ou l'imprégnation hormonale surtout chez la femme qui a un cycle hormonal qui lui entraîne de grandes variations du microbiote avec une diminution des lactobacilles et des bifido-bactéries juste avant les règles, c'est la raison pour laquelle les femmes ont d'avantage des troubles digestifs, maux de tête et migraines en période prémenstruelle.

L'estomac renferme une population microbienne composée de plusieurs phylums bactériens avec diverses espèces Gram+ (*Protéobactéries*, *Bacteroidetes*, *Actinobactéries* et *Fusobacteria* mais *Helicobacter pylori* est le plus commun des parois de l'estomac et provoque parfois des ulcères chez l'hôte sensible), tandis que le côlon contient la population microbienne la plus importante du corps (jusqu'à 99%) composée principalement de bactéries (*Bacteroides*, *bifidobactéries*, entérobactéries, entérocoques, staphylocoques, *Clostridium* : *Fusobacterium*, *Clostridia* et des streptocoques anaérobie), de la levure *Candida albicans* et certains protozoaires commensaux inoffensifs communs (*Trichomonas hominis*, *Entamoeba hartmanni*, *Endolimax nana* et *Iodamoeba butchlii*).



Figure 12. Microbiote intestinal (Google, 2024).

1.2. Rôles du microbiote intestinal

D'après Qin *et al.* (2010), le microbiote intestinal exerce de nombreuses fonctions physiologiques dont les répercussions pour l'hôte sont, pour la plupart, bénéfiques. Il joue un rôle multiple et complexe, aussi bien sur le plan nutritionnel que sur le développement des défenses immunitaires de la muqueuse intestinale.

➤ Effets nutritionnels et digestifs

Le bol alimentaire est une source de micronutriments pouvant subir par le microbiote des modifications bénéfiques (détoxification) ou néfastes (tonification) telles que :

- Assimile des nutriments grâce à un ensemble d'enzymes dont l'organisme n'est pas pourvu.
- Limite la désamination des acides aminés et capte certains produits de la protéolyse (ammoniac et amines biogènes) et limite ainsi leur toxicité ;
- Assure la détoxification de certaines substances qui peut conduire à la formation de substances partiellement toxiques, comme c'est le cas lors de la réduction des sulfates par les sulfito-réducteurs qui libère des sulfures dont l'accumulation est néfaste.
- Les bactéries participent à la synthèse de facteurs vitaminiques comme la vitamine K (essentielle à la coagulation sanguine), cobalamine ou vitamine B₁₂ (essentielle au fonctionnement normal du cerveau, du système nerveux et à la formation du sang), l'acide folique ou vitamine B₉ (précurseur métabolique d'une coenzyme), le

tétrahydrofolate, impliquée notamment dans la synthèse des bases nucléiques (Lefebvre *et al.*, 2009).

- Le microbiote intestinal assure son propre métabolisme en puisant dans nos aliments (notamment parmi les fibres alimentaires de polysaccharides végétaux), il joue un rôle direct dans la digestion (hydrolyse de l'amidon, des polysaccharides, ...), lors de la fermentation des substrats et des résidus alimentaires non digestibles via la fermentation colique qui produit des acides gras volatils protecteurs de l'épithélium intestinal (Wong *et al.*, 2006) ; ces gaz fermentaires ne couvrent que 5 à 10 % des besoins énergétiques totaux.
- Régule plusieurs voies métaboliques : absorption des acides gras, du calcium, du magnésium, ...

➤ **Effets physiologiques**

Selon Stappenbeck *et al.* (2002), le microbiote agit sur l'histologie et le fonctionnement de l'épithélium intestinal en modifiant son épaisseur lors du renouvellement de la muqueuse de l'intestin, la taille des villosités et de la bordure en brosse, ainsi que l'angiogenèse (formation des vaisseaux sanguins) ; comme il l'assiste dans ses fonctions de digestion et d'absorption de nutriments grâce à des enzymes spécifiques, en permettant la digestion fermentaire des nutriments qui ne sont pas pris en charge par les enzymes humaines telles que les fibres (CDU-HGE, 2014), ce qui permet la formation de métabolites pouvant être utilisés par l'hôte (le butyrate qui est un acide gras à chaîne courte régulateur de la croissance et la différenciation cellulaires) ou même produire leur propre source d'énergie (Salminen *et al.*, 1998).

➤ **Effets barrières immunitaires antimicrobiens**

Round et Mazmanian (2009) indiquent que la nature du microbiote intestinal indigène participe au développement du système immunitaire intestinal ainsi que son fonctionnement. Ce dernier est indispensable au rôle barrière de la paroi intestinale par la résistance de la flore autochtone à la colonisation des bactéries exogènes par l'effet bactériostatique. Elle est soumise dès la naissance à un flot d'antigènes d'origine alimentaire ou microbienne. Ainsi, des bactéries comme *Escherichia coli* luttent directement contre la colonisation du tube digestif par des espèces pathogènes, par le phénomène de compétition et par production de substances bactéricides (bactériocines).

Parallèlement, dès les premières années de vie, le microbiote est nécessaire pour que l'immunité intestinale apprenne à distinguer entre les espèces commensales et pathogènes. Quelques espèces bactériennes symbiotiques ont montré une capacité à prévenir le développement de maladies inflammatoires grâce aux micro-organismes capables de susciter l'inflammation, ce qui permet au microbiote de commander des réponses pro- et anti-inflammatoires. Les bactéries commensales, étant plus adaptées à l'écosystème intestinal que les pathogènes, forment un film protecteur à la surface de l'épithélium intestinal, cela confirme que la composition du microbiote intestinal pourrait être liée à son bon fonctionnement.

➤ Rôle des probiotiques

D'après Dussault (2022), les probiotiques, provenant du grec (pro = pour, bios = vie), sont définis par la FAO/OMS (2001) comme étant « des micro-organismes vivants qui, lorsqu'ils sont présents en quantités adéquates, confèrent un avantage pour la santé de l'hôte, c'est l'exemple de *Bifidobacterium* ou *Lactobacillus casei* (Dorel *et al.*, 2022). En effet, la recolonisation rapide de l'intestin peut rétablir une flore locale compétitive et fournir des produits métaboliques microbiens souhaitables.

Les prébiotiques et les probiotiques sont de plus en plus populaires (Vyas et Ranganathan, 2012). Ces derniers peuvent être administrés avec des prébiotiques, qui sont des produits favorisant sélectivement la croissance des commensaux bénéfiques telles que les bactéries. Plusieurs études ont montré que l'ingestion de certaines bactéries lactiques (LAB), peut soulager la diarrhée et empêcher la colonisation par *Salmonella enterica* au cours d'un traitement antibiotique. Les probiotiques (*Lactobacillus*, *Propionibacterium*, *Bacillus* et *Saccharomyces*) sont couramment utilisés dans la production des animaux d'élevage pour éviter les problèmes digestifs. En effet, lorsque les LAB colonisent le gros intestin, l'acide lactique et des bactériocines qu'elles produisent peuvent inhiber la croissance de certains organismes pathogènes.

2. Stratégies collectives entre les microorganismes autochtones dans un écosystème

Les mécanismes sur lesquels reposent les interactions entre les espèces microbiennes autochtones dans un écosystème sont très divers et complexes :

2.1. Nutrition croisée ou complémentarité nutritionnelle

Dans la nature, la complémentarité nutritionnelle entre les espèces microbiennes se fait pour de nombreux facteurs, par exemple, dans le cas du côlon de l'Homme et du rumen, les polymères végétaux (fibres) sont dégradés par l'action combinée de micro-organismes hydrolytiques, fermentatifs et hydrogénéotrophes entre lesquels se crée une véritable chaîne trophique où les métabolites produits par certaines espèces seront consommés comme sources énergétiques par d'autres. Les oses et les acides uroniques provenant de la dégradation des polymères pariétaux par les espèces hydrolytiques vont servir de sources de carbone et d'énergie pour les espèces fermentatives qui les transforment en acides gras volatils. Ainsi, la complémentarité nutritionnelle de ces groupes microbiens est nécessaire pour assurer la dégradation et la fermentation de la matière organique. Le tableau 5 résume quelques exemples des apports des différents microorganismes dans la nutrition des animaux.

Tableau 5. Apports de différents microorganismes dans la nutrition des animaux (SVT 3^e, 2024).

Microorganismes	Hôte	Rôle du microorganisme
<i>Escherichia coli</i>	Tube digestif humain	Aide à la digestion et produit de la vitamine K
<i>Ruminococcus albus</i>	Rumen des vaches	Produit des enzymes de digestion des herbes
<i>Cubitermes speciosus</i>	Tube digestif des termites	Digestion du bois et donne les nutriments aux termites

2.2. Satisfaction des besoins en ammoniacque

Les bactéries cellulolytiques ruminales qui utilisent l'ammoniacque comme source préférentielle d'azote, et les acides gras à chaîne courte (acides valérique, isobutyrique, isovalérique, 3-4 méthyl-butyrique) dépendent de l'activité des espèces protéolytiques et uréolytiques, et de celles qui désaminent les acides aminés. En retour, les bactéries cellulolytiques fournissent aux protéolytiques les oses fermentescibles nécessaires à leur croissance (Fonty et Forano, 1999).

III. Compétition

La compétition est une interaction biologique qui se produit entre les individus d'une même espèce ou d'espèces différentes qui entrent en concurrence pour l'exploitation directe de ressources présentes dans leur environnement ou qui par leurs présences réduisent la capacité des autres individus à disposer de ces ressources tels que la nourriture, les éléments minéraux, l'eau, les sources énergétiques ou l'espace libre, ... Néanmoins la compétition permet la diversité microbienne tout en modifiant l'équilibre entre les populations en stimulant des populations microbiennes à diversifier leurs capacités métaboliques.

D'après Bauer *et al.* (2018), les microorganismes développent des mécanismes de compétition, qui leur permettent de répondre à leurs besoins nutritionnels, c'est l'exemple de la plupart des bactéries qui sont à la recherche de nutriments pour leur croissance. En outre, les organismes compétiteurs participent à la modulation des communautés microbiennes par les deux principaux modes de compétition décrits chez les bactéries : la compétition par exploitation et la compétition par interférence (Park, 1954 ; Birch, 1957).

Exemple : Compétition entre *Paramecium cadatum* et *Paramecium aurelia*, qui sont deux espèces protozoaires de *Paramecium*, se nourrissant des mêmes bactéries, lorsqu'elles sont placées ensemble mais *P. aurelia* se développe à un meilleur rythme que *P. caudatum* en raison de la compétition (Leslie, 1957).

Remarque : dans certains cas, la compétition peut se développer en prédation par contact, c'est le cas de *Myxococcus xanthus* qui est une bactérie sociale du sol qui se déplace en groupe de manière coordonnée et attaque collectivement d'autres microorganismes « bactéries, champignons microscopiques, ... » en sécrétant des molécules lytiques : (enzymes, antibiotiques, ...) afin de se nourrir.

1. Compétition par exploitation

La compétition par exploitation correspond à la compétition la plus répandue dans la nature. Elle est indirecte et passive dans laquelle une entité de microorganismes utilise tous les nutriments présents dans son environnement et empêche de cette manière les autres entités de microorganismes d'y avoir l'accès. Dans certains cas, les microorganismes produisent des métabolites spécialisés, dans le but d'exploiter certaines ressources nutritionnelles présentes dans l'environnement sans qu'il y ait une interaction directe entre eux (Hibbing *et al.*, 2010).

D'après Hider et Kong (2010), le mécanisme de compétition par exploitation le plus largement décrit dans la littérature est la sécrétion de sidérophores (chélateurs de fer produits par les microorganismes) qui ont pour rôle de piéger le fer libre présent dans l'environnement et de le rapporter à la bactérie productrice (Winkelmann, 2007) du fait que c'est un élément essentiel pour la croissance et le fonctionnement des enzymes de la chaîne respiratoire (Cornelis *et al.*, 2011). En conséquence, la production de sidérophore augmente la biodisponibilité du fer pour l'organisme producteur et de manière simultanée, la diminue pour un autre microorganisme. Actuellement, il existe plus de 270 sidérophores caractérisés étant produits par une diversité de champignons, bactéries et cyanobactéries (Hider et Kong, 2010). Ce mécanisme a été mis en évidence par de nombreux autres exemples et inclut notamment la compétition entre *Staphylococcus aureus* et *Pseudomonas aeruginosa* (Harrison *et al.*, 2007 ; Leinweber *et al.*, 2018). Dans certains cas, les sidérophores produits par un microorganisme peuvent être utilisés par un autre microorganisme et portent le nom de xénosidérophores (Traxler *et al.*, 2012).

2. Compétition par interférence

Hibbing *et al.* (2009) indique que la compétition par interférence se caractérise par des interactions directes (agressions, vols, territorialité) ou indirectes (bloquer l'accès, empoisonnement) entre les microorganismes pour une ressource limitante (alimentation, un habitat, ...).

Selon Davies (2013), les mécanismes d'interférence microbiens établissent des relations entre deux microorganismes, au détriment de l'un d'entre eux. Le plus généralement, ces mécanismes interviennent à travers la production de métabolites spécialisés (antagonistes et inhibiteurs) dans cette fonction qui sont produits par les microorganismes non impliqués dans le métabolisme primaire de l'organisme producteur et qui ne nécessitent pas de contact direct entre les deux. D'autres mécanismes d'interférence requièrent, en revanche, le contact physique entre un microorganisme compétiteur et un microorganisme cible afin d'avoir lieu. En réponse à cela, certains microorganismes ont également développé un mécanisme de résistance à travers la production de substances capables d'inactiver ce composé antagonique ainsi que sa fonction. Ce mécanisme de résistance a également été décrit chez de nombreuses souches pour faire face aux antibiotiques.

Certains microorganismes sécrètent des composés de communication, appelés auto-inducteurs, qui leur permettent de réguler l'expression de certains de leurs gènes, contrairement à leurs compétiteurs qui sont capables de dégrader ces molécules de

signalisation. Enfin, la plupart des microorganismes produisent des vésicules extracellulaires pendant leur croissance qui peuvent être des vecteurs de composés antagonistes. Bien que ces vésicules jouent un rôle principal dans la formation de biofilm et en tant que réserve nutritive, elles peuvent également être utilisées comme moyen de défense contre certains compétiteurs.

III. Successions microbiennes : conséquences pour la biodégradation de composés organiques

Selon Selosse (2017) la succession est un processus naturel d'évolution et de développement d'un écosystème en une succession de stades depuis la recolonisation initiale à un stade théorique dit climacique. Lalonde (2016) indique que la succession microbienne permet l'addition et le remplacement de populations microbiennes par d'autres compétitives au sein d'une communauté suite à des modifications du milieu par les facteurs allogènes (non microbiens) et autogènes (microbiens). Elle est nécessaire à la biodégradation de la matière organique qui regroupe en son terme l'ensemble des constituants organiques morts ou vivants d'origine végétale, animale ou microbienne transformés.

Kuenemann (1991) qualifie la biodégradation en tant qu'une dégradation moléculaire d'une matière organique, utilisée comme source de carbone et d'énergie, résultant de l'action de microorganismes, cette dernière peut être qualifiée de :

- **Biodégradation fonctionnelle (primaire)** qui est une biodégradation partielle pour une substance organique.
- **Biodégradation totale (ultime)** qui est une biodégradation complète de la structure moléculaire avec formation de dioxyde de carbone, d'eau, de méthane (en anaérobiose), de dérivés minéraux ou de constituants des microorganismes.

1. Activités microbiennes dans les sols

D'après Gottschalk et Knackmuss (1993), les microorganismes, et particulièrement les bactéries, sont présents dans tous les sols, ils représentent la voie majeure de dégradation des composés organiques issus des végétaux (Figure 13).

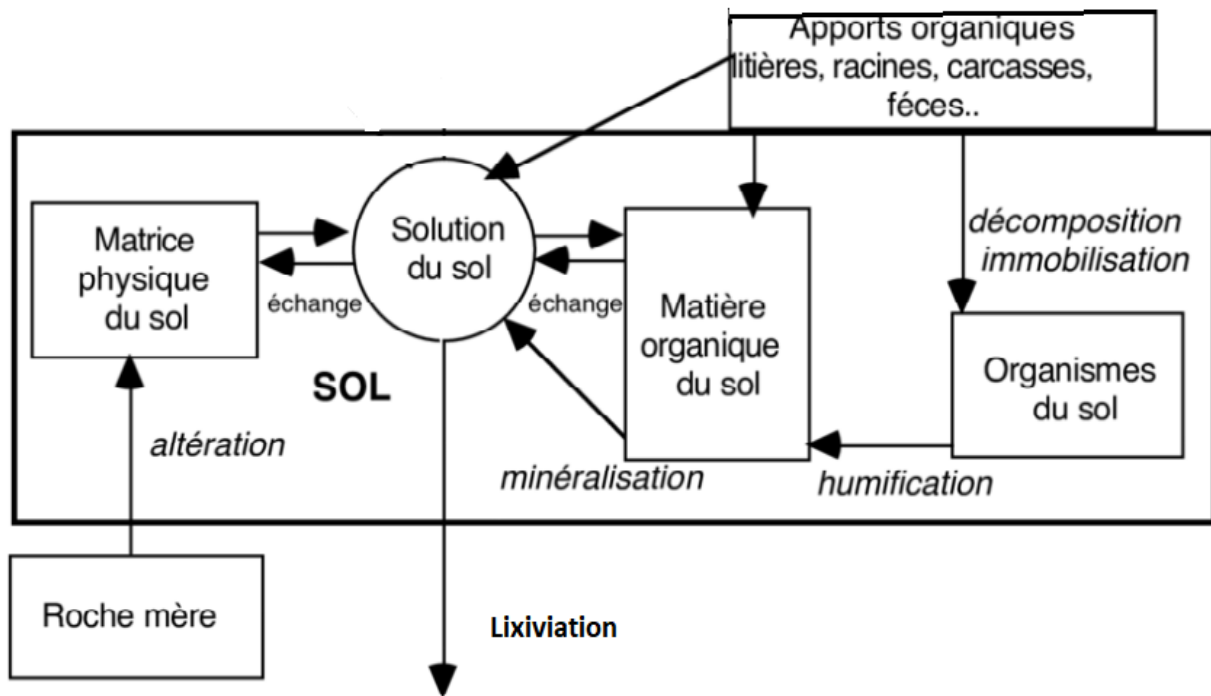


Figure 13. Activités microbiennes dans le sol (Roger et Garcia 2001).

Les processus de biodégradation (altération, minéralisation, humification, décomposition, immobilisation, ...) se développent en général spontanément dans le sol à partir de la matrice physique du sol issue de l'altération de la roche mère. Ils sont parfois lents et s'apprécient en tenant compte à la fois du degré de décomposition d'une substance et du temps nécessaire pour obtenir cette décomposition ; mais certains nécessitent une phase plus ou moins longue d'adaptation à la dégradation de ces différents produits. L'amplitude de la transformation dépend de différents facteurs biotiques et abiotiques, comme la température, l'humidité, le pH et la concentration de l'oxygène dans le sol (Sims *et al.*, 1990).

Bidaud (1998 et 2013) confirme que l'activité des microorganismes se manifeste dans le sol lorsque les conditions énergétiques et nutritionnelles sont satisfaites, de ce fait, les nutriments doivent répondre à 3 besoins (Figure 14) :

- ✓ Fournir de l'énergie pour la croissance ;
- ✓ Fournir des matériaux pour la synthèse des constituants cellulaires ;
- ✓ Être utilisables comme accepteurs des électrons libérés au cours de la production d'énergie.

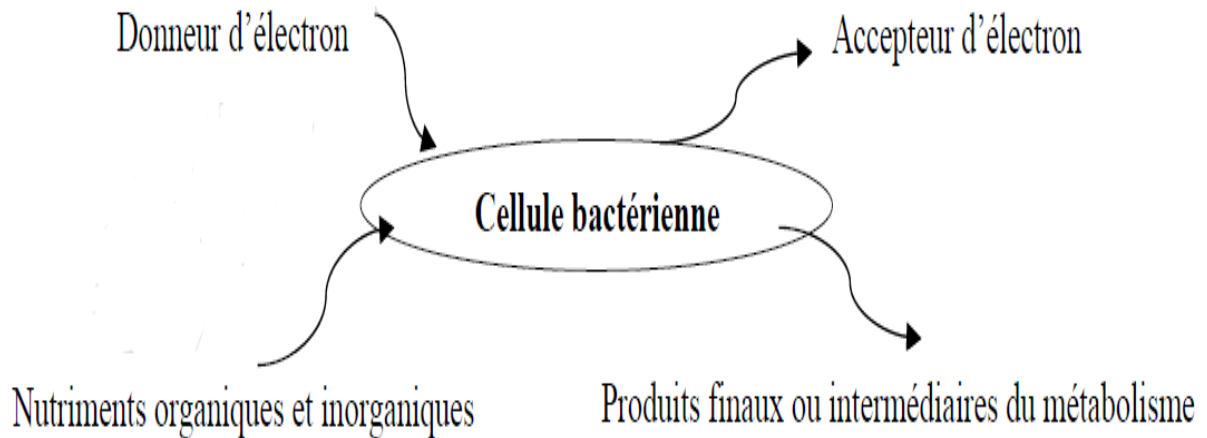


Figure 14. Schéma général de l'activité bactérienne (Bidaud, 1998).

L'introduction relativement soudaine de xénobiotiques (pour la plupart des molécules organiques) ou le stockage massif de composés naturels peut dépasser la capacité d'autoépuration de l'écosystème, ce qui la déséquilibre en les accumulant en tant que polluants préoccupants, voire dangereux, ce qui influencent l'activité microbienne et la dégradation de la matière organique (Gottschalk et Knackmuss, 1993).

2. Principaux processus de biodégradation

La biodégradation se réalise principalement par minéralisation, co-métabolisme, polymérisation ainsi que les effets secondaires de l'activité microbienne (Figure 15). Elle peut être une biotransformation qui fait intervenir un ou plusieurs processus simultanément ou successivement et conduire à la formation de différents produits issus du métabolisme d'un ou plusieurs microorganismes (Bollag et Loll, 1983).

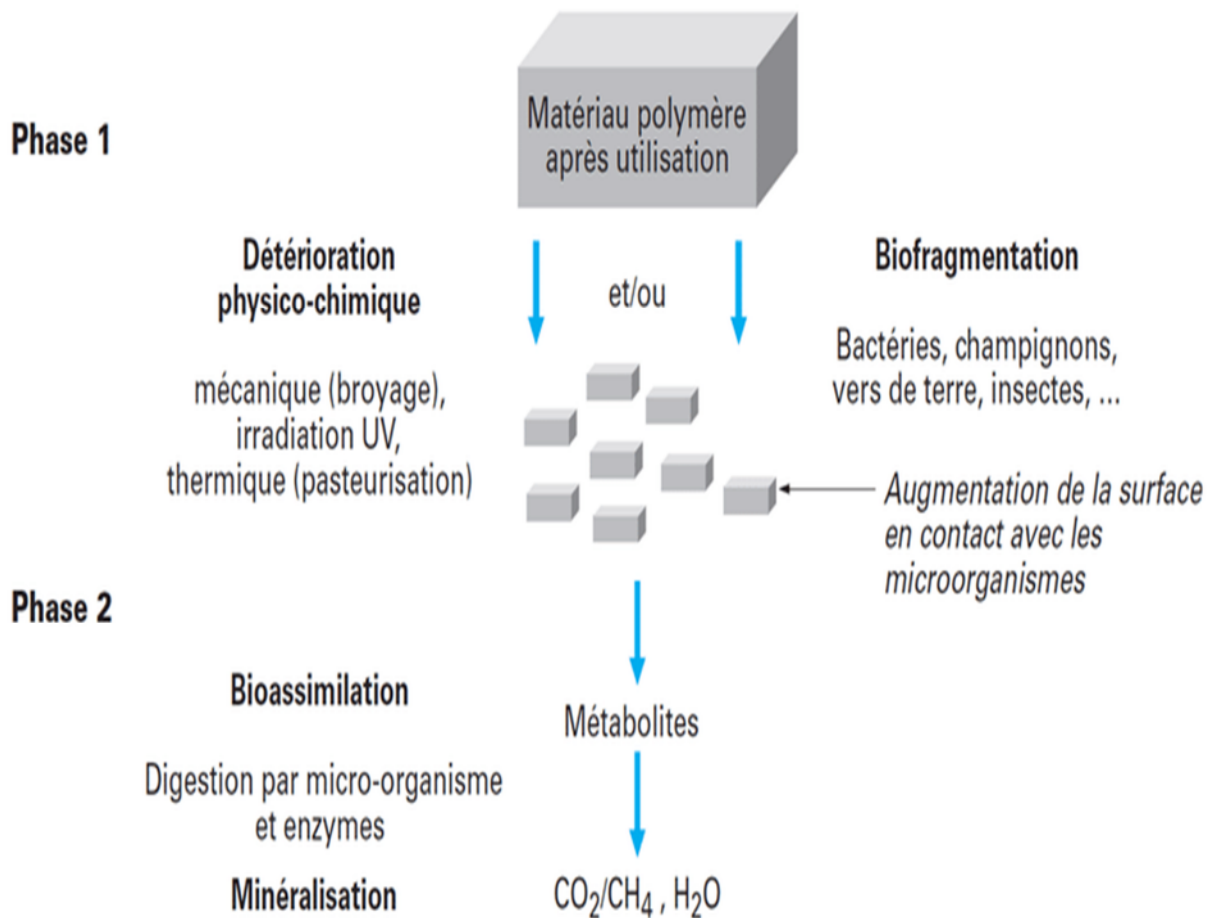


Figure 15. Principaux processus de biodégradation (Soccalingame, 2014).

2.1. Minéralisation

La minéralisation est le processus le plus intéressant, puisqu'il conduit à une épuration totale du milieu par conversion d'une molécule organique en constituants inorganiques.

La minéralisation a lieu lorsqu'un composé organique est attaqué par les mécanismes cellulaires cataboliques et anaboliques où les organismes responsables tirent profit des réactions de minéralisation : une croissance microbienne est attendue et une partie du carbone initialement dans la molécule organique est en général incorporée dans la biomasse (Madsen, 1991).

2.2. Co-métabolisme

Le co-métabolisme est une modification fortuite par une molécule enzymatique qui agit sur un substrat primaire qui est le support de croissance de microorganismes produisant

une ou plusieurs enzymes de faible spécificité. Toutefois, certains organismes peuvent être capables de minéraliser les produits du co-métabolisme (Alexander, 1981).

2.3. Polymérisation

Les molécules organiques ne sont pas toujours dégradées directement, mais polymérisées. Elles s'associent entre elles ou avec d'autres composés naturels voire des xénobiotiques. Elles sont alors incorporées à la matière organique du sol et peuvent être relarguées de manière incontrôlée suivant l'activité microbienne du sol (Bollag et Loll, 1983).

2.4. Biodégradation non enzymatique

D'une manière indirecte, sans l'intervention des enzymes, l'activité microbienne contribue à la dégradation de la matière organique par acidification ou alcalinisation du milieu environnant (exemple du cycle de l'azote) par modification du pH qui provoque des hydrolyses acides ou alcalines de certains composés (Bollag et Loll, 1983).

Dans le monde d'aujourd'hui, les différents modèles interactifs observés chez les microorganismes pourraient aboutir à divers résultats, dont certains ont des applications utiles dans diverses disciplines telles que :

- ✓ Dépollution naturelle et traitement des eaux usées ou des sols pollués ;
- ✓ Interaction des micro-organismes avec les plantes en agriculture ;
- ✓ Importance des parasites, des bactéries et des virus pathogènes en médecine humaine et vétérinaire ;
- ✓ Intervention des microorganismes dans des processus de transformation ou de fermentation des produits alimentaires (fromage, yaourt, vin, choucroute, saucisson, ...) ainsi que dans l'altération de produits alimentaires et agroalimentaire ;
- ✓ Connaissance de la biodiversité microbienne afin de caractériser de nouvelles molécules ayant des propriétés biotechnologiques intéressantes pour les milieux pharmaceutiques et/ou industriels.

Chapitre III

Interactions des microorganismes avec les organismes supérieurs

Les microorganismes interagissent entre eux et peuvent être associés physiquement à un autre organisme de diverses manières. De ce fait, la richesse en biodiversité d'un écosystème permet à un plus grand nombre d'interactions biotiques d'exister. Un écosystème est donc d'autant plus complexe que sa biodiversité spécifique est grande, et que les relations biotiques qu'entretiennent les espèces qui le composent sont riches et diversifiées (Figure 16).

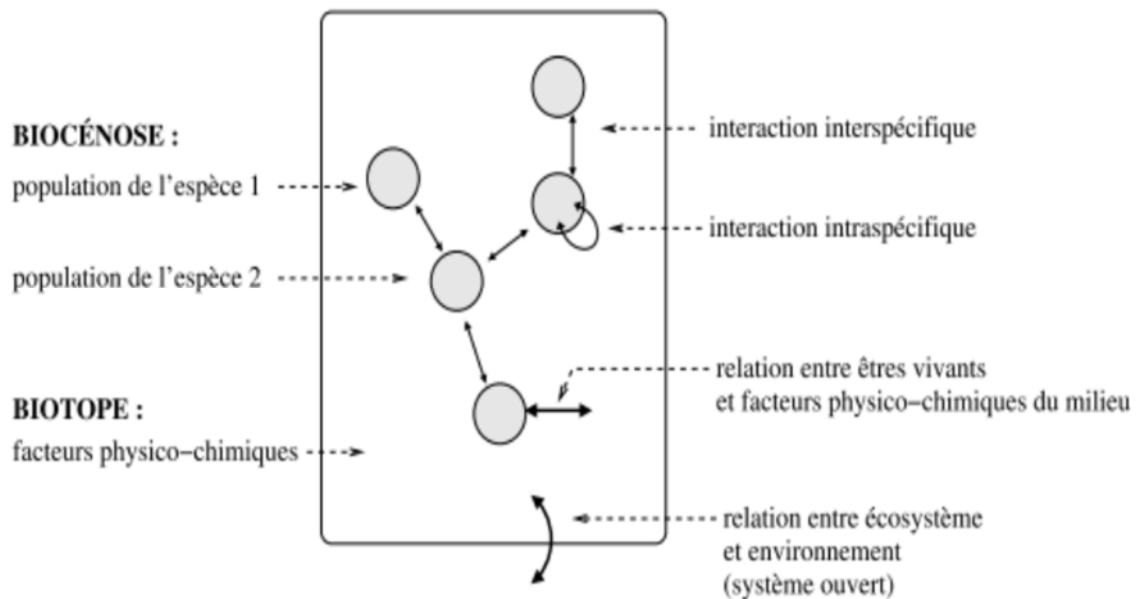


Figure 16. Interactions dynamiques au sein d'un écosystème (Goudard, 2007).

I. Types d'interactions microbiennes

Bronstein (2015) ; Tshikantwa *et al.* (2018) précisent trois types d'interactions microbiennes dépendantes de l'hôte (figure 17) :

1. **Interactions positives** pour toutes les entités impliquées, comme le mutualisme, proto-coopération, commensalisme et symbiose ;
2. **Interactions négatives** pour l'hôte, c'est le cas du parasitisme, prédation, compétition, amensalisme (antagonisme) ;
3. **Interactions neutres** : c'est l'exemple du neutralisme voire pas d'interaction directement.

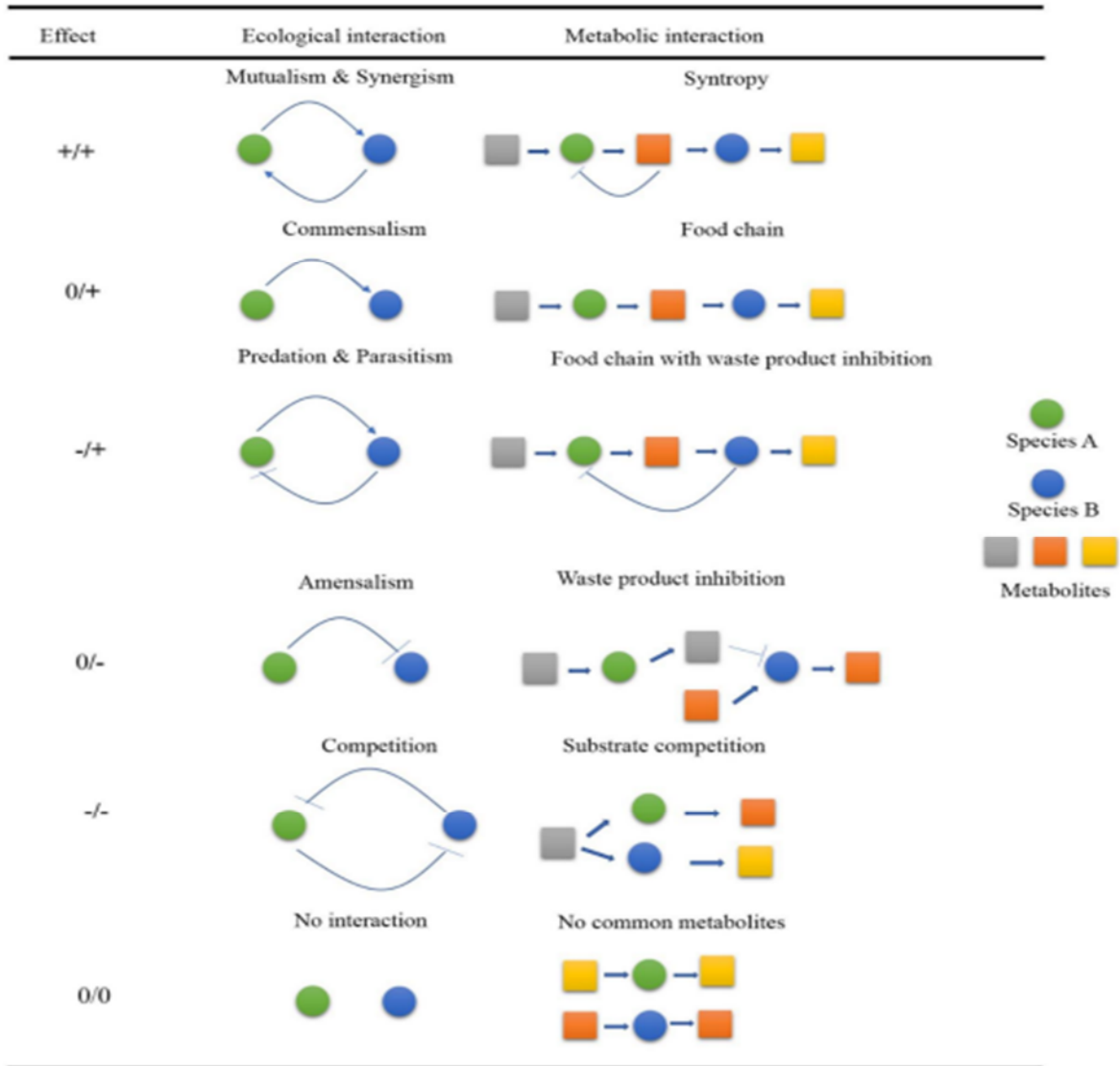


Figure 17. Différents schémas interactifs des micro-organismes dans la nature (Tshikantwa *et al.*, 2018).

4. Exemples d'interactions

4.1. Mutualisme

Selon Lèveque et Mounolou (2008), le mutualisme est une interaction à bénéfices réciproques entre l'organisme mutualiste et son hôte. Ces derniers sont en contact physique et métaboliquement dépendants l'un de l'autre sous une relation très spécifique où un membre de l'association ne peut être remplacé par une autre espèce ni existé dans un habitat qui ne pourrait être occupé par aucune des deux espèces seules.

Exemples : les lichens sont l'association de champignons spécifiques (mycobiont) et de certains genres d'algues (Phycobiontes). Les phycobiontes, étant des photoautotrophes, qui assurent au champignons leur carbone organique, tandis que les champignons les protègent des conditions extrêmes et leur fournissent de l'eau et des minéraux, ce qui leur permet de résister aux températures élevées et à la sécheresse (Olivier, 2003).

La plupart des mutualismes entre les plantes et les micro-organismes accroissent la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes ou augmentent leurs défenses contre les agents pathogènes. Parmi ces interactions on peut citer **les nodules racinaires** qui sont un mutualisme permettant la fixation de l'azote atmosphérique (Reddy *et al.*, 2017), exemple : *Rhizobia* (Sahgal et Johri, 2003) ;

4.2. Symbiose

D'après Bary (1879), Perru (2006) ; Bradford *et al.* (2012), la symbiose est une association entre des organismes d'espèces différentes qui cohabitent ensemble, entretenue par une interaction durable impliquant le cycle de vie (totalement ou partiellement) des deux organismes quels que soient les échanges entre eux.

Exemples

- ✓ **Les mycorhizes :** une symbiose dans laquelle les plantes se dilatent et interconnectent leur système racinaire par l'association avec un champignon mycorhizien qui utilise les hydrates de carbone élaborés par les plantes hôtes. En contrepartie, il permet une absorption accrue d'éléments nutritifs en favorisant l'absorption hydrique, la nutrition minérale et parfois sécrète des antibiotiques. Les hyphes des champignons se substituent plus ou moins aux poils absorbants des racines afin d'augmenter la surface d'absorption racinaire des éléments nutritifs, en particulier le phosphore, qui n'est pas très mobile dans le sol. Les principales associations mycorhiziennes sont : les endomycorhizes et les ectomycorhizes (Figure 18).

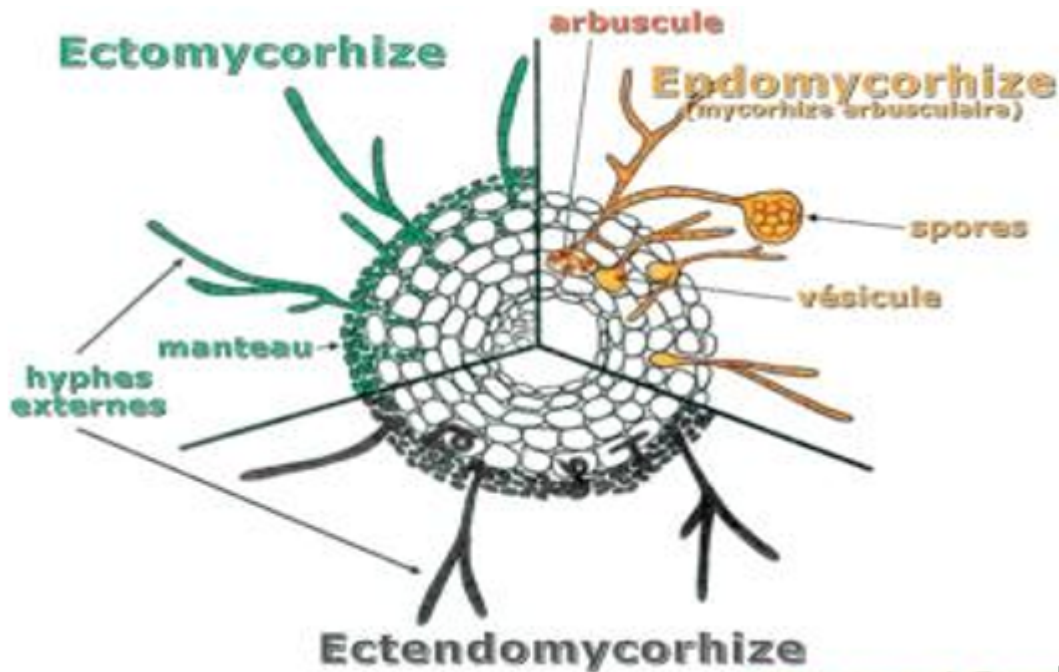


Figure 18. Les mycorhizes (Google, 2024).

- ✓ **Le microbiote intestinal** est un exemple de symbiose connu pour le rôle important qu'il joue dans la santé animale (la digestion, l'immunité, ...). Il est composé de nombreux microorganismes telle que la bactérie *Escherichia coli*, non pathogène dans le tractus intestinal : c'est un anaérobie facultatif qui utilise l'oxygène et réduit sa concentration dans l'intestin, ce qui crée un environnement propice aux anaérobies obligatoires tels que les Bactéroïdes qui n'affectent pas son hôte (*E. coli*).

4.3. Commensalisme

Le commensalisme est un ancien concept théorisé par Pierre- Joseph Van Beneden, durant la seconde moitié du 19^{ème} siècle qui peut porter confusion (Brice, 2014). Il signifie une association unidirectionnelle non obligatoire (facultative) et neutre reliant un organisme commensal avantage à un autre organisme hôte non avantage ni lésé (Léveque et Mounolou, 2008). Le commensal survit même s'il est séparé de son hôte qui lui assure plusieurs avantages tels que l'accès aux ressources alimentaires, un abri ou une protection contre les prédateurs (Dunn *et al.*, 1985, Davidson et McKey, 1993).

D'après Maqueda (2019) les microorganismes peuvent vivre en commensalisme avec d'autres organismes tels que les plantes, les animaux et d'autres microorganismes. De ce fait, il peut jouer un rôle important dans la régulation de la croissance et de l'abondance des populations. Il est de divers types comme l'inquilinisme (une espèce occupe le corps d'une autre pour vivre) ; ou le métabiose (une espèce se nourrit des déchets d'une autre espèce).

Remarque : Les micro-organismes impliqués dans le commensalisme sont peu nombreux puisque l'hôte n'est pas affecté par la relation, cependant, le commensalisme peut devenir parasitisme si le commensal commence à causer des dommages à l'hôte.

4.4. Parasitisme

Il s'agit d'une association entre une population parasite qui bénéficie et tire sa nutrition d'une autre population (hôte) (Léveque et Mounolou, 2008). La relation hôte-parasite est caractérisée par une période de contact relativement longue qui peut être physique ou métabolique. Certains parasites vivent à l'extérieur de la cellule hôte, connus sous le nom d'ectoparasites tandis que d'autres parasites vivent à l'intérieur de la cellule hôte, connus sous le nom d'endoparasites (Drapeau *et al.*, 1977).

Exemple : Il existe de nombreux virus qui parasitent des bactéries (bactériophages), des champignons, des algues, des protozoaires, etc.

4.5. Co-métabolisme

Les bactéries ont en général des systèmes métaboliques complémentaires où certains isolats bactériens du sol sont incapables de métaboliser des composés polycycliques aromatiques individuellement, mais qui deviennent capables de la faire quand ils sont cultivés en consortium. Ce dernier est un ensemble de souches capables de compenser les inhibitions provoquées par un composé en le dégradant (Bouchez *et al.*, 1999 ; Prescott *et al.*, 2003).

4.6. Compétition

Léveque et Mounolou (2008) indiquent que la compétition est une relation qui peut exister entre une population microbienne et des organismes supérieurs en affectant leur survie et leur croissance (détails en chapitre II).

4.7. Prédation

Le terme prédation vient du latin « praedator » qui signifie « voleur, pilleur », lui-même issu de praeda, « proie » et de prehendo « prendre », qui exprime le fait de se saisir de quelqu'un ou de capturer une proie déterminée par sa poursuite (Ray, 1999).

La prédation est une interaction trophique directe et instantanée, de nature antagoniste, entre deux organismes, par laquelle une espèce dénommée prédatrice, consomme entièrement ou partiellement une ou plusieurs espèces dénommées proies (appartenant à une espèce

différente et en général plus petite), généralement en les tuant, pour s'en nourrir ou pour alimenter sa progéniture (Jurkevitch, 2006).

II. Interactions entre les microorganismes et les organismes supérieurs et le milieu

1. Interactions entre les microorganismes, les plantes et le milieu

Les interactions entre les microorganismes, les plantes et le milieu sont complexes et réciproques puisque ces derniers interagissent entre eux et avec leur milieu. Ces interactions peuvent être influencées par les conditions du milieu extérieure (température, humidité, pH, ...). C'est le cas des plantes poussant dans le sol qui sont influencées par la régulation et la disponibilité en eau et en oxygène dans le sol. De manière générale, l'activité microbienne diminue avec la disponibilité de l'eau surtout que les bactéries étant plus sensibles que les champignons ; toutefois, il existe de fortes variations selon les groupes taxonomiques. Parmi les interactions bénéfiques aux plantes, on peut citer les symbioses fixatrices d'azote (les nodosités des *Fabaceae* par les *Rhizobium : Protobacteria ceae*) (Laberche, 2004) où représentent les mycorhizes les symbioses végétales les plus répandues dans les écosystèmes terrestres (Fortin et *al.*, 2008 ; Smith et Read, 2008), aussi les associations avec les bactéries promotrices de croissance (PGPR) ou de santé, voire les interactions avec les champignons mycorrhizogènes (Van Gansberghe, 2021).

2. Interactions micro-organismes/animal et Homme

Les animaux dans leur ensemble ne sont pas stériles et ils sont colonisés par une microflore diversifiée hologénomique qui s'établit à leur surface et, surtout, dans leur tube digestif dès la naissance. Ce sont ainsi des réservoirs de microorganismes dont la majorité est en activité communale ou symbiotique voire pathogènes (Perry *et al.*, 2004), notamment les bactéries, où la grande diversité d'espèces animales se traduit par une grande diversité de pathogènes, auxquels l'Homme n'est habituellement pas exposé et qui pourraient provoquer des maladies plus ou moins graves en cas de transmission. On estime ainsi que 75% des maladies infectieuses émergentes chez l'Homme viennent des animaux.

La santé des animaux et celle de l'Homme sont étroitement liées. Chaque année, trois à cinq nouvelles maladies humaines trouvent leur source dans le monde animal. Pour cela, mieux connaître les pathogènes qui circulent chez les animaux permet d'anticiper les épidémies qui pourraient survenir chez l'Homme dans le futur.

Exemple : Les zoonoses qui sont les situations où les microorganismes (bactéries, virus, parasites, ...) peuvent se transmettre de l'animal à l'Homme et/ou inversement. Ces dernières ne se transmettent pas uniquement par les contacts directs entre l'animal et l'Homme mais aussi avec d'autres modes de transmission comme l'intermédiaire de l'environnement (eau et sol), l'alimentation ou les vecteurs (65% des infections bactériennes chez l'Homme sont liées à des biofilms), ce qui laisse à dire que la composition en microorganismes et la diversité du microbiote sont des indicateurs de santé.

Les animaux sont sensibles à un certain nombre de microbes qui colonisent et altèrent la santé de l'hôte. Ils représentent des cibles riches en nutriments pour les organismes opportunistes, et les bactéries, les protozoaires, les champignons, les protistes (protozoaires) et les helminthes (vers parasites). Les cibles primaires sont les systèmes pulmonaire et digestif, mais les microbes invasifs peuvent pénétrer dans la peau où des lésions ou des abrasions ont eu lieu.

Chez les animaux d'importance agricole, les vaccinations et les antibiotiques ont réduit l'incidence des parasites et des agents pathogènes. Cependant, les préoccupations concernant l'utilisation des antibiotiques chez les animaux et les conséquences potentielles de la résistance aux antibiotiques réduisant l'efficacité des antibiotiques chez l'Homme, ce qui a poussé les agriculteurs à des réductions obligatoires de l'utilisation des antibiotiques dans l'agriculture animale (prébiotiques qui correspondent aux composantes alimentaires et probiotiques correspondant aux additifs microbiens).

3. Mécanismes impliqués dans le parasitisme

Le parasitisme est une des stratégies de vie les plus étendues du royaume animal où environ 20% des espèces animales parasitent d'autres organismes en s'immisçant d'une manière ou d'une autre dans l'activité de l'autre afin de profiter et d'utiliser sa production.

Il existe plusieurs manières de classement des parasites, voici les plus connues :

3.1. Classification taxonomique

De manière taxonomique, les parasites sont classés en tant que :

- **Phytoparasites** quand ils parasitent les plantes,
- **Zooparasites** quand ils infectent les animaux.

La parasitologie, science qui étudie les parasites, se base uniquement sur l'étude des zooparasites.

3.2. Classification selon le niveau de dépendance du parasite pour l'hôte

- **Parasites facultatifs** : ce sont les espèces de parasites qui sont capables de vivre d'une autre manière qu'en étant parasites.
- **Parasites obligatoires** : ce sont ceux qui ne peuvent pas vivre en dehors de l'hôte dont ils en sont complètement dépendants tout au long de leur développement.
- **Parasites accidentels** : ce sont les parasites qui, par erreur, finissent à l'intérieur d'un animal qui n'est pas leur hôte habituel et qui malgré cette erreur, arrivent à survivre.
- **Parasites erratiques** : les parasites qui vivent à l'intérieur des animaux ont tendance à le faire au niveau d'un organe ou d'un tissu bien spécifique. Un parasite qui se trouve dans un organe qu'il n'a pas pour habitude de parasiter est considéré comme parasite erratique.

3.3. Classification selon la localisation du parasite à l'intérieur de l'hôte

- **Endoparasites** : ce sont les parasites qui ont besoin de vivre à l'intérieur de l'hôte, comme par exemple au niveau du cœur, des poumons, du foie ou du tube digestif.
- **Ectoparasites** : ils vivent sur l'hôte et jamais à l'intérieur de l'organisme, sur la peau ou dans les cheveux par exemple.

3.4. Classification selon la durée de temps (la période) que le parasite maintient à l'intérieur de l'hôte

- **Parasite temporaire** : la phase de parasitage est temporaire et se produit juste à la superficie de l'animal (hôte), jamais en son intérieur. Le parasite se dédie à se nourrir de l'hôte, de sa peau ou de son sang par exemple.
- **Parasite périodique** : le parasite a besoin de passer une de ses étapes de développement (œuf, larve, juvénile ou adulte) à l'intérieur d'un hôte pour ensuite pouvoir vivre de manière libre et indépendante.
- **Parasite permanent** : pour survivre, le parasite devra passer la totalité de sa vie à l'intérieur ou à l'extérieur de l'hôte.

3.5. Avantages et Inconvénients des parasites

➤ Avantages d'être un parasite

Le premier avantage d'être un parasite est celui de l'habitat où les animaux possèdent des mécanismes qui leur permettent de maintenir l'homéostasie à l'intérieur de leur corps, ce

qui octroie au parasite la possibilité de vivre dans un environnement qui n'est pas touché par les fluctuations climatiques.

Aussi, les parasites ont une manière plus facile d'assurer et de distribuer rapidement leur descendance dans de larges zones. Par exemple, si un parasite libère ses œufs à travers des selles de son hôte, il s'assure que sa descendance se développera dans un autre endroit.

Pour un parasite, la nourriture est toujours proche et disponible car il se nourrit de l'hôte ou de ce que l'hôte se nourrit.

➤ **Inconvénients de vivre comme parasite**

Le style de vie parasitaire n'apporte pas seulement des avantages. Le fait de vivre à l'intérieur d'un corps fait que les congénères des parasites sont loin, aussi bien dans l'espace que dans le temps puisqu'ils vivent à l'intérieur d'autres hôtes. Ils doivent donc adopter des stratégies de reproduction sexuelle afin de pouvoir ainsi combiner le matériel génétique.

En règle générale, les hôtes ne veulent pas être parasités, ils seront donc hostiles envers les parasites et ils essaieront de se débarrasser d'eux par tous les moyens, par exemple, par le biais de la toilette.

L'hôte peut aussi être amené à mourir, rendant l'habitat d'une certaine manière, éphémère.

II. Pathogénie et virulence des microbes avec les plantes et les animaux

D'après Wilson *et al.* (2011), les organismes pathogènes représentent des exemples de parasitisme nécrotrophe, mais tous les microbes pathogènes ne provoquent pas la mort de l'hôte. Quoi qu'il en soit, l'interaction pathogène représente une perte plus importante pour l'hôte et doit être considérée différemment d'une interaction parasitaire ; c'est le cas des animaux où un certain nombre d'agents pathogènes peuvent survivre et se multiplier chez un hôte en tant que commensal sans lui provoquer de maladies, mais peuvent provoquer la maladie ou la mort chez un autre hôte.

La compréhension de ces agents pathogènes zoonotiques est importante non seulement pour la santé animale, mais aussi pour assurer la sécurité de l'approvisionnement en eau et en nourriture des humains (Wilson *et al.*, 2011).

1. Microbes pathogènes chez les animaux et les végétaux

L'identification des agents pathogènes à partir des agents non pathogènes constituait un défi dès le début de l'identification des microbes. Ces derniers peuvent provoquer une maladie lors du contact de trois facteurs importants, à savoir l'agent pathogène, l'hôte et les facteurs environnementaux. Si aucun des facteurs n'est contacté, la maladie ne se produira pas. Après une infection, l'agent pathogène peut être retiré du système de défense principal de l'hôte, pénétrer dans l'hôte et provoquer une maladie, ou être en équilibre avec l'hôte et vivre ensemble en minimisant les dommages causés.

1.1. Pathogénicité

La pathogénicité est une mesure qualitative qui s'implique à la virulence. C'est la capacité de provoquer, chez les organismes hôtes, une maladie qui résulte de la relation entre la virulence d'un agent pathogène et la résistance de l'hôte sous de nombreux facteurs de virulence : les toxines qui tuent la cellule hôte, les enzymes qui agissent sur les parois de la cellule hôte et les substances qui altèrent la croissance cellulaire normale. Tous ces facteurs virulents n'agissent pas simultanément sur l'hôte lors de l'apparition des maladies, et la quantité de substances nocives peuvent varier d'une espèce à une autre puisque les espèces pathogènes n'ont pas la même virulence. Par exemple, dans le cas de maladies nécrotiques, les toxines fonctionnent, alors que dans la maladie de la pourriture molle, les enzymes de digestion de la paroi cellulaire fonctionnent.

1.2. Virulence

La virulence est la mesure de la capacité de causer une maladie chez l'hôte en décrivant son effet négatif quantitatif. Afin de provoquer une maladie, deux facteurs sont importants, à savoir la composition génétique et la nature de l'agent pathogène ainsi que celles de l'hôte. L'aptitude à provoquer une maladie est modifiée par les systèmes de défense de l'hôte, tels que les systèmes d'immunité chez un animal ou un composé phénolique dans une plante. Cependant, une virulence élevée peut entraîner la mortalité de l'hôte et nuire à sa transmission, ce qui affecte la santé du pathogène.

Les plantes sont la principale source de matière organique et la forme de vie terrestre la plus abondante, mais victimes de nombreux organismes opportunistes (champignons, bactéries, ...) qui colonisent leurs feuilles, tiges et racines, ce qui les a poussés à développer des relations étroites (commensalisme, mutualisme, pathogènes) qui peuvent être bénéfiques, nuisibles ou neutres.

Ces dernières années, la diversité et l'importance économique des interactions entre les plantes et les microbes ont été reconnues, mais à l'exception de la fixation de l'azote, ces dernières n'ont pas été aussi bien étudiées. Chez les plantes, la rhizosphère qui est une partie du sol directement formée et influencée par les racines et les micro-organismes associés, caractérisée par sa biodiversité microbienne (bactéries, de champignons, de protozoaires et de nématodes) qui trouve le privilège d'échanges entre eux et avec les racines des végétaux, c'est bien le cas de la symbiose mycorhizienne des champignons mycorhiziens (associés aux racines des plantes) et leur complexe bactérien dans le sol, qui se créent un équilibre et jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et influent fortement sur la diversité et la productivité des forêts.

Exemple de virulence chez les champignons

Les champignons sont aussi associés aux taches, à la rouille, au flétrissement et à la pourriture des plantes :

- Ascomycètes du phylum des *Ascomycota* qui constituent un groupe diversifié connu pour sa structure en asque et comprennent d'importants décomposeurs dans la nature et des sources pour d'importants usages médicaux.
- Les champignons de l'embranchement des *Basidiomycota* (communément appelés Basidiomycètes) dont les espèces de *Rhizoctonia*, *Phakospora* et *Puccinia* provoquent des maladies chez les plantes.
- Les oomycètes sont de petits organismes protistes, qui ressemblent à des champignons qui comprennent des espèces de *Pythium* et de *Phytophthora*, associés à des rouilles, des pourritures et des mildious.

En plus des espèces de champignons associées aux maladies des plantes (*Aspergillus*, *Fusarium*, *Thielaviopsis*, *Uncinula* et *Verticillium*), de nombreuses bactéries leur provoquent des maladies, mais les espèces appartenant à *Agrobacterium*, *Burkholderia*, *Clavibacter*, *Erwinia*, *Phytoplasma*, *Pseudomonas* et *Spiroplasma*, peuvent causer des dommages importants ou la mort des plantes. De ce fait, la perturbation de la colonisation des plantes est importante pour le contrôle de nombreuses maladies causées par ces microbes.

La plante peut contrôler les interactions prédominantes par le biais des exsudats des racines, qui peuvent servir de signaux pour les bactéries protagonistes. Les exsudats comprennent des ions, de l'oxygène, de l'eau, des mucilages et des composés de carbone. Le

carbone excrété par les racines peut être variable, mais peut représenter plus de 25 % du carbone fixé par la plante. Elle peut aussi bénéficier des interactions microbiennes en raison de la libération de phytohormones, de la disponibilité de nutriments, de micronutriments et de minéraux, d'une tolérance accrue au stress et du biocontrôle des agents pathogènes. L'inhibition spécifique au sol des agents pathogènes des plantes *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Pythium* et *Phytophthora* est en partie due aux microbes indigènes de la rhizosphère.

1.3. Suppression des agents pathogènes

L'identification des microbes à exploiter dans l'agriculture de production n'ont pas encore été entièrement déterminés, surtout que la recherche vise à identifier les bactéries et les champignons bénéfiques aux plantes, en particulier, pour assurer la suppression des agents pathogènes par des microbes commensaux ou mutualistes dans la rhizosphère.

Le biocontrôle par des bactéries, telles que les souches de *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Streptomyces* et *Burkholderia*, ou par des champignons non pathogènes, tels que *Trichoderma*, *Pythium* et *Fusarium*, contre les agents pathogènes des plantes peut être un système préventif utile pour contrôler les agents pathogènes des plantes ou réduire les dommages qu'ils infligent.

La Vaccination est un moyen limitant la transmission des agents pathogènes sur laquelle peut s'appuyer des politiques de prévention efficace des maladies, cela est applicable pour l'Homme et compris les animaux qui peuvent être la source de maladies vectorielles.

Aussi, la dépollution naturelle et le traitement des eaux usées ou des sols pollués participent à l'élimination des agents pathogènes grâce à la purification et l'autoépuration écosystémiques par implication des microorganismes tels que *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*, ...

1. **Adlerberth I. et Would A., 2009:** Establishment of the gut microbiota in Western infants. *Acta Paediatr* 98 : 229–238.
2. **Alexander M., 1981:** Biodegradation of chemicals of environmental concern. *Sci.* 211: 132-138.
3. **Aoyama M., Denis A., N'Dayegamiye A. et Bissonnette N., 1999:** Protected organic matter in water-stable aggregates as affected by mineral fertilizer and manure applications, *Canadian Journal of Soil Science* 79(3) :419-425, DOI: 10.4141/S98-061.
4. **Bary A., 1879 :** « De la symbiose », *Revue internationale des sciences*, t. III, 1879 ,p .301-309.
5. **Bauer G., Elsallab M. et Abou-El-Enein M., 2018:** a comprehensive analysis of reported adverse events in patients receiving unproven stem cell-based interventions, *Stem Cells Transl. Med.* 2018; 7: 676-685
6. **Begon M., Townsend C. et Harper J., 2006:** *Ecology: From Individuals to Ecosystems.* fourth edition: Blackwell Publishing. Carlton. p.650.
7. **Bidaud C., 1998 :** Biodégradation des hydrocarbures aromatiques polycycliques. Approche microbiologique et application au traitement d'un sol pollué. Thèse de doctorat. Option : Génie des Procédés.p.279. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00841329>
8. **Biggs B., Close et M., 1989:** "Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flow and nutrients. *Fres. Biol.* 22 : 209-231.
9. **BiggsB., 1990:** Use of relative specific growth rates of periphytic diatoms to assess enrichment of a stream. *New Zealand J. Mar. Fres. Res.* 24 : 9-18.
10. **Birch L., 1957 :** Les significations de la compétition, *Amcr. Natur.* 91, p. 5 à 18.
11. **Bishop P., 1997:** Biofilm structure and kinetics. *Water Sci. Tech.* 36 : 287-294.
12. **Bissonnette N., AngersD., Simard R. et Lafond J., 2001:** Interactive effects of management practices on water-stable aggregation and organic matter of a Humic Gleysol, *Can. J. Soil. Sci.* Downloaded from cdnsciencepub.com by 41.107.133.103 on 12/31/23.
13. **Bollag J., Loll M., 1983:** Incorporation of xenobiotics into soil humus. *Exper.* 39 : 1221-1231.
14. **Borchardt M., 1996:** Nutrients. In: *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems.* Stevenson R., Bothwell M., Lowe R., (Eds), San Diego, Academic Press, pp. 183-227.
15. **Bouchez M., Rakatozafy H., Marchal R., Leveau J. et Vandecasteele J., 1999:** Diversity of bacterial strains degrading hexadecane in relation to the mode of substrate uptake. *Journal of applied microbiology.* 86, 421-428.
16. **Bradford D., Martin, Schwab E., 2012:** Symbiosis: "Living Together" in Chaos, *Studies in the History of Biology.* Volume 4. No. 4, (ISSN 0149-6700), 7-25.
17. **Brian-Jaisson, F., 2014 :** Identification et caractérisation des exopolymères de biofilms de bactéries marines (Doctoral dissertation), École doctorale Mer et Sciences ED 548, Toulon, 257p.
18. **Brice P., 2014 :** Biologie et complexité : histoire et modèles du commensalisme. Thèse de doctorat, Université Lyon 1, 352 p.

19. **Bronstein J., 2015:** Mutualism. Oxford University Press. Disponible In : <https://www.zoom-nature.fr>. Consulté le : 06/09/2022.
20. **Burcelin R, Nicolas S et Blasco-Baque V., 2016 :** Microbiotes et maladies métaboliques : de nouveaux concepts pour de nouvelles stratégies thérapeutiques. *Med Sci (Paris)* ; 32 : 952–960.
21. **Campeotto F., Waligora-Dupriet A., Doucet-Populaire F., Kalach N., Dupont C. & Butel M., 2007 :** Flore Intestinale : Mise en place de la flore intestinale du nouveau-né, Elsevier Masson SAS, *Gastroenterol Clin Biol* 2007 ; 31 :533-542.
22. **Caumette P., 1985 :** développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées, étude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse, thèse de doctorat, université de droit, d'économie et des sciences d'Aix – Marseille, 299p.
23. **CDU-HGE, 2014 :** Les Fondamentaux De La Pathologie Digestive © CDU-HGE/Editions Elsevier-Masson, 6p.
24. **Chiller K., Selkin B. et Murakawa G., 2001 :** Microflore cutanée et infections bactériennes de la peau. *Journal of Investigative Dermatology Symposium Proceedings*, 6(3) :170-174.
25. **Cornelis J., Delvaux B., Georg B.,Opfergelt S., Lucas Y. & Ranger J., 2011 :** Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review, *Biogeosciences Discussions* 7(4), DOI: 10.5194/bg-8-89-2011.
26. **Costerton J., Cheng K., Geesey G., Ladd T., Nickel J., Dasgupta M. & Marrie T., 1987:** Bacterial biofilms in nature and disease, *Annu Rev Microbiol*, 1987 :41 :435-64, DOI: 10.1146/annurev.mi.41.100187.002251. PMID : 3318676.
27. **Dansereau P., 1990:** **Harmony and Disorder in the Canadian Environment (1975)**, and "Interdisciplinary Perspective on Production-investment-control Processes in the Environment", Vancouver Declaration, Proceedings of UNESCO Symposium on Science and Culture for the 21st Century: Agenda for Survival.
28. **Davet, P., 1996 :** Vie microbienne du sol et production végétale. INRA éditions, Paris.p.445.
29. **Davidson D. et McKey, 1993:** « The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships », *Journal of Hymenoptera Research*, vol. 2, p. 15.
30. **Davies J., 2013:** Specialized microbial metabolites: functions and origins, *The Journal of Antibiotics* 66(7), DOI: 10.1038/ja.2013.61.
31. **Djigal Djibril, 2003 :** Interactions entre la communauté microbienne du sol (bactéries et champignons mycorhiziens) et les nématodes bactéricivores : effets sur la nutrition minérale et la croissance de différentes plantes. Dakar (SEN); Dakar: UCAD; IRD, 143 p. multigr. Th. 3e cycle: *Biol. Végétale*, UCAD: Dakar. 2003/10/09.Publications des scientifiques de l'IRD, France.
32. **Dolié E., 2018 :** Rôle de la flore intestinale dans l'immunité : usage actuel des probiotiques et futures indications Thèse de doctorat (2018/TOU3/2040), Université Toulouse III Paul Sabatier, 114p.
33. **Dominguez-Bello M., Costello E., Contreras M., Magris M., Hidalgo G., Fierer N. & Knight R., 2010 :** Le mode d'accouchement façonne l'acquisition et la structure du microbiote initial dans plusieurs habitats corporels chez les nouveau-nés. *Actes de l'Académie*

- nationale des sciences des États-Unis d'Amérique, 107(26) :11971-11975. DOI : 10.1073/pnas.1002601107. Epub 2010 juin 21.
- 34. Donlan R., 2002 :** Biofilms : microbial life on surface. *Emerg. Infect. Dis.* 8 : 881 - 890.
- 35. Dorel C., Lejeune P. & Panoff J-M., 2022 :** « Microbiologie », Encyclopædia Universalis, consulté le 24 octobre 2022. URL : <https://www.universalis.fr/encyclopedie/microbiologie/>
- 36. Drapeau A., Jankovic S. & World Health Organization, 1977 :** Manuel de microbiologie de l'environnement. ISBN 9242540587, 251p. <https://iris.who.int/handle/10665/40507>
- 37. Dukan S., Piriou P. et Levi Y., 1995 :** Modélisation du développement des biomasses bactériennes libres et fixées en réseaux de distribution d'eau potable. In : Adhésion des microorganismes aux surfaces. Biofilms - Nettoyage - Désinfection. Bellon-Fontaine M., Fourniat J., (Eds), Paris, Lavoisier Tec & Doc, pp. 149-160.
- 38. Dunn D., Barke R., Ewald D., Simmons R., 1985:** Effects of *Escherichia coli*, and *Bacteroides fragilis* on peritoneal host defenses. *Infect Immun.* 48(2) :287-291.
- 39. Dussault V., 2022 :** Comprendre le rôle des probiotiques et des prébiotiques, consulté le 24 octobre 2022. URL: <https://valeriedussault.com/blogue/comprendre-le-role-des-probiotiques>: <https://www.gutmicrobiotaforhealth.com/glossary-index/>
- 40. Falkowski P., Scholes R. J., Boyle E., Canadell J., Canfield D., Elser J., Gruber N., Hibbard K., Höglberg P., Linder S., Mackenzie F. T., Moore B., Pedersen T., Rosenthal Y., Seitzinger S., Smetacek V. & Steffen W., 2000:** « The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System », *Science*, vol. 290, no 5490, pp .291–296)PMID 11030643, DOI10.1126/science.290.5490.291, Bibcode 2000Sci...290-291F)
- 41. FAO/OMS, 2001 :** Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Rapport d'une consultation conjointe FAO/OMS d'experts sur l'évaluation des propriétés sanitaires et nutritionnelles des probiotiques dans les aliments, y compris le lait en poudre contenant des bactéries lactiques vivantes.
- 42. Fierer N., Jackson R., Ladau J., & al., 2014:** Microbial diversity and biogeography of the continental-scale water cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(3), 109-114.
- 43. Fortin A., Plenchette C. & Pichét Y., 2008 :** Les mycorhizes : l'essor de la nouvelle révolution verte, édition Quae, Paris, 161p.
- 44. Fouhy F., Ross R., Fitzgerald G., Stanton C. & Cotter P., 2012:** Composition of the early intestinal microbiota: knowledge, knowledge gaps and the use of high-throughput sequencing to address these gaps. *Gut Microbes* 3: 203–220
- 45. Gall J., 1995 :** Paléoécologie, Paysages et environnement disparus, Edition Masson, Paris, in CH.
- 46. Garry P., Andersen T., Vendevre J. et Bellon-Fontaine M., 1995 :** Influence de la rugosité de surfaces en polyuréthane sur l'adhésion de *Bacillus subtilis* et *Bacillus cereus*. In : Adhésion des microorganismes aux surfaces. Biofilms - Nettoyage – Désinfection. Bellon-Fontaine, M.N., Fourniat, J., (Eds), Paris, Lavoisier Tec & Doc, pp. 21-30.
- 47. Gorbushina A. et Krumbein W., 2005:** Role of Microorganisms in Wear Down of Rocks and Minerals, *Geology, Environmental Science, Biology, Materials Science*, DOI :10.1007/3-540-26609-7_3, Corpus ID: 135204831.

- 48. Gottschalk G., Knackmuss H.J., 1993:** Bacteria and the biodegradation of chemicals achieved naturally, by combination or by construction. *Angewandte Chemie International Edition in English* .32: 1398-1408.
- 49. Goudard A., 2007 :** Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques. *Ecologie, Environnement*. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 217p.
- 50. Grasteau A., 2011 :** Sélection de mutations affectant la formation de biofilm chez *Actinobacillus pleuropneumoniae*, Mémoire présenté à la Faculté de médecine vétérinaire en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc) en sciences vétérinaires option microbiologie, Université de Montréal, 126 p.
- 51. Guennec A., 2022 :** Biopolymère amphiphile pour surface antibiofilm. Thèse de doctorat en chimie organique, Université de Bretagne Sud, France. 210p. ffNNT : 2022LORIS636ff. fftel-04048968f
- 52. Harrison J., Ceri H.& Turner R., 2007:** Mutimetal resistance and tolerance in microbial bifilms. *Nat.Rev. Microbiol.*, 5 : 928 – 938.
- 53. Hibbing M., Fuqua C., Parsek M. & Peterson S., 2010:** Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nat. Rev. Microbiol.*8, 15–25. DOI : 10.1038/Nrmicro2259.
- 54. Hider R. & Kong X., 2010:** Chemistry and biology of siderophores, *Natural Product Reports* 27(5) :637-57, DOI : 10.1039/b906679a.
- 55. Jurkevitch E., 2006:** Predatory Prokaryotes. *Biology, Ecology and Evolution*, Springer Science & Business Media, 251 p.
- 56. Kau A., Ahern P., Griffin N., Goodman A., Gordon J., 2011:** Human nutrition, the gut microbiome and the immune system. *Nature* 474 : 327–336
- 57. Kennedy G., Pedro M., Seghieri C., Nantel G., & Brouwer, I. 2007:** Dietary diversity score is a useful indicator of micronutrient intake in non-breast-feeding Filipino children. *The Journal of nutrition*, 137(2), 472-477.
- 58. Kirchman D., 2016:** Processes in Microbial Ecology. 2eme edition, Oxford University Press, ISBN: 9780198789413, 336.
- 59. Kuenemann, P., 1991 :** Contribution à l'étude de la biodégradation des composés organiques dans l'environnement. Thèse de doctorat. Option : Toxicologie de l'environnement. Université de Metz. Disponible sur : <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01775945>.
- 60. Lalonde I., 2016 :** Suivi de la succession des communautés microbiennes et de l'oxydation du CO d'un sol forestier afin d'identifier des bactéries carboxydovores inconnues *Maîtrise en microbiologie appliquée*, Université du Québec, Institut national de la recherche scientifique, 114 p.
- 61. Lebeaux D. et Ghigo J., 2012 :** Infections associées aux biofilms, Quelles perspectives thérapeutiques issues de la recherche fondamentale ? Management of biofilm-associated infections : what can we expect from recent research on biofilm lifestyles ? *Med Sci (Paris)* ; 28 : 727–739, Institut Pasteur, Unité de Génétique des Biofilms, Département de Microbiologie, 25, rue du Docteur Roux, 75015 Paris, France.

- 62. Lefebvre P., Cariou B., Lien F., Kuipers F. & Staels B., 2009 :** Rôle des acides biliaires et des récepteurs des acides biliaires dans la régulation métabolique. *Examens physiologiques*. 89(1) :147-191.
- 63. Leinweber P., Bathmann U., Buczko U., Douhaire C., Eichler-Löbermann B., Frossard E., Ekardt F., Jarvie H., Krämer I. & Kabbe C., 2018 :** Gérer le paradoxe du phosphore dans l'agriculture et les écosystèmes naturels : rareté, nécessité et fardeau de P. *Ambio* 47 :3-19
- 64. Leslie P., 1957:** An analysis of the data for some experiments carried out by gause with populations of the protozoa, *paramecium aurelia* and *paramecium caudatum*. *Biometrika*. 44(3-4) :314-327.
- 65. Lévêque C, 2001 :** *Ecologie de l'écosystème à la biosphère*, Edition Dunod, Paris, PP 353- 374.
- 66. Lévêque C., Mounolou J.C., 2008 :** *Biodiversité : Dynamique biologique et conservation*. 2^{ème} Edition. Dunod. Paris. p.259.
- 67. Ley R., Hamady M., Lozupone C., Turnbaugh P., Ramey R., Bircher J., 2008:** Evolution of mammals and their gut microbes. *Science* 320 : 1647–1651.
- 68. Ley R., Peterson D., Gordon J., 2006:** Ecological and evolutionary forces shaping microbial diversity in the human intestine. *Cell* 124 : 837–848.
- 69. Madsen E., 1991:** Determining in situ biodegradation. Facts and challenges. *Environ. Sci.Technol.* 25 : 1663-1673.
- 70. Maqueda A., 2019 :** commensalisme-Définition, types et exemples, *Planète Animal*, <https://www.planeteanimal.com>
- 71. Mardigan M. et Martinko J., 2007 :** *Biologie des micro-organismes*. 11ème édition, Pearson France. p.915.
- 72. Neish A., 2009 :** Microbes dans la santé gastro-intestinale et les maladies. *Gastroentérologie* ; 136(1) : 65-80.
- 73. Noémie B., 2018 :** Le microbiote intestinal, les probiotiques et leur place dans les pathologies digestives basses du nourrisson, *Sciences pharmaceutiques*, Thèse de doctorat, université de Lorraine, 2016, 154 p. fihal-01734070f.
- 74. Olivier P., 2003 :** Les lichens et l'histoire de la symbiose vers 1870, notes historiques portant en particulier sur le genre *Usnea*. In : *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 72^e année (8) :283-288.
- 75. Palmer C., Bik E., DiGiulio D., Relman D., Brown P., 2007:** Development of the human infant intestinal microbiota. *PLoS Biol* 5 : e177.
- 76. Park T., 1954:** Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology*, 27, 177–238.
- 77. Perru O., 2006 :** Aux origines des recherches sur la symbiose vers 1868-1883. | The origins of research on symbiosis (1868-1883). *Revue d'histoire sci.* 59 : 5-27.
- 78. Perry J., Staley J. et Lory S., 2004 :** *Microbiologie : Cours et questions de révision*. Dunod. Paris.p.891.
- 79. Prescott L., Harley J. & Klein D., 2003:** VIII Ecology and Symbiosis. In *Microbiology*. Fifth Edition. The McGraw–Hill Companies, pp 596-697.

- 80. Prescott L., Harley J. & Klein D., 2003 :** Microbiologie. DeBoeck & Larcier, Bruxelles, Pырzynska, K., 2002. Determination of Selenium Species in Environmental Samples. *Microchimica Acta*. 140 : 55-62.
- 81. Qin J, Li R, Raes J, et al., 2010:** A human gut microbial gene catalogue established by metagenomic sequencing. *Nature* ; 464 : 59–65.
- 82. Ramade F., 2005 :** Eléments d'écologie, Ecologie appliquée, 6e édition, Dunod, Paris, ISBN 2-10-006838-5, XXXI + 864 pages.
- 83. Ray A., 1999 :** Dictionnaire historique de la langue française, Le Robert, p. 2903 et 2912.
- 84. Reddy S., Girisham S., Narendra Babu G., 2017:** Applied Microbiology (Agriculture, Environmental, Food and Industrial Microbiology), Scientific Publishers, p. 34-37.
- 85. Ricklefs R. & Miller G., 2000:** Ecology. Edition Freeman. New York. p.822.
- 86. Roger P. et Garcia J., 2001 :** Introduction à la microbiologie du sol. Polycopié de cours, Université de Provence, Université de la Méditerranée, Ecole Supérieure d'Ingénieurs de Luminy. 191p. Available from: https://www.researchgate.net/publication/282281236_Roger_PA_Garcia_J_L_2001_Introduction_a_la_microbiologie_du_sol_Polycopie_de_cours_Universite_de_Provence_Universite_de_la_Mediterranee_Ecole_Superieure_d'Ingenieurs_de_Luminy_191pp.
- 87. Round J. & Mazmanian S., 2009 :** Le microbiote intestinal façonne les réponses immunitaires intestinales pendant la santé et la maladie. *Nature Reviews Immunology*, 9(5) :313-323.
- 88. Sacchi C. et Testard, P., 1971 :** Ecologie animale. Organismes et milieu. Paris, Doin, 480 p.
- 89. Sahgal M. et Johri, B., 2003:** The changing face of rhizobial systematics. *Current Sci*. 84 : 43-48.
- 90. Salminen S., Bouley C., Boutron-Ruault M. & coll., 1998:** Functional food science and gastrointestinal physiology and function. *British Journal of Nutrition*, 80(1) : S147- S171.
- 91. Sauvion N., Calatayud P., Thiéry D. et Marion-Poll F. (dir.), 2013 :** Interactions insectes-plantes, IRD éditions, p. 295.
- 92. Schindler D., 1978:** Predictive eutrophication models, *limnol. Oceanogr.*, 23(5), 1978, 1080-1081 0 1978, by the American Society of Limnology and Oceanography, Inc., 1080-1081.
- 93. Selosse M., 2017 :** Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations, Actes Sud Nature, p. 87.
- 94. Sims J., Sims R. & Matthews J., 1990:** Approach to bioremediation of contaminated soil. *Hazard. Waste & Hazard. Mat.* 7 : 117 -149.
- 95. Smith S. et Read D., 2008:** Mycorrhizal Symbiosis. 3rd Edition, Academic Press, London, 787p.
- 96. Soccalingame L., 2014 :** ETUDE DES SCENARIOS DE FIN DE VIE DES BIOCOMPOSITES - Vieillesse et retransformation de biocomposites PP/farine de bois et PLA/fibres de lin, Thèse de doctorat en Génie des Procédés, Université Bretagne Sud, 267p, DOI : 10.13140/RG.2.1.1063.6966
- 97. Stappenbeck T., Hooper L., Gordon J., 2002 :** Régulation développementale de l'angiogenèse intestinale par les microbes indigènes via les cellules de Paneth. Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique, 99(24) :15451-15455.

- 98. Sutherland I, 2001:** Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework, *Microbiology*, 147(Pt 1):3-9. doi: 10.1099/00221287-147-1-3.
- 99. Tiroyaone Shimane Tshikantwa, Muhammad Wajid Ullah, Feng He & Guang Yang, 2018:** Current Trends and Potential Applications of Microbial Interactions for Human Welfare. *Journal of Frontiers in Microbiology*. 9 :1156, PMID: 29910788 PMCID: PMC5992746 DOI: 10.3389/fmicb.
- 100. Tortora G., Funke B., Case C. et Martin L., 2003 :** Introduction à la microbiologie. Editions du renouveau pédagogique Inc. P.945.
- 101. Traxler M., Seyedsayamdost M., Clardy J. et Kolter R., 2012:** Interspecies modulation of bacterial development through iron competition and siderophore piracy. *Mol Microbiol*. DOI :10.1111/mmi.12008.
- 102. UNESCO, 2021 :** Rapport mondial sur la mise en valeur des ressources en eau : la valeur de l'eau, Tofan Singh Chouhan/Shutterstock.com, consulté le 4/11/2023
- 103. Van Gansberghe P., Declerck S. & Calonne M., 2021 :** Effets de *Rhizophagus irregularis* et de *Bacillus velezensis*, seuls ou combinés, sur le développement du blé infecté ou non par *Zymoseptoria tritici* en conditions semihydroponiques. Faculté des bioingénieurs, Université catholique de Louvain, vol.113. Prom.: Declerck, Stephan ; Calonne, Maryline. <http://hdl.handle.net/2078.1/thesis:32476>.
- 104. Vaucheret H., Baulcombe D., 2004:** The water cycle and plant-microbe interactions. *The EMBO Journal*, 23(17), 4149-4154.
- 105. Verstraeten, N., Braeken, K., Debkumari, B., Fauvart, M., Fransaer, J., Vermant, J., Michiels, J., 2008:** Living on a surface: swarming and biofilm formation. *Trends Microbiol*. 16 : 496 - 506.
- 106. Vyas U. et Ranganathan N., 2012 :** Probiotiques, prébiotiques et symbiotiques : intestin et au-delà. *Gastroenterol Res Pract* : 872716.
- 107. Wilson G. Pond., Fuller W. Bazer, Bernard E. Rollin., 2011:** Animal Welfare in Animal Agriculture Husbandry, Stewardship, and Sustainability in Animal Production, CRC Taylor & Francis Group, Boca Raton London New York, 334p.
- 108. Winkelmann G., 2007:** Ecology of siderophores with special reference to the fungi. *Biometals* 20:379–392.
- 109. Wong J., de Souza R., Kendall C., Emam A., Jenkins D., 2006 :** Santé colique : fermentation et acides gras à chaîne courte. *Journal de gastroentérologie clinique*, 40 (3) :235-243.