

REPUBLIQUE DEMOCRATIQUE ALGERIENNE ET POPULAIRE

Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique

Université Amine Elokhal El Hadj Moussa Eg Akhamouk Tamanrasset

Faculté des Sciences et de la Technologie

Département de Biologie



Polycopié du cours

ECOLOGIE MICROBIENNE

2^{ème} Année Master Microbiologie Appliquée



Dr Asmaa BENAÏSSA

(Enseignante-chercheuse à l'université de Tamanrasset)

AVANT-PROPOS

Le présent ouvrage est un polycopié de cours d'Ecologie Microbienne qui s'adresse aux étudiants de la deuxième année Master spécialité : Microbiologie Appliquée (D'après le canevas du ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique algérien de l'université de Tamanrasset).

Cet ouvrage est le fruit des connaissances de la microbiologie et sa relation étroite avec l'écologie. C'est donc un support pédagogique effectif des programmes des spécialités ayant un enseignement de microbiologie, utilisant un style relativement simple et clair et organisé en chapitres.

Le manuscrit est scindé en huit principaux chapitres qui tracent la relation des microorganismes avec les trois principaux volets de l'écologie : eau, sol et air. Il s'agit de l'étude de l'adaptation, taxonomie et fonctionnalité des microorganismes en liaison avec leur écologie.

En effet, ce document débute par présenter les notions essentielles de l'écologie ; à savoir : l'écosystème, ses composants, les interactions qui se passent et le rôle des microorganismes. En deuxième lieu, on pointera le doigt sur la diversité et la distribution des microorganismes dans le globe. Les autres chapitres, présentent la relation des microorganismes avec les différents écosystèmes de la planète ; à savoir : le sol, le milieu souterrain, le milieu aquatique, l'atmosphère mais aussi avec l'être humain. L'objectif de cet ouvrage est de présenter les microorganismes comme partie essentielle de l'écologie sans lesquels l'évolution et les possibilités d'utilisation ne peuvent s'expliquer.

- Ce document ne dispense pas les étudiants de la responsabilité d'assister aux cours -

Auteur

Pour toutes suggestions, e-mail : benaissa.asmaa@yahoo.fr

Maître de conférences A au département des Sciences Biologiques, Université de Tamanrasset et rattachée au laboratoire de biologie et physiologie des organismes à l'Université des Sciences et Technologie Houari Boumediene (FSB/USTHB), Alger.

TABLE DES MATIERES

Abréviations et acronymes

Liste des tableaux et figures

INTRODUCTION GENERALE	1
CHAPITRE I : Ecosystème et micro-habitats	3
I.1. Définition de l'écosystème	3
I.2. Ecosystèmes naturels et artificiels	4
I.3. Impacts des microorganismes dans les écosystèmes	5
I.3.1. Cycle de l'eau	5
I.3.2. Cycles biogéochimiques de la matière	6
I.4. Interactions entre les populations microbiennes	8
I.5. Quelques lois applicables à l'écologie microbienne	11
CHAPITRE II : Diversité et activité des microorganismes dans le globe	12
II.1. Introduction	12
II.2. Biodiversité et diversité des microorganismes	12
II.2.1. Diversité infra-spécifique	13
II.2.2. Espèces dominantes et espèces rares	13
II.3. Diversité taxonomique	14
II.3.1. Bactéries	14
II.3.2. Fungi	16
II.3.3. Archaea	17
II.3.2. Diversité fonctionnelle (activité des microorganismes)	17
II.3.3. Caractériser la diversité microbienne	18
CHAPITRE III : Interactions microorganismes-sol	20
III.1. Introduction	20
III.2. Facteurs édaphiques influençant la diversité microbienne	22
III.2.1. Humidité	22
III.2.2. Température	23
III.2.3. pH	23
III.2.4. Acidité	23
III.2.5. Ratio C/N	24

III.3. Microorganismes et rhizosphère	24
III.3.1. Définition de la rhizosphère	24
III.3.2. Facteurs rhizosphériques influençant la diversité microbienne	24
III.3.3. Interactions microorganismes- plantes	25
III.3.3.1. Exemple des Rhizobactéries Promotrices de la Croissance des Plantes (PGPR)	26
III.3.3.1.1. Rôle des PGPR dans la protection de la plante (biocontrôle)	28
III.3.3.2. Exemple des mycorhizes	31
CHAPITRE IV : Interactions microorganismes-milieus souterrains	33
IV.1. Description de l'habitat souterrain	33
IV.2. Ecologie et adaptation des communautés microbiennes	33
IV.3. Sédiments	36
IV.3.1. Bactéries Sulfato-Reductrices « BSR »	37
IV.3.2. Archaea méthanogènes	40
IV.3.3. Microorganismes fermentaires	42
IV.3.4. Bactéries acétogènes	42
CHAPITRE V : Interactions microorganismes-milieus aquatiques	43
V.1. Description de l'habitat aquatique	43
V.2. Diversité des microorganismes aquatiques	43
V.2.1. Bactéries	43
V.2.2. Archeae	47
V.2.3. Virus	48
V.2.4. Microorganismes eucaryotiques	49
V.3. Milieu aquatique marin	50
V.3.1. Description de l'habitat	50
V.3.2. Microorganismes des fosses océaniques	50
V.3.3. Boucle microbienne en milieu pélagique	54
V.3.4. Métabolisme microbien dans les océans	56
V.4. Microorganismes des eaux douces	59
CHAPITRES VI : Microorganismes des milieux extrêmes	60
VI.1. Introduction	60
VI.2. Types de microorganismes extrémophiles	61
VI.2.1. Microorganismes psychrophiles	61
VI.2.2. Microorganismes thermophiles	62

VI.2.2.1. Ecologie des Archeae	63
VI.2.3. Microorganismes halophiles et hyperhalophiles	64
VI.2.4. Microorganismes acidophiles	64
VI.2.5. Microorganismes alcaliphiles	65
CHAPITRES VII : Ecologie microbienne des milieux anthropisés	67
VII.1. Introduction	67
VII.2. Interactions hôtes/microorganismes	67
VII.2.1. Exemples de symbioses	67
VII.2.2. Exemple de parasitisme	70
VII.3. Impact des perturbations naturelles sur la communauté microbienne : exemple du réchauffement climatique	71
VII.4. Impact des perturbations anthropiques sur la communauté microbienne	74
VII.4.1. Pollution inorganique : exemple d'eutrophisation causée par les engrais chimiques	74
VII.4.2. Pollution organique : exemple des hydrocarbures	75
CHAPITRES VIII : L'homme comme écosystème microbien	77
VIII.1. Introduction	77
VIII.2. Microflore intestinale	78
VIII.2.1. Probiotiques	80
VIII.3. Flore cutanée	80
CHAPITRE IX : Microorganismes et atmosphère	82
IX.1. Introduction	82
IX.2. Biocontamination	82
IX.2.1. Bioaérosols	82
IX.3. Facteurs influençant la distribution des microorganismes dans l'air	83
CONCLUSION	84
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	85

ABREVIATIONS ET ACRONYMES

BSR : Bactéries sulfato-réductrices

CH₄ : méthane

CO₂ : dioxyde de carbone

COD : Composés Organiques Dissouts

H₂ : di-hydrogène

H₂O₂ : Peroxyde d'hydrogène

H₂S : sulfure d'hydrogène

HCO₃ : Hydrogénocarbonate

KNO₃ : Nitrate de Potassium

NaCl : Chlorure de sodium

NH₂ : Ion amidure (amine)

NR : Nitrate Réductase

O₂ : Dioxygène

OH : Radical hydroxyle

UNITES :

µg/g : microgramme par gramme

g.L⁻¹ : Gramme par litre

M : Molaire

rpm : Rounds per minute (tours par minute)

UFC/gr : Unité Formant Colonie par gramme

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

LES FIGURES

- Figure 1 :** Représentation conceptuelle des interactions entre Science Environnementale et Ecologie Microbienne (Madsen 2005). 2
- Figure 2 :** Représentation schématique des relations au sein d'un écosystème. 3
- Figure 3 :** Flux de carbone dans un écosystème simplifié, comprenant des producteurs primaires, des herbivores, des détritiques et des décomposeurs : encadrés en unités de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème ; flèches en taux de flux de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème (Carpenter, 1998). 5
- Figure 4 :** Schéma simplifié des cycles couplés du carbone, de l'azote, du phosphore et de l'eau dans un écosystème terrestre. Les flux de carbone et d'azote exprimés en kg de carbone et d'azote par hectare et par an sont des ordres de grandeurs pour des écosystèmes tempérés et tropicaux non inondés (condition aérobie). (Fontaine, 2019). 7
- Figure 5 :** Représentation schématique des trois formes que peuvent prendre les relations positives entre la richesse en espèces et le taux/fonctionnement du processus (Nielson et al., 2011). 9
- Figure 6 :** Graphe illustrant la loi de tolérance de Shelford (<http://www.biodiversite-poitou-charentes.org/La-tolerance-des-especes-face-au-changement-climatique.html>) 11
- Figure 7 :** Abondance et composition des phylotypes bactériens dominants dans les sols à travers le monde (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2018). 15
- Figure 8 :** Composition des communautés microbiennes d'après les embranchements dans les sédiments marins profonds de la mer d'Okinawa (Chine) (Zhang *et al.*, 2015). 16
- Figure 9 :** Aspect fonctionnel de la microflore du sol (Gobat *et al.*, 2010) 22
- Figure 10 :** Diagramme schématique représentant les formes, fonctions et modes d'action des PGPR (Benaïssa, 2020). 27
- Figure 11 :** Mécanismes de promotion de la croissance des plantes (effets positifs et négatifs) associés aux microorganismes du sol et de la rhizosphère (PGPR) (Richardson *et al.*, 2009). 30

- Figure 12 :** Mycorhize à arbuscules. A : arbuscules. B : spores (Duponnois *et al.*, 2013) 31
- Figure 13 :** Les hyphes d'un champignon mycorhizien se répandent largement dans le sol et augmentent ainsi la surface d'absorption d'eau et d'éléments nutritifs. Ces derniers sont transportés directement aux mycorhizes par la voie des rhizomorphes (cordon composé d'hyphes mycorhiziens) (Egli and Brunner, 2002) 32
- Figure 14 :** Diagramme simplifié des respirations aérobie et anaérobie (Gobat *et al.*, 2010) 34
- Figure 15 :** Représentation schématique des populations bactériennes dans les couches de sédiments (Marty *et al.*, 1988). 37
- Figure 16 :** Cycle du soufre et organismes impliqués (Bottinelli, 2008). 38
- Figure 17 :** Représentation schématique du cycle de la matière organique au sein des aquifères granitiques profonds (Pedersen, 1997 in Barsotti, 2011). 39
- Figure 18 :** Arbre phylogénétique des groupes Alphaproteobacteria communément trouvés dans les habitats des océans sombres. Les groupes les plus communs sont indiqués par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt *et al.*, 2011). 44
- Figure 19 :** Arbre phylogénétique des groupes Gammaproteobacteria communément trouvés dans les habitats océaniques sombres. Les groupes les plus communs sont indiqués par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt *et al.*, 2011). 45
- Figure 20 :** Arbre phylogénétique de Deltaproteobacteria groupes communément trouvés dans les habitats de l'océan sombre. Les groupes les plus communs sont indiqués avec le texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt *et al.*, 2011). 46
- Figure 21 :** Arbre phylogénétique des groupes d'Epsilonproteobacteria que l'on trouve couramment dans les habitats océaniques sombres. Les groupes les plus courants sont indiqués en caractères gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt *et al.*, 2011). 46
- Figure 22 :** Arbre phylogénétique des groupes Archaea communément trouvés dans les habitats des océans profonds. Les groupes les plus communs sont indiqués 48

par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt et al., 2011).

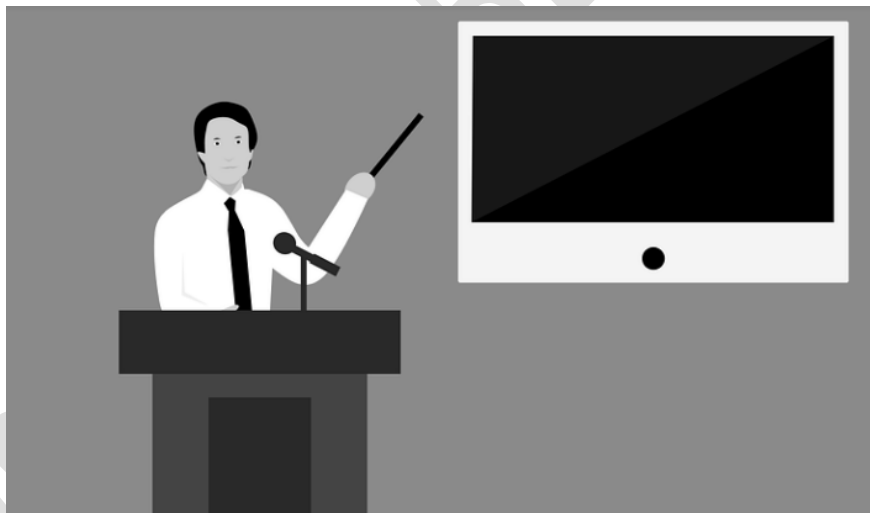
- Figure 23 :** Distribution des hôtes bactériens et archéens prédits des virus dans les tranchées de l'océan Pacifique (Jian *et al.*, 2021). 49
- Figure 24 :** Schémas illustrant une coupe transversale stylisée d'habitats océaniques profonds et des représentations de la zonation biogéochimique des sédiments (Jørgensen and Boetius, 2007 complété par Orcutt *et al.*, 2011). 51
- Figure 25 :** Représentation schématique de la distribution des sources d'énergie biodisponibles dans les sédiments marins profonds (DeLong, 2004 et Amend et Teske, 2005 in Barsotti, 2011). 52
- Figure 26 :** Représentation schématique des courbes de croissance en fonction de la pression pour les organismes piézosensibles (noir, $P_{opt} = P_{atm}$), piézotolerants (bleu, $P_{opt} < 10$ MPa), piézophiles (vert, $P_{opt} > 10$ MPa) et piézophiles obligatoires (rouge, $P_{opt} > 50$ MPa) (de Oger and Jebbar, 2010 modifié par Oger and Cario, 2014). 53
- Figure 27 :** Schématisation des réseaux trophiques en milieu aquatique pélagique et variations de l'abondance des différentes communautés de la boucle microbienne selon le niveau trophique des milieux (Amblard *et al.*, 1998). 56
- Figure 28 :** Photographies d'outils d'échantillonnage couramment utilisés pour la recherche sur les océans profonds (Orcutt *et al.*, 2011). 58
- Figure 29 :** Représentation schématique des interactions hypothétiques entre les protéines induites par le froid et l'acclimatation au froid chez les bactéries psychrophiles (Hébraud and Potier, 2000). 62
- Figure 30 :** Dépendance au pH des microorganismes alkalophiles démontré en courbe avec des cercles noirs en comparaison avec les neutrophiles (courbe avec des carrés blancs) (Horikoshi, 2004). 66
- Figure 31 :** Nodules racinaires (a) et tige portant des nodules aériens matures (b) (Duhoux and Nicole, 2004). 68
- Figure 32 :** Processus infectieux des rhizobia utilisant un cordon d'infection pour atteindre les cellules des nodosités (Perret *et al.*, 2000). 69
- Figure 33 :** Nosémose des abeilles, tissus ciblés et symptômes (Dussaubat, 2013). 70
- Figure 34 :** Cycle de développement de *Nosema ceranae* dans l'épithélium intestinal (Panek, 2015). 71

Figure 35 : Microorganismes et changement climatique dans les biomes marins et terrestres (Cavicchioli <i>et al.</i> , 2019).	73
Figure 36 : Agriculture et autres activités humaines qui affectent les microorganismes (Cavicchioli <i>et al.</i> , 2018).	75
Figure 37 : Aperçu schématique des voies potentielles d'utilisation des hydrocarbures pétroliers par les microorganismes (Varjani, 2017).	76
Figure 38 : Schéma des microbiotes du sol (partie gauche) et de l'intestin (partie droite), de leur relation aux autres organes et microbiotes (partie centrale), de leurs effets sur la santé des plantes et des habitats et sur la santé humaine https://sfecologie.org/regard/r105-sept-2022-m-duru-et-al-microbiotes/	77
Figure 39 : Microorganismes du tractus digestif (Madigan, 1996).	79
Figure 40 : Cibles thérapeutiques des probiotiques (Seirafi and Cunningham, 2011).	80
Figure 41 : Schéma euristique des principaux bioaérosols dans l'air intérieur (Pibiri, 2005).	83
Figure 42 : Configuration expérimentale pour l'aérosolisation de spores (Reponen <i>et al.</i> , 1998).	83

LES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des deux stratégies adaptatives utilisées par les microorganismes en fonction des conditions physico-chimiques.	8
Tableau 2 : Types des relations entre les populations dans un écosystème [positive (+), neutre (0) et négative (-)].	10
Tableau 3 : Abondance et biomasse des organismes vivants du sol (Gobat <i>et al.</i> , 2010)	21
Tableau 4 : Quelques exemples de souches PGPR dotées d'activité antimicrobiennes (Benaissa, 2022)	29
Tableau 5 : Métabolismes communs dans les environnements profonds et réactions chimiques et enthalpie libre standard (ou énergie de Gibbs, $\Delta G^{0'}$) associées (Orcutt <i>et al.</i> , 2011 modifié par Lecoivre, 2020).	35
Tableau 6 : Propriétés morphologiques et physiologiques des genres des bactéries sulfata-réductrices (Widdel and Hansen, 1992).	40
Tableau 7 : Classification taxonomique des méthanogènes (Garrity and Holt, 2001).	41
Tableau 8 : Espèces microbiennes psychro-piezophiles. "T, souche type de l'espèce" (Oger and Cario, 2014)	54

INTRODUCTION GENERALE



INTRODUCTION GENERALE

La terre est un écosystème extrêmement complexe dans lequel on peut distinguer trois principaux habitats : l'atmosphère, le sol et l'eau. Additionner à ces derniers, de nouvelles niches écologiques sont apparues, liées à l'existence et aux activités humaines dans les habitats naturels. Pendant longtemps, les recherches sur tous ces habitats se sont limitées aux formes de vie à grande échelle (macroorganismes), et de nombreuses littératures écologiques n'exprimaient leurs réflexions qu'autour des choses visibles à l'œil nu. Ces dernières années, grâce à l'utilisation de la technologie moléculaire et à l'utilisation de la technologie de la culture en microbiologie, nous avons pu observer à quel point la diversité et le rôle des microorganismes peuvent dominer l'équilibre de la biosphère. En effet, grâce au développement de la technologie de comptage direct, notamment le développement de la microscopie à épifluorescence, et le développement de méthodes immunologiques liées à l'utilisation d'anticorps monoclonaux, l'écologie microbienne a fait des progrès considérables (Amblard *et al.*, 1998).

L'universalité et le rôle clé des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes font de l'écologie microbienne un sujet incontournable. Etudier la valeur des microorganismes et la taille de la communauté, d'autant plus que dans l'écosystème, la communauté peut être considérée aussi comme une « unité microbienne ». En d'autres termes, en écologie microbienne, les chercheurs tentent généralement de répondre à deux questions principales : « Qui est là ? » Qui a créé « l'harmonie » ? "(Nielsen, 1997). Ces deux questions peuvent être résolues séparément grâce à l'étude de la taxonomie de la diversité (au niveau communautaire) et de la diversité fonctionnelle (activité métabolique). Par ailleurs, les écologistes microbiens tentent de comprendre et analyser le développement des microorganismes, des relations étroites entre eux, agissent en modifiant leurs biomes en mettant l'accent sur l'adaptation des microorganismes aux fluctuations de leur environnement. Ainsi, les rôles écologiques potentiels des microorganismes dans leur environnement d'origine sont déduits grâce à leurs caractéristiques physiologiques observées dans des conditions expérimentales contrôlées.

D'un autre point de vue microbiologique, on a tendance à relier la microbiologie environnementale à l'écologie microbienne (Figure 1), mais la première diffère de la perspective appliquée et les défis actuels auxquels la discipline est confrontée dépassent le cadre de la recherche sur les agents pathogènes et la bioremédiation, y compris la découverte et l'identification de nouveaux microorganismes et métabolites microbiens qui peuvent trouver des applications pratiques dans ces divers domaines comme la protection de l'environnement, la santé humaine et les diverses applications biotechnologiques.

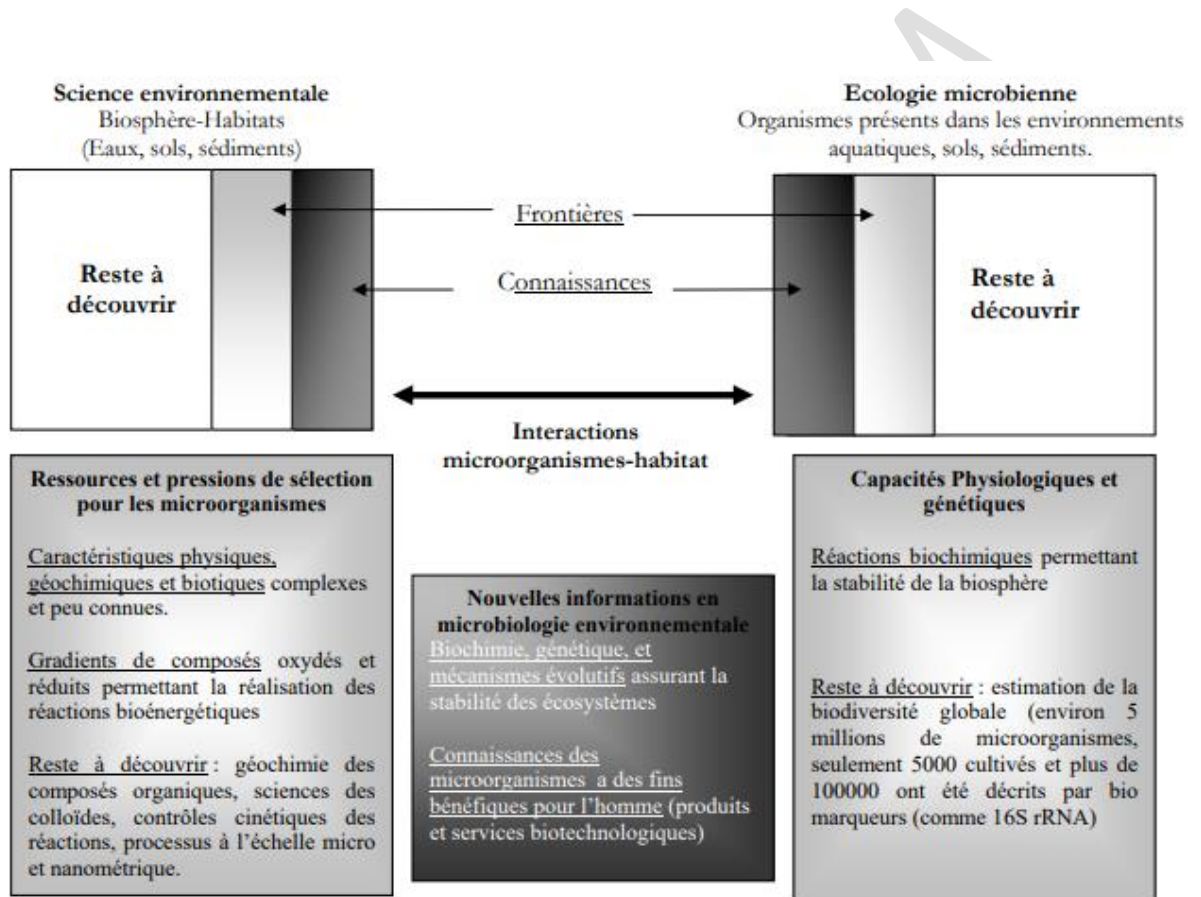


Figure 1. Représentation conceptuelle des interactions entre Science Environnementale et Ecologie Microbienne (Madsen, 2005).

CHAPITRE I :
ECOSYSTEME ET MICRO-HABITATS



CHAPITRE I : ECOSYSTEME ET MICRO-HABITATS

I.1. Définition de l'écosystème

Un écosystème est un ensemble dynamique au sein duquel interagissent à divers degrés des facteurs biotiques (individu, population, communauté) et abiotiques (facteurs physico-chimiques) (Begon *et al.*, 1996, Figure 2).

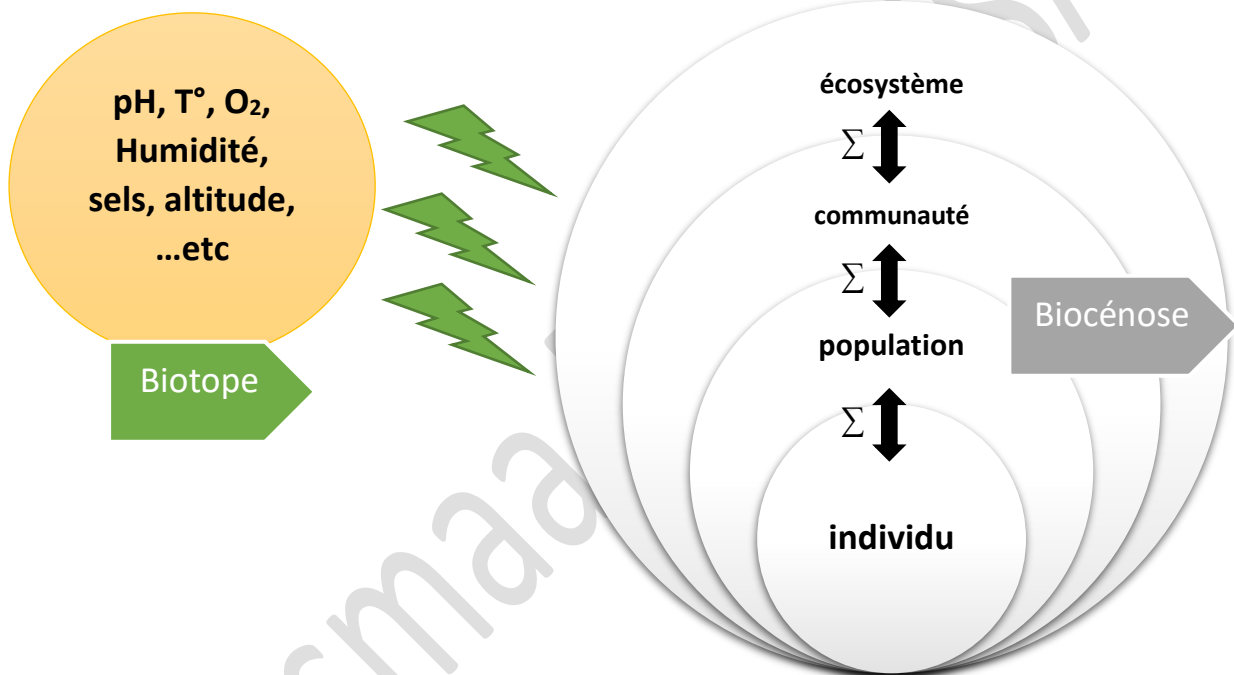


Figure 2. Représentation schématique des relations au sein d'un écosystème

Individu : Unité distincte qui évolue séparément des autres, qui se reproduit dans un groupe et a un rôle (une niche) défini.

Population : Groupe d'individus qui vivent sur une zone définie.

Guilde : Plusieurs populations distinctes réalisant des tâches similaires ou exploitant les mêmes ressources environnementales dans un but similaire.

Communauté : Assemblage de populations dans un même espace et sur une même période de temps.

Environnement : Se réfère à tout ce qui entoure un organisme vivant. Correspond aussi bien à des facteurs physiques, chimiques ou biologiques qu'aux forces qui agissent sur l'organisme.

I.2. Ecosystèmes naturels et artificiels

L'écosystème naturel peut subir des modifications suite à l'intervention de l'homme pour ensuite être considéré comme un écosystème artificiel. D'un autre point de vue, l'homme a pu dans certains cas reproduire un écosystème naturel en termes de fonctionnalité. Pour cela, il est nécessaire de développer des critères quantitatifs pour évaluer l'efficacité des écosystèmes artificiels reproduits. Des critères de flux d'énergie ont été développés pour estimer l'activité fonctionnelle des systèmes biologiques aux niveaux de la population, de la communauté et de l'écosystème. Le développement d'une analyse comparative et de critères quantitatifs pour estimer l'activité des écosystèmes naturels et artificiels est important à la fois pour l'examen théorique et l'application pratique (Pechurkin, 2005).

De ce fait, la principale caractéristique unificatrice des écosystèmes naturels et artificiels est le cycle biologique de la matière provoqué par le flux d'énergie. Les "principes biogéochimiques" du développement de la biosphère et des écosystèmes sont de nature qualitative. Les critères quantitatifs d'évaluation de l'efficacité des écosystèmes naturels et artificiels devraient tenir compte du flux d'énergie et de son utilisation dans différents types d'écosystèmes (Pechurkin and Somova, 2008), dépendamment des objectifs spécifiques pour lesquels l'écosystème artificiel a été conçu. Par exemple, s'il est prévu pour être utilisé dans l'espace, les critères importants sont la masse, la capacité, le volume et l'efficacité et la fiabilité de la main-d'œuvre. Une autre tâche consiste à définir des critères quantitatifs pour le fonctionnement des écosystèmes naturels (Pechurkin, 2005).

A titre d'exemple, les écosystèmes biologiques fonctionnent en produisant et en décomposant de la matière organique, ces processus peuvent être reflétés par le flux du carbone dans un écosystème (Figure 3). De ce fait, il est possible de quantifier le carbone assimilé, transformé et produits par les êtres vivants dans l'environnement.

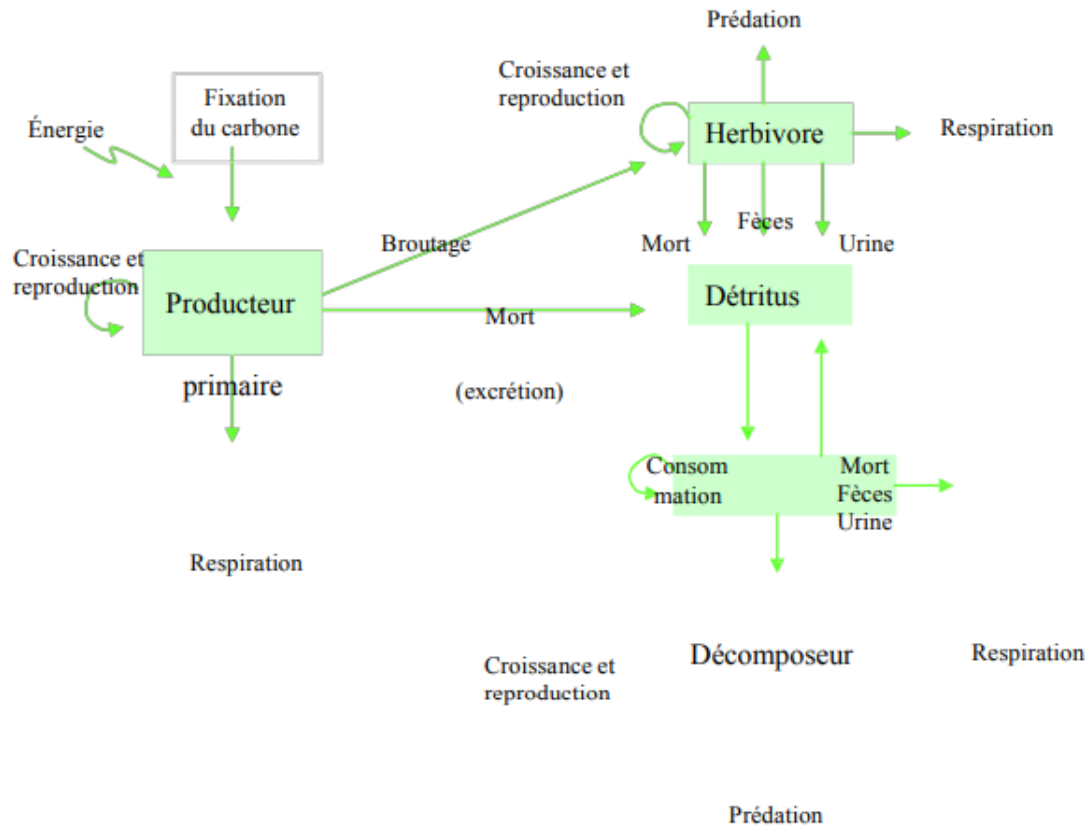


Figure 3. Flux de carbone dans un écosystème simplifié, comprenant des producteurs primaires, des herbivores, des détritiques et des décomposeurs : encadrés en unités de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème ; flèches en taux de flux de carbone par unité d'aire ou de volume d'écosystème (Carpenter, 1998).

I.3. Impacts des microorganismes dans les écosystèmes

Les processus biologiques de production et de décomposition de la matière dépendent largement des cycles de l'eau et cycles biogéochimiques de la matière.

I.3.1. Cycle de l'eau

D'un point de vue écologique, les rivières d'un bassin versant forment un système continu depuis la source de l'océan jusqu'à l'estuaire. Plus en aval, la rivière s'élargit, coule plus lentement et l'eau devient plus trouble. Cet échange constant de formes minérales et organiques d'éléments transportés vers l'aval crée le "flux nutritif en spirale" caractéristique de l'eau s'écoulant du bassin. En effet, toutes ces conditions physico-chimiques du mouvement de l'eau et du flux nutritif vont faire en sorte de créer plusieurs microenvironnements avec des

conditions différentes. Par conséquent, il peut accueillir une grande variété de microorganismes. L'exemple d'un lac comme écosystème aquatique abritant plusieurs microenvironnements, illustre bien ce dernier point.

En effet, dans un lac, certaines zones peuvent être hypoxiques, tandis que d'autres sont pleines d'oxygène. Il existe également une zone de transition entre les deux, où l'on peut trouver des micro-organismes microaérobies. Bien que les zones aérobies et hypoxiques s'opposent aux zones aérobies et anaérobies, cette zone de transition est propice au développement d'une biodiversité importante. En effet, en plus des microorganismes microaérobies, cette zone peut également être bénéfique au développement de certaines bactéries dans les zones hypoxiques. Même si elles n'utilisent pas d'oxygène, ces bactéries peuvent tolérer la présence d'oxygène (anaérobies facultatives). D'autres paramètres peuvent également évoluer dans la colonne d'eau et affecter la biodiversité (conductivité, température, pH). La présence de particules organiques dans la suspension est également un facteur qui affecte la biodiversité. En effet, les groupements attachés aux particules sont parfois différents de ceux en suspension (Garneau *et al.*, 2006).

I.3.2. Cycles biogéochimiques de la matière

Diverses interactions créent un écosystème dans lequel les organismes interagissent entre eux et avec leur environnement abiotique. Cette interaction est caractéristique de tous les types d'écosystèmes terrestres et marins : forêts, lacs, prairies, systèmes agricoles, coraux. Dans l'ensemble, l'énergie solaire est captée pour produire du matériel végétal qui ensuite est consommé par les animaux et les microorganismes. D'autre part, la décomposition ou dégradation regroupe l'ensemble des processus de la matière organique, qu'elle soit d'origine végétale, animale..., progressivement transformée en différentes formes de composés organiques et inorganiques par l'intervention de microorganismes (bactéries et champignons hétérotrophes).

Par exemple, l'azote s'accumule pendant des milliers d'années sous forme de matière organique du sol. Cette dernière est minéralisée par les décomposeurs hétérotrophes du sol (essentiellement les bactéries et champignons), libérant de l'azote soluble : élément minéral phytodisponible essentiel pour la nutrition de la plante (Figure 4, Fontaine, 2019).

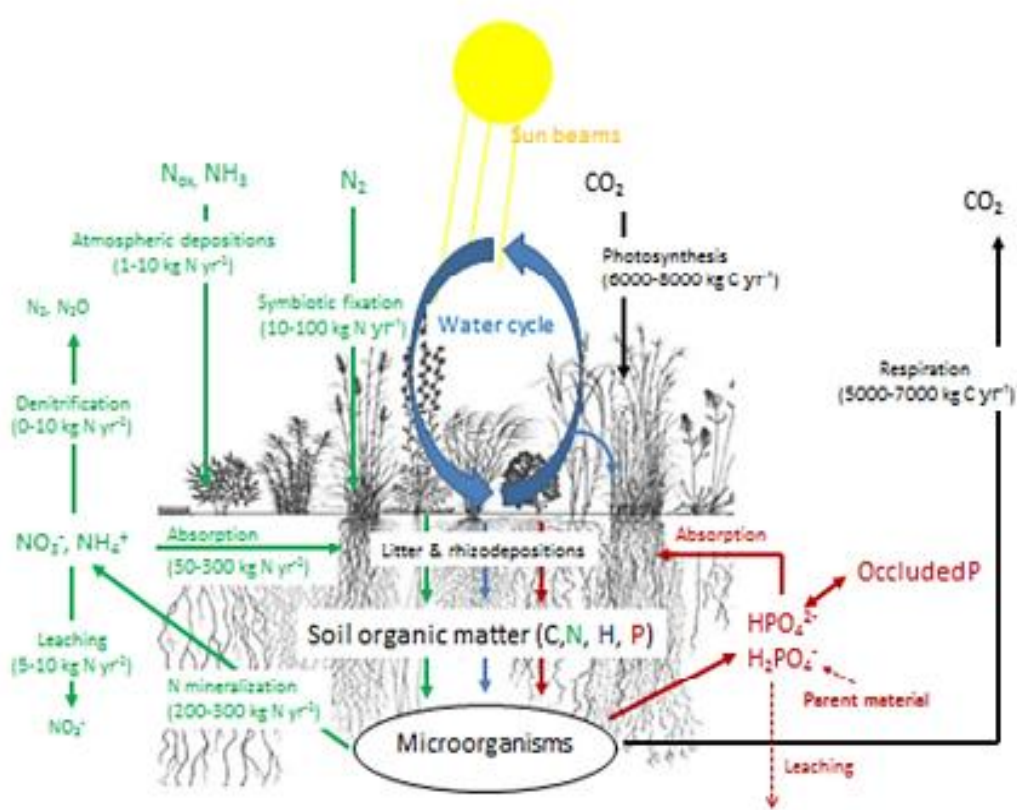


Figure 4. Schéma simplifié des cycles couplés du carbone, de l'azote, du phosphore et de l'eau dans un écosystème terrestre. Les flux de carbone et d'azote exprimés en kg de carbone et d'azote par hectare et par an sont des ordres de grandeurs pour des écosystèmes tempérés et tropicaux non inondés (condition aérobie). (Fontaine, 2019).

Par ailleurs, la disponibilité des sources de carbone, des accepteurs d'énergie et d'électrons, la température, le pH, l'O₂, la teneur en eau ou encore la lumière, sont des facteurs non biologiques qui peuvent modifier la composition de la communauté microbienne. Aussi pour leur survie et développement, les micro-organismes ont développé une adaptabilité structurelle et nutritionnelle. Selon les conditions physiques et chimiques auxquelles ils sont exposés (comme les stratégies r et K), ils correspondent à différentes stratégies, anciennement développées par MacArthur et Wilson (1967) et présentées dans le tableau 1 ci-dessous :

Tableau 1. Caractéristiques des deux stratégies adaptatives utilisées par les microorganismes en fonction des conditions physico-chimiques

Stratégie « r »	Stratégie « K »
<ul style="list-style-type: none">- Taux de reproduction élevé- Forte teneur en nutriments permet une croissance importante au détriment de cellules moins bien adaptées- Très forte population microbienne- Grosse variation de population lorsque la teneur en nutriments varie- Ex : « Blooms » des cyanobactéries, dus à un apport de phosphates, ou « blooms » de <i>Pseudomonas</i>, dus à un apport de sources carbonées.	<ul style="list-style-type: none">- Taux de reproduction faible- Faible teneur en nutriments limitant la croissance de tous les organismes- Population plus réduite- Communauté pérenne et stable- Ex : <i>Spirillum</i> et <i>Vibrio</i> dans l'eau de mer, bactéries dans les lacs oligotrophiques

I.4. INTERACTIONS ENTRE LES POPULATIONS MICROBIENNES

Lorsque plusieurs microorganismes coexistent sur un même milieu, ils forment un consortium microbien et cette relation peut se produire au sein d'une même espèce (intra) ou entre des individus appartenant à des espèces différentes (inter). En plus des interactions négatives et positives (Nielsen *et al.*, 2011, Figure 5), l'interaction entre les micro-organismes peut être neutre (Griffiths *et al.*, 2001).

En plus des facteurs extérieurs s'ajoutent de fortes interactions (paramètres biotiques) qui peuvent se produire au sein d'une population (coopération ou compétition) ou entre populations (synergie, symbiose et antagonisme), qui sont développées dans le tableau 2.

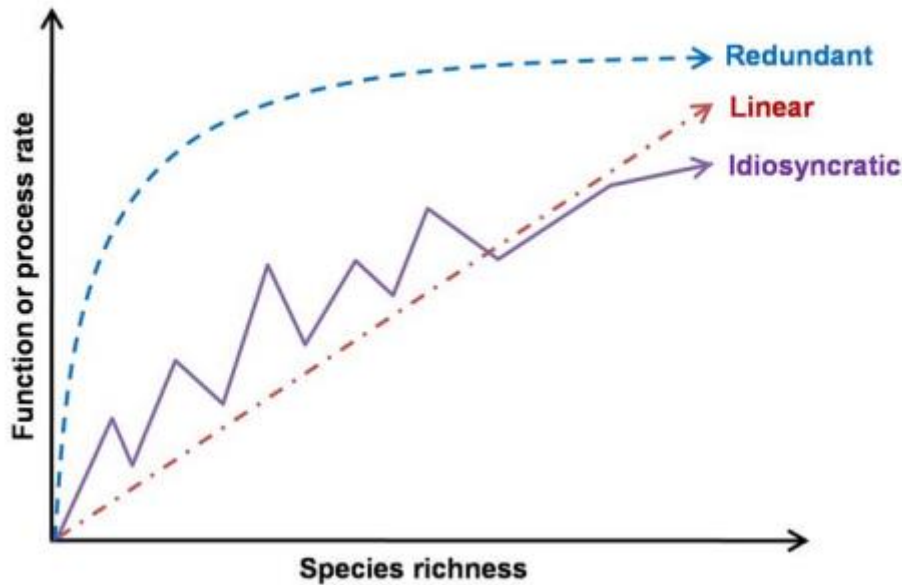


Figure 5. Représentation schématique des trois formes que peuvent prendre les relations positives entre la richesse en espèces et le taux/fonctionnement du processus (Nielson et al., 2011). [La relation linéaire se produirait si chaque espèce possède des caractéristiques uniques qui améliorent le processus ou la fonction en question. La forme redondante ou asymptotique se produirait si les espèces partagent des caractéristiques communes qui améliorent le fonctionnement du système. Ainsi, la probabilité d'ajouter une espèce ayant des caractéristiques qui ne sont pas présentes dans la communauté devient progressivement petite lorsque le nombre d'espèce augmente. La relation idiosyncratique se produirait si des espèces présentant des caractéristiques similaires diffèrent dans leur capacité à améliorer la fonction, ou si les interactions biotiques augmentent (e.g. la facilitation) ou diminuent (e.g. la compétition) le fonctionnement du sol. Dans ce dernier cas, la composition des communautés est plus importante que la richesse en espèces]

A retenir : Une fonction biologique n'est pas forcément associée à un taxon bactérien donné : différents taxons peuvent effectuer la même fonction dans un écosystème.

Tableau 2. Types des relations entre les populations dans un écosystème [positive (+), neutre (0) et négative (-)]

Type d'interaction	Population A	Population B
Neutralisme	0	0
Commensalisme	0	+
Synergisme	+	+
Mutualisme	+	+
Compétition	-	-
Antagonisme	0/+	-
Prédation	+	-
Parasitisme	+	-

- **Neutralisme** : pas d'interaction, des populations éloignées spatialement ou ayant des capacités métaboliques très différentes
- **Commensalisme** : associations fréquente mais pas obligatoire
- **Synergisme** : association non obligatoire basée sur la complémentarité des métabolismes
- **Mutualisme** : relation relativement spécifique qui demande une proximité physique (voir exemple chapitre VI)
- **Compétition** : deux populations utilisent la même source de nutriment limitante dans un espace restreint, qui occupe la même niche écologique
- **Parasitisme** : relation obligatoire (pour le parasite) souvent basée sur un besoin nutritionnel (voir exemple chapitre VI)
- **Prédation** : suppose l'ingestion d'une proie par le prédateur ex : amibe-bactérie
- **Quorum sensing (QS)** : un mécanisme de signalisation intercellulaire qui favorise la coopération au sein et entre des bactéries spécifiques. Ce mécanisme permet aux bactéries de communiquer entre elles grâce à des molécules dites « de signalisation ». Le système est basé sur la densité des cellules bactériennes et le nombre de molécules de signalisation présentes dans l'environnement (le nombre de molécules de signalisation est directement lié au nombre de cellules bactériennes).

I.5. Quelques lois applicables à l'écologie microbienne

Déjà même avant l'air de la microbiologie, des écologistes ont développé des lois sur l'écologie des macroorganismes qui s'appliqua par la suite sur les microorganismes.

► Loi de Shelford (1912) : loi de la tolérance

La croissance et la survie d'un microorganisme requièrent un ensemble complexe de conditions physicochimiques. Pour chacune des conditions et pour chaque organisme, il est défini un domaine de tolérance au-delà des limites duquel l'organisme ne peut plus se développer (Figure 6).

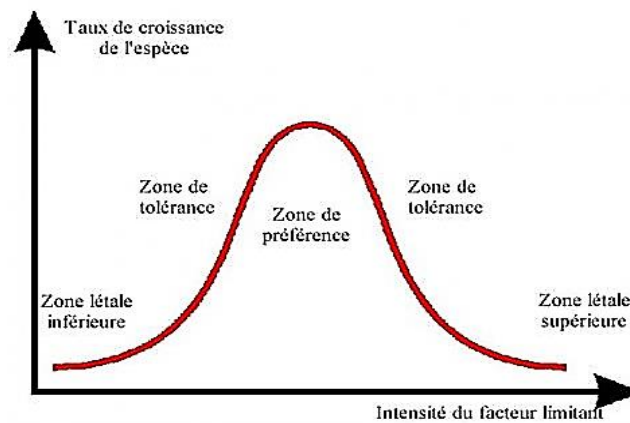


Figure 6. Graphe illustrant la loi de tolérance de Shelford (<http://www.biodiversite-poitou-charentes.org/La-tolerance-des-especes-face-au-changement-climatique.html>)

► Loi de Liebig (1840) : loi du minimum

La production totale d'une biomasse d'une population est déterminée par les nutriments présents à la concentration la plus basse par rapport aux besoins de l'espèce constituant la population.

CHAPITRE II :
DIVERSITE ET ACTIVITE DES MICROORGANISMES DANS LE
GLOBE



CHAPITRE II : DIVERSITE ET DISTRIBUTION DES MICROORGANISMES DANS LE GLOBE

II.1. Introduction

Certains chercheurs pensent que la distribution mondiale des microorganismes signifie que toutes les espèces sont *cosmopolites*, c'est-à-dire qu'elles se trouvent dans toutes les régions du monde. Ce sont les conditions environnementales qui favorisent l'émergence d'espèces x par rapport à d'autres, c'est les espèces dominantes. D'un autre côté, les chercheurs sont plus enclins à défendre la théorie de la *biogéographie microbienne* et pensent que les espèces microbiennes sont uniques à certaines régions du monde. D'autres chercheurs ont pris en compte les deux théories, mais ont suggéré que des *microorganismes cosmopolites et endémiques* existent dans la même zone (Vincent, 2000).

II.2. Biodiversité et diversité des microorganismes

Les communautés microbiennes dominent la biodiversité et souvent la biomasse de l'écosystème dans toutes les régions du monde, incluant les environnements extrêmes. Le sommet des montagnes, le fond des océans et les déserts sont des exemples de milieux extrêmes où le développement de la vie est souvent poussé à ses limites. Bien souvent, une température très élevée ou très froide, une salinité excessive ou un pH très faible ne permettront pas la survie de la plupart des microorganismes. Cependant, certains d'entre eux sont dits extrêmophiles et sont adaptés à ce type d'environnement (Cavicchioli and Thomas, 2002).

D'autre part, la description d'un écosystème microbien passe par l'énumération des espèces qui le compose. Cependant, la biodiversité reflète à la fois la diversité des espèces (qualité) et leur abondance (quantité). Cette biodiversité peut subir des changements si certaines espèces de l'extérieur peuvent coloniser un site, s'adapter et s'y reproduire. Par ailleurs, les espèces déjà installées pourraient échanger des gènes et établir des relations écologiques avec les nouvelles espèces.

D'un autre côté, la diversité des espèces dans un écosystème local est considérée comme la diversité alpha. La variation de la diversité alpha des écosystèmes dans un même environnement est considérée comme la diversité bêta, et, lorsqu'elle est mesurable, la diversité gamma représente la richesse en espèces à l'échelle régionale et mondiale. La diversité gamma est sensible principalement à des phénomènes qui ont un impact environnemental à l'échelle mondiale (par exemple des changements majeurs sur le climat), par opposition aux impacts à l'échelle locale. La diversité bactérienne peut donc s'observer à différentes échelles, révélant d'une part la complexité des communautés bactériennes dans le sol mais aussi la conservation de certaines caractéristiques.

De plus, il est important de faire la distinction entre diversité et biodiversité en biologie moléculaire. La biodiversité représente l'ensemble de l'information génétique (connue et inconnue) sur la Terre entière ou dans une région de celle-ci alors que la diversité représente plutôt les composantes « actives » que l'on peut retrouver à un endroit et à un moment précis. Autrement dit, la diversité représente ce qui est détectable par les techniques de biologie moléculaire actuelles (Pedros-Alio, 2006).

II.2.1. Diversité infra-spécifique

La diversité microbienne n'est pas seulement la diversité en termes de nombre d'espèces qui existent, c'est aussi la diversité des propriétés des souches, à l'intérieur d'une espèce, c'est-à-dire, une diversité infra-spécifique. Cette dernière est visible à travers la diversité des propriétés métaboliques, elle l'est encore bien plus quand on caractérise les génomes eux-mêmes : des techniques moléculaires simples permettent de mettre en évidence cette diversité à une échelle très fine ; elles sont souvent dérivées de la PCR.

Dans le passé, les microbiologistes étudiaient des souches en petit nombre, vu la difficulté de leur isolement. Cependant si l'on veut prendre en compte la diversité infra-spécifique, il faut considérer non pas quelques isolats mais un nombre important d'isolats.

II.2.2 Espèces dominantes et espèces rares

Les échantillons environnementaux contiennent généralement deux types de populations microbiennes. La première est constituée d'espèces dominantes qui assurent le fonctionnement

normal de l'écosystème et affectent son environnement. Ces espèces peuvent également souffrir de parasitisme (comme des virus) ou de prédation. Ces individus peuvent être détectés par des méthodes de biologie moléculaire, mais il est souvent difficile de les cultiver en culture. La seconde population est constituée des taxons les plus rares, qui peuvent ne pas être dans le bon environnement pour assurer leur croissance. Ces microorganismes constituent une biosphère rare (Pedros-Alio, 2007). Leur nombre est si petit qu'ils ne sont pas des proies ni parasites. Par rapport à l'ensemble de la communauté, leur proportion est trop faible pour être détectée par les techniques de biologie moléculaire. Cependant, une fois que les conditions sont redevenues favorables, certaines de ces espèces peuvent se développer de nouveau (Pedros-Alio, 2006).

II.3. Diversité taxonomique

La taxonomie est la science de la classification des êtres vivants, dont le but est de les décrire et les regrouper sous forme d'entités conceptuelles appelées taxons (e.g. phylum, genre, espèce), afin de les nommer et de les classer (Larousse, 2018). Pour les communautés microbiennes, la diversité taxonomique (diversité et répartition des taxons) est étudiée séparément pour les 3 grands règnes : bactéries, champignons et archées (Lemmel, 2019). Aujourd'hui, moins de 1% des microorganismes sont cultivables en laboratoire. Ainsi, l'une des méthodes les plus couramment utilisées pour estimer la diversité taxonomique se base sur le séquençage haut-débit de régions d'ADN conservées, permettant ainsi de s'affranchir des méthodes culturelles.

II.3.1. Bactéries

La diversité taxonomique des communautés bactériennes est extrêmement variable selon l'environnement d'où elles proviennent. A titre d'exemple, Janssen (2006) a observé dans les sols que les séquences d'ADNr 16S étaient majoritairement affiliées aux phyla des Protéobactéries (40%), Acidobactéries (20%), Actinobactéries (13%) et Verrucomicrobia (7%). Par une approche similaire, Roesch et al. (2007) ont également observé que plus de 40% des séquences correspondaient aux Protéobactéries tandis que les Acidobactéries et Actinobactéries ne représentaient chacun qu'environ 3 à 10% des séquences et les Verrucomicrobia moins de 5%. Ces différents travaux illustrent bien la très grande variabilité de composition des communautés (Figure 7), mais montrent toutefois que certains phyla tels que les

Protéobactéries, Acidobactéries et Actinobactéries sont ubiquitaires et dominent la plupart des communautés bactériennes des sols (Lemmel, 2019).

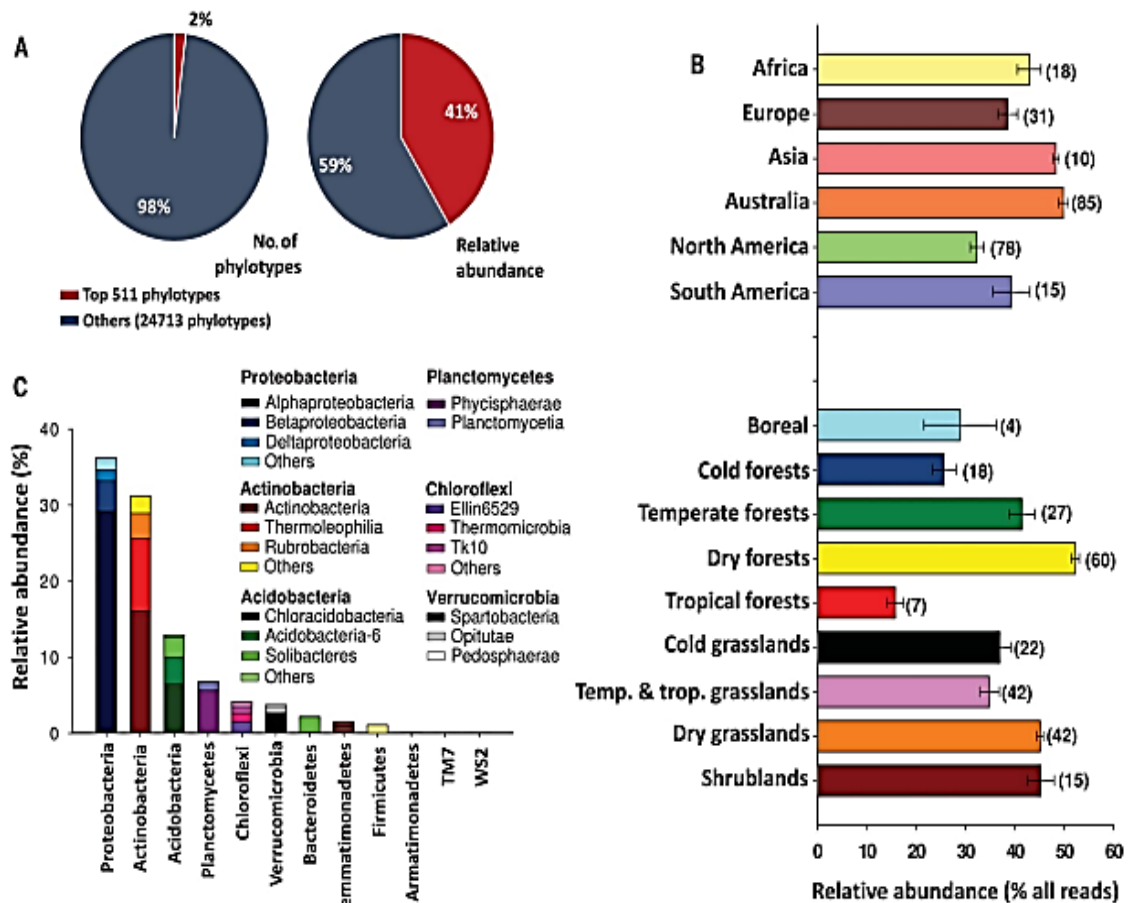


Figure 7. Abondance et composition des phylotypes bactériens dominants dans les sols à travers le monde (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2018). (A) Pourcentage de phylotypes et abondance relative des gènes de l'ARNr 16S représentant les espèces dominantes par rapport aux espèces dominantes des gènes d'ARNr 16S représentant les phylotypes bactériens dominants par rapport aux autres phylotypes bactériens restants. (B) Abondance relative (moyenne \pm SE) de phylotypes dominants à travers les continents et les types d'écosystèmes. (C) Composition taxonomique des phylotypes dominants.

A contrario du sol, une étude des sédiments marins profonds de la mer d'Okinawa (Chine) a démontré une abondance des Proteobacteria (35,7 %), Chloroflexi (10,7 %), Firmicutes (6,6 %), Acidobacteria (5,1 %), Actinobacteria (3,3 %), Gemmatimonadetes (1,9 %) et Nitrospirae (1,3 %) (Zhang *et al.*, 2015, Figure 8).

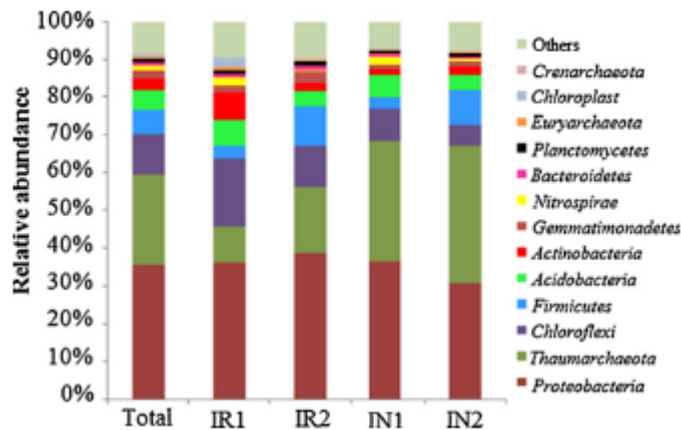


Figure 8. Composition des communautés microbiennes d'après les embranchements dans les sédiments marins profonds de la mer d'Okinawa (Chine) (Zhang et al., 2015). Chaque couleur représente le pourcentage du phylum dans le total des taxons de chaque échantillon. Pour les bactéries, seuls les phyla ayant une abondance relative >1% sont représentés.

II.3.2. Fungi

À l'heure actuelle, plus de 10^5 espèces de champignons ont été décrites, mais on estime que la diversité totale des champignons sur la terre s'élèverait à près de 5×10^6 espèces (Blackwell, 2011). A titre d'exemple, en analysant les séquences d'ADNr 18S provenant de plus de 350 sols d'origines variées (forêt tempérée, boréale, tropicale, savane, prairie, toundra arctique...), Tedersoo et al. (2014) ont observé qu'en moyenne, les Basidiomycètes, les Ascomycètes, les Mortierellomycètes et Mucoromycètes représentaient respectivement 55,7%, 31,4%, 6,3% et 4,4% des organismes dans les communautés fongiques.

Par ailleurs, en milieu marin, Richards et ses collaborateurs (2012) ont permis d'identifier une collection diversifiée de champignons marins, y compris des séquences des chytrides (champignons flagellés), des champignons filamenteux formant des hyphes et des champignons multicellulaires. Cependant, la plupart des séquences ont été identifiées comme de levures ascomycètes et basidiomycètes. D'autre part, le comptage des espèces fongiques cultivées du milieu marin indique seulement 467 isolats appartenant à 244 genres. Ces résultats ont été interprétés comme indiquant que les champignons sont peu diversifiés et peu abondants dans les milieux marins (Kis-Papo, 2005). Toutefois, il faut noter que l'échantillonnage est difficile

car la plupart des champignons dans les écosystèmes marins existent sur ou dans les organismes hôtes ou dans les environnements benthiques, y compris les sédiments des grands fonds marins (Richards *et al.*, 2012).

II.3.3. Archaea

Les archées ont longtemps été associées aux milieux dits « extrêmes ». Néanmoins, on trouve de plus en plus d'archées dans les milieux aquatiques marins ou d'eau douce (Zhang *et al.*, 2015) et les sols agricoles (Jia and Conrad, 2009) ou avec des racines végétales (Jones, 2014). Il est connu maintenant que les archées constituent une grande partie des procaryotes dans le sol, représentant généralement 10 % de la phylogénie totale (Uroz *et al.*, 2016). D'autre part, à travers l'étude de la diversité microbienne dans les sédiments d'eau profonde à Okinawa (Chine), Zhang *et al.* (2015) ont démontré que 24,5% des microorganismes prélevés étaient des archées représentées par trois principaux phylums : Thaumarchaeota (23,8%), Euryarchaeota (0,7%) et Crenarchaeota (0,0046%).

II.4. Diversité fonctionnelle

Le rôle clé des communautés microbiennes dans les fonctions des écosystèmes terrestres est assuré, bien sûr, par leur diversité taxonomique, mais le plus important est leur diversité fonctionnelle. Généralement, la diversité fonctionnelle est définie comme la diversité des traits, qui sont les caractéristiques morphologiques, phénotypiques, biochimiques, physiologiques, structurelles, génomiques ou comportementales des organismes (Violle *et al.*, 2007). Cependant, bien que le concept de traits soit très applicable aux organismes macroscopiques tels que les plantes, il est plus difficile à transposer aux communautés microbiennes. Il existe de nombreuses méthodes pour étudier la diversité fonctionnelle, qui peuvent être divisées en méthodes « moléculaires » (basées sur l'ADN, l'ARN et les protéines) et les méthodes de « mesure de l'activité microbienne ». Par des méthodes de métagénomique, de métatranscriptomique ou de métaprotéomique, on peut donc étudier la diversité et l'abondance de gènes, de transcrits ou d'enzymes qui reflètent l'existence de différentes fonctions (Lemmel, 2019).

En effet, il est nécessaire d'étudier les fonctions des communautés microbiennes dans les écosystèmes, notamment leur grande implication dans la dégradation de la matière organique

et le recyclage des nutriments. Celles-ci se traduisent par la production de multiples enzymes qui permettent aux microorganismes de s'adapter à leur environnement et de tirer le meilleur parti des matériaux existants. Par exemple, des données quantitatives de réaction en chaîne par polymérase (PCR) ont confirmé la diversité fonctionnelle des communautés bactériennes dans la colonne d'eau et les sédiments de la lagune de Havre-aux-Maisons (Île-la-Madeleine dans le golfe du Saint-Laurent, Canada), y compris l'importance du métabolisme du soufre et de la fixation de l'azote dans les sédiments (Mohit, 2014).

II.5. Caractériser la diversité microbienne

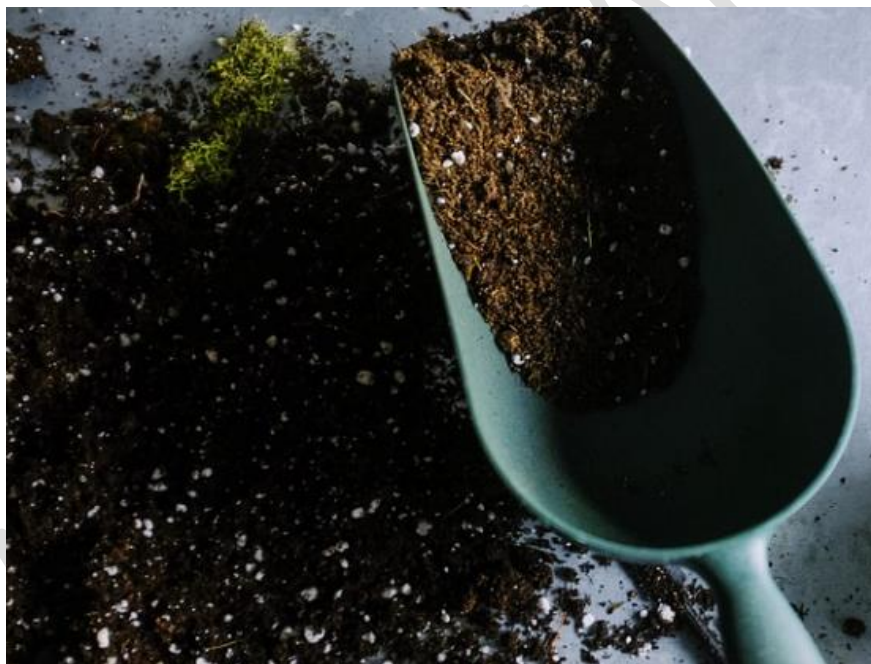
Les connaissances fonctionnelles (qualitatives) et taxonomiques (quantitatives) de la biodiversité sont certes importantes en écologie microbienne, mais il faut noter que la plupart des microorganismes de l'environnement n'ont pas encore été caractérisés, d'où l'émergence des techniques moléculaires qui ont révolutionné la vision de la diversité microbienne dans l'environnement. En effet, la microbiologie fondamentale a établi une taxonomie basée essentiellement sur des caractéristiques biochimiques et morphologiques : forme, mobilité, couleur et caractéristiques métaboliques. Cependant, la notion de la non-cultivabilité est devenu un obstacle majeur à la recherche sur la diversité, car du fait de l'ubiquité de la culture, il est quasiment impossible de cultiver la plupart des microorganismes à partir de leur milieu naturel, en particulier les bactéries (Balandreau, 2000), en raison de l'universalité des milieux de culture utilisés ou la notion d'espèces dominantes et rares.

En effet, l'avènement de la biologie moléculaire a permis d'établir des définitions génomiques des espèces microbiennes. En 1987, la première définition phylogénétique des espèces bactériennes a été jugée par un comité d'experts nommés par la Commission internationale de bactériologie systématique (ICSB) (Wayne *et al.*, 1987). Cette définition est basée sur des résultats obtenus à partir de plus de 10 000 souches associées à 2 000 espèces différentes. Sur la base de leurs résultats, le comité a retenu l'hybridation ADN-ADN comme méthode de référence pour déterminer si deux microorganismes appartiennent à la même espèce. En utilisant cette technique, 70% de l'ADN total des deux individus doit pouvoir s'hybrider et la différence entre les températures de fusion de l'ADN doit être de 5 degrés Celsius, pour que la description de nouvelles espèces microbiennes soit officiellement acceptée.

Par ailleurs, la comparaison des séquences d'ADN codant pour l'ARNr 16S (procaryotes) offre une option attrayante pour l'identification rapide d'isolats par comparaison avec des bases de données de gènes codant pour l'ARN ribosomal (Wayne *et al.*, 1987). Le gène de l'ARNr 16S est considéré comme un marqueur universel, c'est-à-dire qu'il s'agit d'un gène présent dans tous les organismes (bactéries et archées). En fait, l'ARNr 16S agit comme un squelette pour fournir une partie de la structure de la petite sous-unité du ribosome. Les ribosomes sont responsables de la traduction de l'ARN messager en protéines, une fonction considérée comme commune à tous les organismes car leur survie dépend de la production de protéines.

Dr Asmaa BENAÏSSA

CHAPITRE III :
INTERACTION MICROORGANISMES-SOL



CHAPITRE III : INTERACTION MICROORGANISMES-SOL

III.1. Introduction

À l'exception de sa structure et composition physicochimique, le sol est considéré comme un carrefour biologique multifonctionnelle pour la croissance des plantes, caractérisé par une biodiversité très élevée, richesse en matière organique et minérale et un régulateur des échanges et des flux dans l'écosystème (Gobat *et al.*, 2010). D'un point de vue biologique, dans le sol se trouve près de 80 % de la biomasse terrestre (vers de terre, racines, mille-pattes, fourmis, bactéries, champignons, etc.). « Le sol est animé, il est composé de compartiments animés et inanimés en interaction » (Coleman *et al.*, 2005) ;

De plus, le sol représente une niche microbienne très importante, et chaque 1g de sol peut contenir jusqu'à 10^9 bactéries (Gobat *et al.*, 2010), soit 500 $\mu\text{g/g}$ de biomasse. Par exemple, les bactéries peuvent participer à la formation de micro-agrégats dans le sol en produisant des polysaccharides, qui constituent l'essentiel de la matière organique humifiée. Au niveau composition du sol, les bactéries aérobies peuvent provoquer la consommation d' O_2 dans le sol, en particulier dans les sols aqueux avec peu de diffusion d'air (Gobat *et al.*, 2010). D'autre part, les bactéries qui fixent l'azote atmosphérique enrichiront le sol de ce minéral, et d'autres solubilisant le phosphate feront que ce dernier soit plus accessible aux racines des plantes et fertiliser le sol.

Les activités des champignons et des bactéries dans le sol affectent l'évolution de la matière organique (Figure 9), affectant ainsi le cycle des émissions de carbone, d'azote et de gaz à effet de serre. Par conséquent, l'étude des communautés microbiennes du sol est essentielle pour comprendre l'évolution et la fonction du sol. En plus des microorganismes, de nombreux organismes coexistent, tels que les algues, les protozoaires et les racines des plantes (Tableau 3).

Tableau 3. Abondance et biomasse des organismes vivants du sol (Gobat *et al.*, 2010)

Organismes	Nombre approximatif		Biomasse moyenne	
	par gramme de sol sec	par m ²	en kg/ha prof. 20 cm	en % (sans les racines)
Bactéries	10 ⁸ - 10 ¹⁰	10 ¹³ - 10 ¹⁵	1 500	25
Champignons	n.d.	n.d.	3 500	59
Algues	1 000 - 10 ⁵	10 ⁸ - 10 ⁹	10 - 1 000	traces
Protozoaires	10 ⁴ - 10 ⁶	10 ⁹ - 10 ¹¹	250	4
Faune du sol (sans protozoaires)	0,1 - 1 000 selon les groupes	10 - 5·10 ⁶ selon les groupes	1 - 5 000 selon les groupes	12
Racines	n.d.	n.d.	6 000	—
Total	n.d.	n.d.	env. 12 000	100

La plupart des champignons du sol sont formés de filaments ramifiés, appelés "hyphes". L'ensemble des hyphes forme un "mycélium" pouvant atteindre une extension de plusieurs mètres, contrairement aux bactéries qui s'étendent jusqu'au millimètre (Gobat *et al.*, 2010). Cette structure particulière du mycélium permet le transport actif de l'eau et des nutriments organiques et minéraux d'un endroit du sol à un autre. En effet, la ramification du mycélium favorise l'adhésion des particules de sol, notamment dans les couches superficielles.

De plus, les microorganismes du sol vivant dans la rhizosphère sont particulièrement diversifiés, car c'est un milieu riche en composés carbonés (exsudats racinaires) et propice à leur développement. Les microorganismes bénéfiques associés aux racines sont considérés comme une source de biodiversité utile pour l'agriculture.

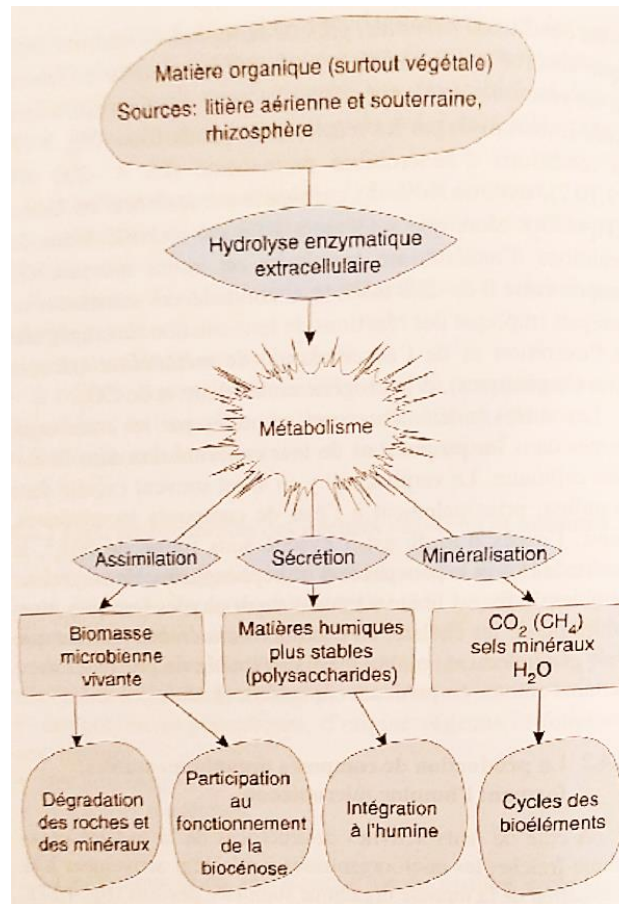


Figure 9. Aspect fonctionnel de la microflore du sol (Gobat *et al.*, 2010)

III.2. Facteurs édaphiques influençant la diversité microbienne

Plusieurs facteurs liés aux sols, appelés « facteurs édaphiques » influencent la distribution et donc sur la diversité microbienne.

III.2.1. Humidité

Il a été démontré qu'il existe une corrélation positive entre l'humidité et la biomasse microbienne totale (Brockett *et al.*, 2012), d'autant plus qu'une corrélation positive entre l'humidité et l'abondance des protéobactéries dans le sol a été rapportée (Zhang *et al.*, 2013). De plus, avec l'augmentation des précipitations, l'indice de diversité taxonomique n'a pas changé, tandis que les abondances relatives des Protéobactéries, Bacteroides et Acidobactéries ont augmenté, et celles des Actinomycètes, *Chlorophyta* et *Pegasomonas*. L'abondance relative diminue, mais ce phénomène peut s'expliquer par l'augmentation de la couverture. Diminution du C total, du N et du pH (Yao *et al.*, 2017).

III.2.2. Température

La température est un facteur qui contrôle la diversité microbienne. Par exemple, Andrews et al. (2000) ont observé que la richesse en espèces bactériennes à basse température (4°C) est inférieure à celle à haute température (> 20°C). L'augmentation de la température d'une part réduira la biomasse des bactéries et des champignons, réduisant ainsi l'utilisation de substrats carbonés (Frey *et al.*, 2008), mais d'autre part, elle est bénéfique aux champignons plutôt qu'aux bactéries (Zhang et al., 2005). La température classe donc les bactéries selon le type de sol et l'emplacement (Lauber *et al.*, 2013).

III.2.3. pH

Dans le sol, le pH joue un rôle important dans la survie et la prospérité des bactéries de la rhizosphère, et joue donc un rôle important dans la croissance de ses plantes hôtes (Benaissa, 2019). La valeur du pH est directement liée à plusieurs paramètres du sol, tels que la disponibilité des nutriments, la solubilité des cations métalliques, la teneur en carbone organique, l'humidité et la salinité. La deuxième explication de cette corrélation est que le pH impose directement une contrainte physiologique sur les bactéries du sol.

III.2.4. Acidité

L'acidité du sol est un autre paramètre majeur qui affecte la diversité microbienne, mais son impact varie selon le groupe taxonomique. L'acidification des sols végétaux est due à la présence d'acides organiques produits par les racines, qui joueront également un rôle central dans la détermination de la population environnante (Dakora and Philips, 2002). Dans une plus large gamme de sols, le pH semble modifier l'abondance relative des phylums bactériens (Lauber *et al.*, 2009 ; Nacke *et al.*, 2011) : le pH acide favorise les α -protéobactéries et les acidobactéries, tandis qu'un pH plus alcalin est favorable aux β -protéobactéries, aux actinomycètes et aux Bacteroides. Une diminution du pH peut également entraîner une diminution de la diversité fonctionnelle des microorganismes (Liu *et al.*, 2018). Cependant, en comparant des sols aux valeurs de pH contrastées (pH 4 et 8), Malik et al. (2017) ont observé que la diversité taxonomique des sols acides est cependant inférieure à celle des sols alcalins, mais pas de différence de diversité fonctionnelle catabolique n'été notée.

III.2.5. Ratio C/N

Il a été démontré qu'il existe une corrélation positive entre la diversité taxonomique et la teneur en carbone organique du sol, l'azote total et le rapport C/N (Will *et al.*, 2010). De plus, Fierer *et al.* (2007, 2012) décrivent la forte abondance de bactéries acidophiles (plus communément des bactéries oligotrophes) dans les sols dépourvus de matière organique. L'augmentation de l'azote modifiera également la composition de la communauté bactérienne, augmentera l'abondance relative des Actinomycètes et des Firmicutes, et diminuera l'abondance relative des Acidobactéries et des Verrucomicrobia (Ramirez *et al.*, 2010). En raison de changements dans la capacité métabolique (Ramirez *et al.*, 2010) et d'une diminution de la diversité fonctionnelle, une augmentation de l'azote entraînera également une diminution de l'activité microbienne (He *et al.*, 2013 ; Li *et al.*, 2013).

III.3. Microorganismes et rhizosphère

III.3.1. Définition de la rhizosphère

« Strictement, la rhizosphère est la région du sol sous l'influence de la racine...C'est le lieu fabuleux où les organismes communiquent entre eux en s'échangeant des molécules signaux (notamment du quorum sensing) ou/et les molécules de croissance (métabolites simples, hormones...), voire des molécules toxiques et d'autres encore » (Gobat *et al.*, 2010)

III.3.2. Facteurs rhizosphériques influençant la diversité microbienne

Au sein de la rhizosphère la diversité et la richesse microbienne sont très importantes. Les populations peuvent atteindre jusqu'à 10^9 individus par gramme de sol. Cette richesse est à attribuer aux relations qui s'établissent entre les plantes et les micro-organismes (Bally *et al.*, 1999) :

- Les plantes sécrètent des sucres, des acides aminés et des vitamines, des lysats de tissus racinaires, du gel de mucus, du mucus, etc. Ces composés sont appelés « rhizomes » et ils attirent des groupes bactériens spécifiques (chimiocinétique) et leur permettent donc de se développer. Cette communauté bactérienne spécifique produit des phytohormones (auxine, indole, acide acétique ou molécules « gibberellin-like ») qui favorisent la croissance des plantes. Les bactéries de la rhizosphère peuvent également

réguler la chimiotaxie en inactivant les substances sensibles ou en convertissant des exsudats inoffensifs en composés toxiques (Inderjit, 2001).

- Certains micro-organismes de la rhizosphère peuvent lutter contre les agents pathogènes des plantes (bactéries et champignons), c'est le phénomène du biocontrôle.
- Les polysaccharides bactériens favorisent l'agrégation de terre autour des racines et donc du support de vie des plantes (Amellal *et al.*, 1999).
- Enfin, une symbiose importante peut être observée, notamment chez les légumineuses (Fabaceae) où, des bactéries endophytes du genre *Rhizobium* permettent la fixation de l'azote atmosphérique (Ferrera-Cerrato, 1980).

En raison de la richesse du sol de la rhizosphère, les gens ont tendance à penser que la diversité des micro-organismes sera plus grande. Cette réflexion a été remise en cause par Aragno dans Satyanrayana et Johri (2005), et peut s'expliquer par plusieurs phénomènes répertoriés par Gobat *et al.* (2010) ; à savoir :

1. Certains microorganismes à croissance rapide dominant, conférant à la rhizosphère des caractéristiques « sélectives », bénéficiant ainsi à des populations spécifiques par des apports nutritionnels particulièrement absorbables. Par rapport à d'autres dans la même communauté.
2. Les racines produisent des signaux dans la rhizosphère, qui peuvent avoir un effet négatif ou positif sur la communauté microbienne, jouant ainsi un rôle « sélectif », de sorte que certaines populations d'une même communauté sont meilleures que d'autres.
3. La capacité des bactéries à se fixer à la surface de la racine ou à pénétrer dans le tissu racinaire.
4. Prédation de certaines populations microbiennes par les protozoaires et les microarthropodes
5. Le « quorum sensing » consiste à produire une concentration spécifique d'un composé spécifique pour induire l'expression de certains de ses gènes.
6. La compétence rhizosphérique, c'est-à-dire la capacité des bactéries à se combiner préférentiellement avec la rhizosphère des plantes.

III.3.3. Interactions plantes-microorganismes

La plante est en constante interaction avec les micro-organismes (bactéries, champignons, etc.) tant au niveau de sa partie aérienne (phyllosphère) que de sa partie racinaire (rhizosphère).

Les interactions plantes-microbes peuvent être divisées en trois grandes catégories : positives (interactions symbiotiques), négatives (lorsque le microorganisme colonisateur est phytopathogène) et interactions neutres (sans effets notables l'un sur l'autre).

Parmi les interactions bénéfiques, on peut citer les symbiotes fixateurs d'azote, les interactions avec les bactéries promotrices de croissance (PGPR : Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) et les champignons mycorrhiziens.

III.3.3.1. Exemple des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

Plusieurs bactéries de la rhizosphère appelées « rhizobactéries » ont montré une capacité d'améliorer la croissance de la plante (Benaïssa, 2019). Ces dernières peuvent avoir des effets bénéfiques sur la croissance de la plante et sont nommées « rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes » (Plant Growth Promoting Rhizobacteria : PGPR) (Kloepper et al., 1989), expression employée pour la première fois par Kloepper et Schroth (1978) spécifiquement pour les souches de *Pseudomonas fluorescens*.

Les bactéries rhizosphériques phyto-bénéfiques peuvent se lier aux plantes par le biais d'une relation **i**. Symbiotique par la formation de structures ou de nodules spécialisés sur les racines des plantes hôtes (ex : *Rhizobium*-légumineuses) et **ii**. Les saprophytes libres, celles qui vivent en liberté dans le sol ; ces dernières se trouvent souvent à proximité, sur ou même à l'intérieur des racines des plantes (Kloepper et al., 1989). Enfin, **iii**. Les rhizobactéries non symbiotiques ayant une forte capacité de colonisation des racines de façon intense (Hallmann et al., 1997).

Ces rhizobactéries peuvent stimuler directement la croissance des plantes en augmentant le prélèvement des éléments nutritifs du sol tels que la fixation d'azote atmosphérique, la solubilisation de minéraux comme le phosphore et le potassium, la production de sidérophores et d'enzymes, en induisant et produisant des régulateurs de croissance végétale et en activant les mécanismes de résistance induite chez les végétaux (Figures 10 et 11). Elles stimulent indirectement la croissance des végétaux par leur effet antagoniste sur la microflore qui leur est néfaste, en transformant les métabolites toxiques et par la production d'antibiotiques ou de cyanure d'hydrogène, la compétition pour les nutriments, la production d'enzymes extracellulaires (Beauchamp, 1993 ; Glick, 1995). Certains genres sont bien connus tels que : *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Rhizobium* et *Serratia* (Fernando et al., 2005). D'un autre

point de vue, Bashan et Holguin (1998) ont suggéré que les bactéries ayant à la fois des effets PGP (Plant Growth Promote) et protecteurs peuvent être reclassées dans une seule catégorie : Biocontrôle des bactéries favorisant la croissance des plantes (Biocontrôle BFCP).

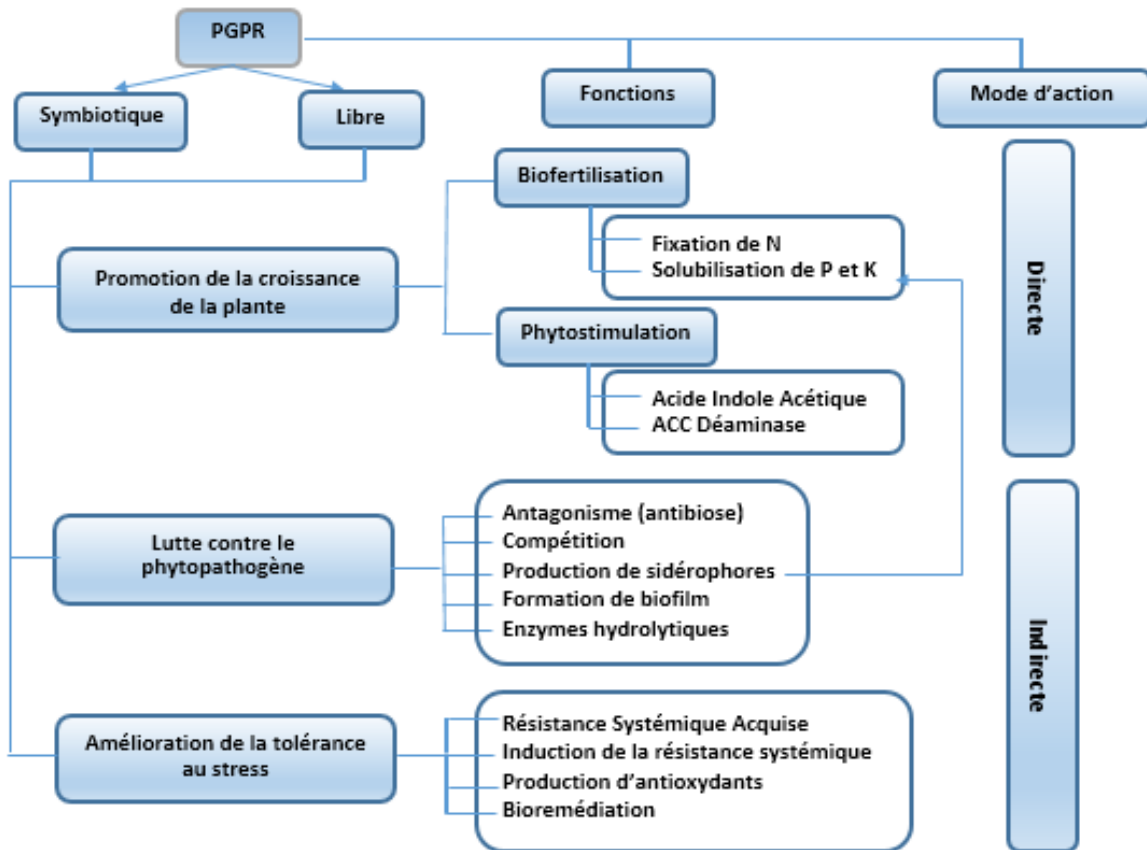


Figure 10. Diagramme schématique représentant les formes, fonctions et modes d'action des PGPR (Benaïssa, 2020).

La diversité des espèces de rhizobactéries classées comme PGPR dépendent de la variété des plantes qui les abritent et de leurs différents mécanismes d'action ainsi qu'aux technologies d'identification. Par conséquent, les PGPR incluent des taxons bactériens très divers (Kloepper, 1992) tels que des espèces appartenant aux genres de *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Alcaligenes*, *Arthobacter*, *Burkholderia*, *Pantoea*, *Bacillus*, *Serratia* et *Rhizobium* qui ont montré une capacité d'améliorer la croissance de la plante (Kloepper and Beauchamp, 1992 ; Glick, 1995 ; Fernando *et al.*, 2005).

III.3.3.1.2. Rôle des PGPR dans la protection des plantes (biocontrôle)

« La lutte biologique, aussi appelée biocontrôle ou contrôle biologique, implique l'exploitation délibérée des capacités biologiques (mécanismes d'action et/ou interactions naturelles) d'une espèce bénéfique pour réduire le développement d'une autre espèce pathogène » (Benaïssa, 2023). Plusieurs mécanismes sont mis en œuvre par ces PGPR ; à savoir : antibiose, antagonisme, compétition, production d'enzymes lytiques, formation de biofilm et induction de résistance systémique chez la plante.

En effet, plusieurs bactéries peuvent produire une série d'enzymes lytiques tels que : chitinase, glucanase, lipase et protéase (Van Nieuwenhove *et al.*, 2000) et de substances antimicrobiennes pour réduire la croissance des phytopathogènes (Tableau 4).

Tableau 4. Quelques exemples de souches PGPR dotées d'activité antimicrobienne (Benaïssa, 2023)

Souches de PGPR	Rhizosphère de la plante	Microorganismes cible	Plante affectée	Maladie de la plante	Activité	Reference
<i>Bacillus subtilis</i> <i>Pseudomonas chlororaphis</i>	<i>Phyllanthus amarus</i>	<i>Corynespora cassiicola</i>	<i>Phyllanthus amarus</i>	Stem blight	Antifongique	Mathiyazhagan et al. (2004)
<i>Serratia sp.</i>	<i>ginseng</i>	<i>Cucumber Mosaic Virus</i>	<i>Nicotiana tabacum</i> cv	Cucumber Mosaic	Antivirale	Ipper et al. (2008)
<i>Serratia marcescens</i>	<i>Cicer arietinum</i> L.	<i>Phytophthora nicotianae</i>	<i>betel vine</i>	foot and root rot	antifongique	Lavana et al. (2006)
<i>undisclosed</i>	<i>Phytolacca americana</i>	<i>Tobacco mosaic virus</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	tobacco mosaic	Antivirale	Smirnov et al. (1997)
<i>Bacillus species</i>	<i>Cotton</i>	<i>Tobacco streak virus</i>	<i>cotton</i>	tobacco streak	Antivirale	Vinodkumar et al. (2018)
<i>Serratia marcescens</i>	<i>tobacco</i>	<i>Tobacco mosaic virus</i>	<i>tobacco</i>	tobacco mosaic	Antivirale	Qin et al. (2019)
<i>Azotobacter spp</i>	<i>Wheat</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Wheat</i>	Root infection	Antifongique	Fatima et al. (2009)

<i>Azospirillum</i> <i>spp</i>						
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Rice	<i>Pythium</i>	<i>Arugula</i>	Root infection	Antifongique	Ali et al. (2020)
<i>Bacillus subtilis</i>	Maize					
<i>Bacillus strains</i>	Tomato	<i>Erwinia carotovora</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> ; <i>Rhizoctonia solani</i> ; <i>Botrytis cinerea</i> ; <i>Verticillium dahliae</i> and <i>Phytophthora infestans</i> .	Tomato	Tomato disease	Antibacterien ne antifongique	Zhou et al. (2021)
<i>Burkholderia cepacia</i>	Not mentioned	<i>Fusarium oxysporum</i> and <i>F. culmorum</i>	Potato	Potato dry root	Antifongique	Recep et al. (2009)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas putida</i>	Tomato	<i>Fusarium oxysporum</i>	Tomato	Wilt	Antifongique	Lamia et al. (2017)

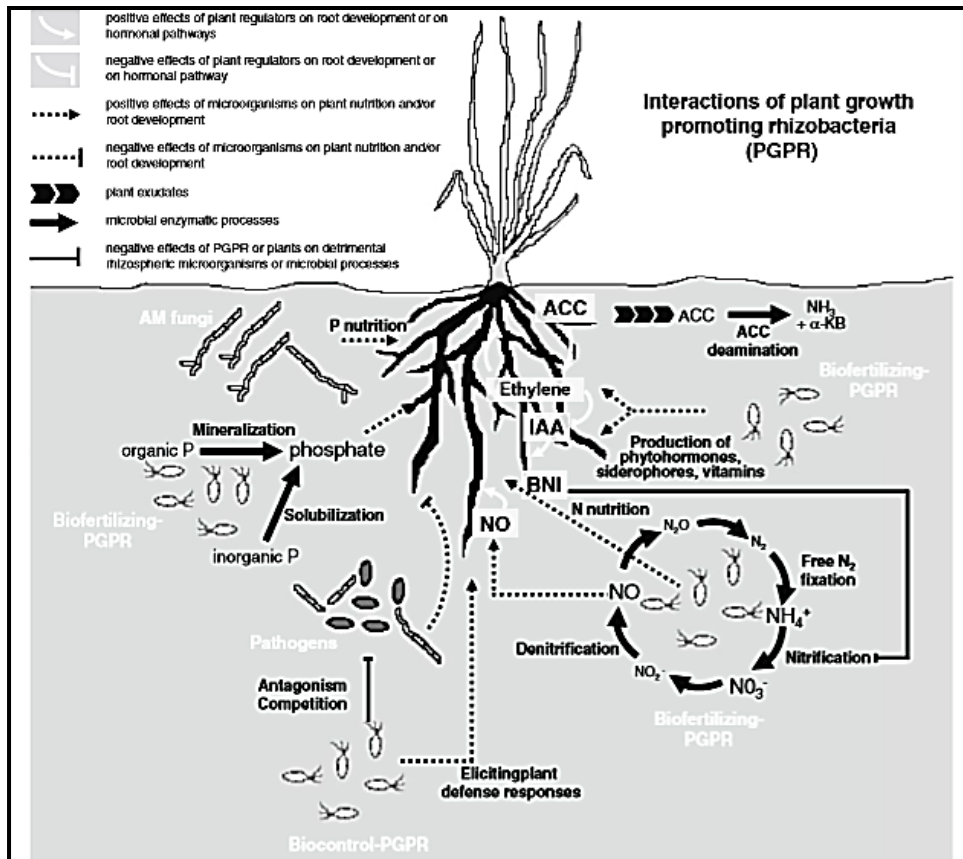


Figure 11. Mécanismes de promotion de la croissance des plantes (effets positifs et négatifs) associés aux microorganismes du sol et de la rhizosphère (PGPR) (Richardson et al., 2009). Les biofertilisants-PGPR et les champignons mycorhiziens arbusculaires (AM) stimulent la nutrition des plantes en augmentant directement l'apport de nutriments aux plantes (par exemple par fixation de l'azote, solubilisation et/ou minéralisation du P, production de vitamines et de sidérophores) ou en augmentant l'accès des plantes aux nutriments grâce à l'augmentation du volume des racines. La promotion de la croissance racinaire est liée à la capacité du PGPR à produire des phytohormones (p. ex. IAA, éthylène) ou par des influences directes sur les niveaux d'hormones végétales (p. ex. désamination du précurseur de l'ACC à l'éthylène végétal). Biocontrol-PGPR améliore la santé des plantes en inhibant la croissance des pathogènes des plantes ou en suscitant des réactions de défense des plantes.

III.3.3.2. Exemple des champignons mycorhiziens

La mycorhize (du grec « mukês » : champignon et « rhiza » : racine) est l'association symbiotique d'un champignon avec les racines d'une plante. En effet, le champignon colonise la racine et l'entoure d'un épais tissu de filaments (appelé le mycélium), la morphologie racinaire est ainsi modifiée (Egli and Brunner, 2002).

Les champignons les plus abondants dans les sols cultivés sont les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) (Figure 12). Ils constituent 5 à 50 % de la biomasse microbienne du sol (Olsson *et al.*, 1999). La fonction de la symbiose mycorhizienne repose sur l'échange mutuel entre les racines des plantes et certains champignons du sol. Certaines espèces végétales croient dépendamment de cette symbiote fongique (Gobat *et al.*, 2003).

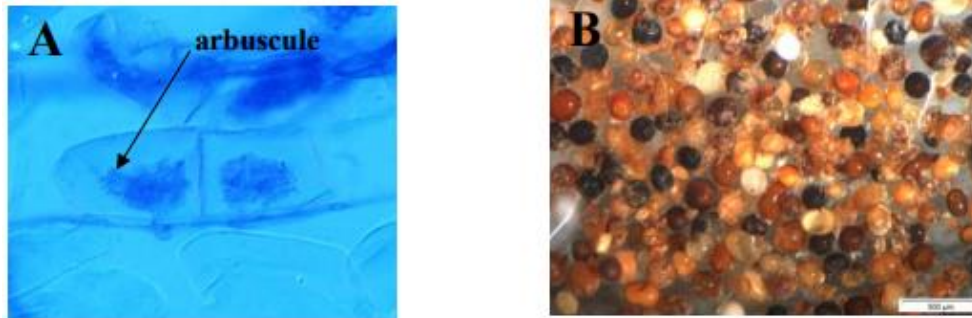


Figure 12. Mycorhize à arbuscules. A : arbuscules. B : spores (Duponnois *et al.*, 2013)

En effet, les plantes synthétisent des composés carbonés essentiels au métabolisme des champignons (Duponnois *et al.*, 2012) et en échange, (i) les champignons offrent à la plante des éléments nutritifs comme l'azote et le phosphore prélevés du sol (Egli and Brunner, 2002), (ii) améliorent le statut hydrique de la plante hôte (Figure 13) et (iii) la nutrition minérale en augmentant le volume de sol attendu et en produisant des enzymes extracellulaires capables de libérer du phosphore de la matière organique ou inorganique du sol (Gobat *et al.*, 2003). En effet, le rôle majeur des mycorhizes se situe dans la mobilisation d'éléments nutritifs très peu mobiles dans le sol, principalement le phosphore (Duponnois *et al.*, 2005).



Figure 13. Les hyphes d'un champignon mycorhizien se répandent largement dans le sol et augmentent ainsi la surface d'absorption d'eau et d'éléments nutritifs. Ces derniers sont transportés directement aux mycorhizes par la voie des rhizomorphes (cordon composé d'hyphes mycorhiziens) (Egli and Brunner, 2002)

L'établissement de la symbiose mycorhizienne conduit à une modification structurale et physiologique de la racine de la plante caractérisée sur le plan qualitatif et quantitatif des exsudats racinaires (Duponnois *et al.*, 2012).

En plus du phosphore, l'acquisition des nutriments inorganiques par les symbiotes fongiques implique également d'autres macro-éléments (N, K, Mg, Na, S) et micro-éléments (B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si, Zn) présents dans le sol (Smith and Read, 2008). Il a également été montré que l'association mycorhizienne peut jouer un rôle important dans la décomposition et la minéralisation de la matière organique végétale et la mobilisation des nutriments de manière bénéfique pour la plante hôte (Gobat *et al.*, 2003). De plus, l'établissement de la symbiose permet également de favoriser l'agrégation des particules du sol et donc d'améliorer la structure du sol (Duponnois *et al.*, 2012).

CHAPITRE IV :
INTERACTION MICROORGANISMES-MILIEUX SOUTERRAINS



**CHAPITRE IV :
INTERACTION MICROORGANISMES-MILIEUX SOUTERRAINS**

IV.1. Description de l'habitat souterrain

Le souterrain est un habitat situé au-dessous de 8 mètres des habitats terrestres et en dessous de 10 cm des sédiments marins. Il est considéré comme le plus gros habitat colonisable sur le globe, composé généralement de roches magmatiques (basaltes, granites) et de roches sédimentaires (les argiles par exemple). Plus la profondeur augmente et plus la température et la pression y croissent. Cependant, la colonisation de la lithosphère ne s'étend pas en dessous de 4 km où la température atteint 125° C, qui avoisine la température limite de la vie procaryotique (Whitman *et al.*, 1998).

IV.2. Ecologie et adaptation des communautés microbiennes

Les recherches menées par les microbiologistes dans le milieu souterrain ont partiellement confirmé l'hypothèse de Gold (1992). D'une part, la pression de croissance optimale des souches thermophiles isolées en profondeur est supérieure à la pression à la récolte (ce qui indique une origine plus profonde). En revanche, le même type de procaryotes a été trouvé dans des milieux très éloignés géographiquement mais proches de la lithosphère (réservoirs et cheminées hydrothermales). Enfin, des échantillons prélevés dans des sédiments d'eau profonde ont montré l'existence de microorganismes jusqu'à la profondeur de 750 mètres est encore élevée ($1,8 \cdot 10^6$ bactéries/g) (Corre, 2000).

De plus, des études sur les aquifères basaltiques profonds par des méthodes moléculaires et des méthodes de culture classiques indiquent l'existence de microorganismes à métabolisme anaérobie (Bactéries Sulfato-Réductrices, méthanogènes et homoacétogènes) (Kotelnikova et Pedersen, 1997 ; Kotelnikova *et al.*, 1998, Motamedi et Pedersen, 1998) ou thermophiles (Szewzyk *et al.*, 1994 ; Boone *et al.*, 1995). Par conséquent, H₂ ne provient pas de la décomposition anoxique de la matière organique, mais de la réaction de l'eau sur le basalte, il peut donc être utilisé comme donneur d'électrons, et le CO₂ ou SO₄²⁻ présent dans celui-ci peut être utilisé comme accepteur pour intervenir (Figure 14, Tableau 5).

La physiologie des microorganismes et leur métabolisme doivent s'adapter à ces conditions environnementales. Cependant, la stratégie d'adaptation de la communauté microbienne souterraine la plus étudiée (dans le cas des sédiments) correspond à des modifications de la composition des membranes cellulaires sous l'influence de la pression ou de la température (Magnabosco *et al.*, 2019).

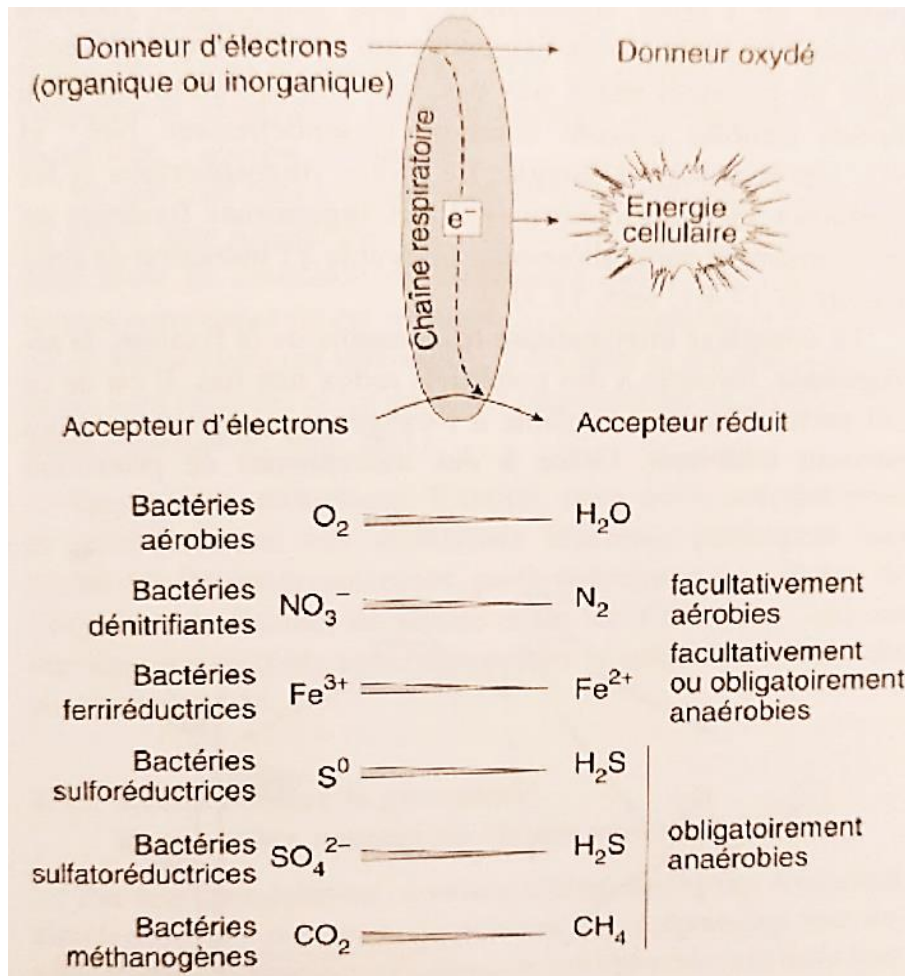


Figure 14. Diagramme simplifié des respirations aérobie et anaérobie (Gobat *et al.*, 2010)

Par ailleurs, dans un environnement profond, le taux d'oxygène est bas et n'est pas donc utilisé comme accepteur d'électrons et les micro-organismes sont considérés dans ce cas de figure comme anaérobies. Cependant, il est connu que les accepteurs d'électrons externe les plus courants dans le milieu profond sont le sulfate (métabolisme de réduction des sulfates) et le dioxyde de carbone (méthanogenèse ou métabolisme de l'homoacétate) et le métabolisme de fermentation, si lors de la respiration, l'accepteur d'électrons provient du métabolisme cellulaire. Par conséquent, les micro-organismes qui peuvent se développer dans les environnements

profonds sont principalement des micro-organismes sulfato-réducteurs, des micro-organismes fermentaires, Archées méthanogènes et bactéries acétogènes (Haddad, 2021).

Tableau 5. Métabolismes communs dans les environnements profonds et réactions chimiques et enthalpie libre standard (ou énergie de Gibbs, ΔG°) associées (Orcutt et al., 2011 modifié par Lecoivre, 2020).

Métabolismes	Réactions	ΔG° (kJ/mol)
Respiration aérobie	$5\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$	-770
Sulfato-réduction	$2\text{CH}_2\text{O} + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow 2\text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{S}$	-98
Oxydation aérobie et anaérobie des sulfures	$\text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+$	-750
	$5\text{H}_2\text{S} + 8\text{NO}_3^- \rightarrow 5\text{SO}_4^{2-} + 4\text{N}_2 + 4\text{H}_2\text{O} + 2\text{H}^+$	-714
Dénitrification	$5\text{CH}_2\text{O} + 4\text{NO}_3^- \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{N}_2 + 4\text{HCO}_3^- + 3\text{H}_2\text{O}$	-463
Nitrification	$\text{NH}_4^+ + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$	-302
Oxydation anaérobie de l'ammonium	$\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	-345
Méthanogenèse acétoclastique	$\text{CH}_3\text{COOH} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$	-24
Méthanogenèse hydrogénotrophique	$4\text{H}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3\text{H}_2\text{O}$	-57
Oxydation aérobie du méthane	$\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	-859
Oxydation anaérobie du méthane	$\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$	-33
Homoacétogenèse	$4\text{H}_2 + 2\text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{COO}^- + \text{H}^+ + 2\text{H}_2\text{O}$	-90
Oxydation aérobie du dihydrogène	$2\text{H}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$	-263
Fermentation	$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2$	-181
Oxydation du Fe(II)	$4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + \text{H}^+ \rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$	-48
	$5\text{Fe}^{2+} + \text{NO}_3^- + 6\text{H}^+ \rightarrow 5\text{Fe}^{3+} + 3\text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2}\text{N}_2$	-44
Réduction des oxydes de Fe(III)	$\text{CH}_2\text{O} + 7\text{CO}_2 + 4\text{Fe}(\text{OH})_3 \rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 8\text{HCO}_3^- + 3\text{H}_2\text{O}$	-697
Réduction du MnO ₂	$\text{CH}_2\text{O} + 3\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + 2\text{MnO}_2 \rightarrow 2\text{Mn}^{2+} + 4\text{HCO}_3^-$	-557
Oxydation du Mn(II)	$\text{Mn}^{2+} + \text{O}_2 \rightarrow \text{MnO}_2$	-149
	$5\text{Mn}^{2+} + 2\text{NO}_3^- + 4\text{H}_2\text{O} \rightarrow 5\text{MnO}_2 + \text{N}_2 + 8\text{H}^+$	-79

IV.3. Sédiments

Les sédiments représentent les interfaces entre les milieux terrestres et aquatiques, entre des zones aérobies et anaérobies. Ils sont le siège d'importants processus biogéochimiques impliquant les principaux cycles de la matière (N, C, S, O). La disponibilité de ces différents constituants dans la couche de sédiments ainsi que les échanges de matières réalisés avec l'eau vont entraîner une forte zonation des micro-organismes présents dans les sédiments en fonction de leurs métabolismes et de leur préférendum (Pédro, 2007).

De manière générale, les sédiments ont une couche d'oxyde très fine, il existe donc une série de types de respiration microbienne (aérobie stricte, microaérobie, aérobie facultative et anaérobie stricte). Par conséquent, dans la première couche de sédiments, les microorganismes effectuent la respiration aérobie, puis plus en profondeur, les bactéries utilisent le nitrate (bactéries dénitrifiantes), le sulfate (bactéries réductrices de sulfate) ou le carbonate (bactéries méthanogènes) pour la respiration anaérobie (ou fermentation). Comme l'oxygène, la disponibilité de la matière organique déterminera la présence de microorganismes hétérotrophes et autotrophes chimiques, et le rayonnement lumineux à la surface du sédiment favorisera l'existence de microorganismes autotrophes photosynthétiques (Figure 15). Les recherches sur la flore souterraine permettent de suivre la dégradation de polluants tels que les hydrocarbures ou les solvants chlorés (Dojka *et al.*, 1998 ; Klier *et al.*, 1999). De plus, il est supposé que les microorganismes interagissent avec les roches au cours du processus de formation minérale (formation de silicates, carbonates ou début de sites de nucléation minérale) et du processus de dégradation (lixiviation) (Douglas and Beveridge, 1998).

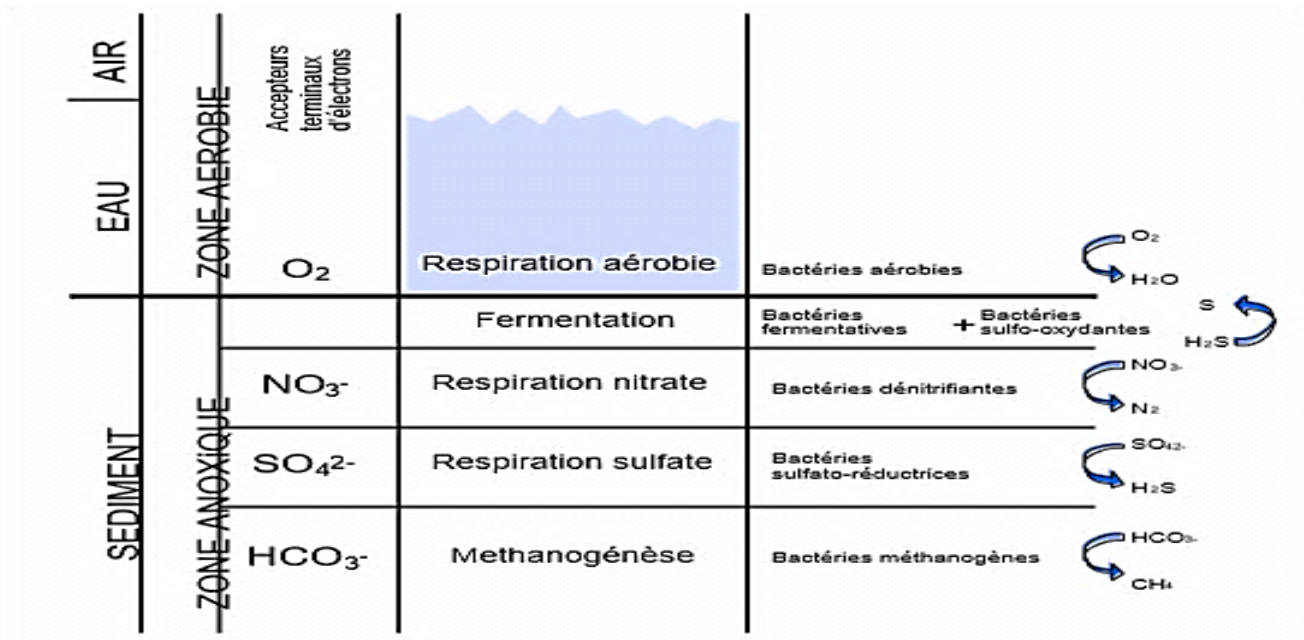


Figure 15. Représentation schématique des populations bactériennes dans les couches de sédiments (Marty *et al.*, 1988).

Dans les eaux souterraines, la biosynthèse autotrophe basée sur la chimolithotrophie en énergie lumineuse est lente. En l'absence de nutriments légers, la productivité de ces milieux est très faible (Gounot, 1994). Dans ces conditions aérobies ou anaérobies, les bactéries naturelles peuvent optimiser l'utilisation des ressources à faible énergie (Amblard *et al.*, 1998).

IV.3.1. Bactéries Sulfato-Réductrices « BSR »

Les microorganismes jouent un rôle majeur dans le cycle du soufre (Figure 16). En dehors de la réduction assimilatrice des sulfates (biosynthèse des acides aminés), les procaryotes sont responsables de toutes les biotransformations du cycle du soufre dans des conditions anaérobies (Schink, 1999). Dans les milieux sédimentaires et les systèmes hydrothermaux, les microorganismes vont réduire les sulfates sous forme de H_2S et le S^0 qui par la suite, sont oxydés par un certain nombre d'accepteurs d'électrons, y compris l'oxygène, le nitrate et les oxydes métalliques, par des processus abiotiques et microbiens (Amend *et al.*, 2004 ; Jørgensen and Nelson, 2004). De plus, la réduction des sulfates a un impact important dans la minéralisation de la matière organique (Bottinelli, 2008).

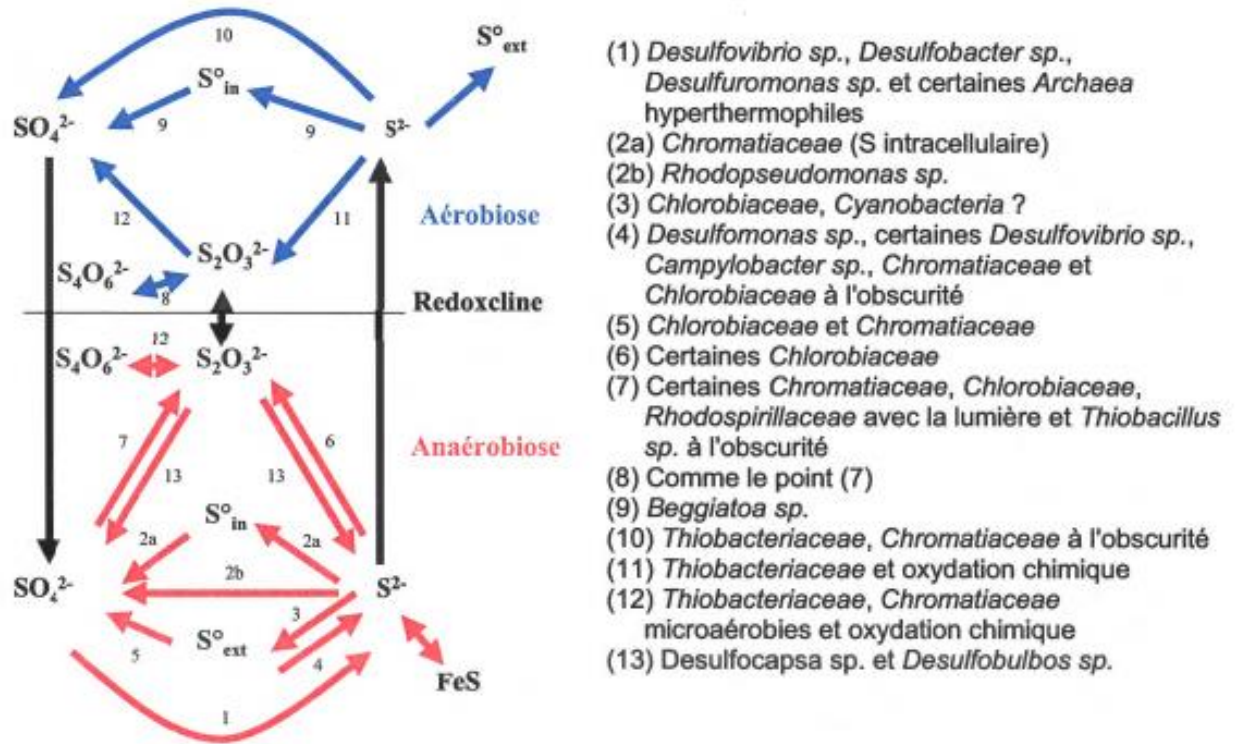


Figure 16. Cycle du soufre et organismes impliqués (Bottinelli, 2008).

Par ailleurs, les microorganismes sulfato-réducteurs représentent la grande majorité des microorganismes endogènes dans les réservoirs pétroliers (l'environnement souterrain où ils sont extraits). Ces organismes anaérobies stricts (appartenant au domaine des bactéries et des archées) ont la particularité d'utiliser les ions SO_4^{2-} sulfate comme accepteurs d'électrons dans l'oxydation de l'ATP (respiration sulfate, Figure 17). Les ions SO_4^{2-} sont réduits en soufre élémentaire (généralement des ions sulfure S_2) au cours de plusieurs étapes métaboliques. Lorsqu'ils sont libérés, ils réagissent avec les molécules H_2O dans des conditions acides pour produire du sulfure d'hydrogène H_2S , il y a donc une grande quantité de ce gaz dans le réservoir (Corre, 2000).

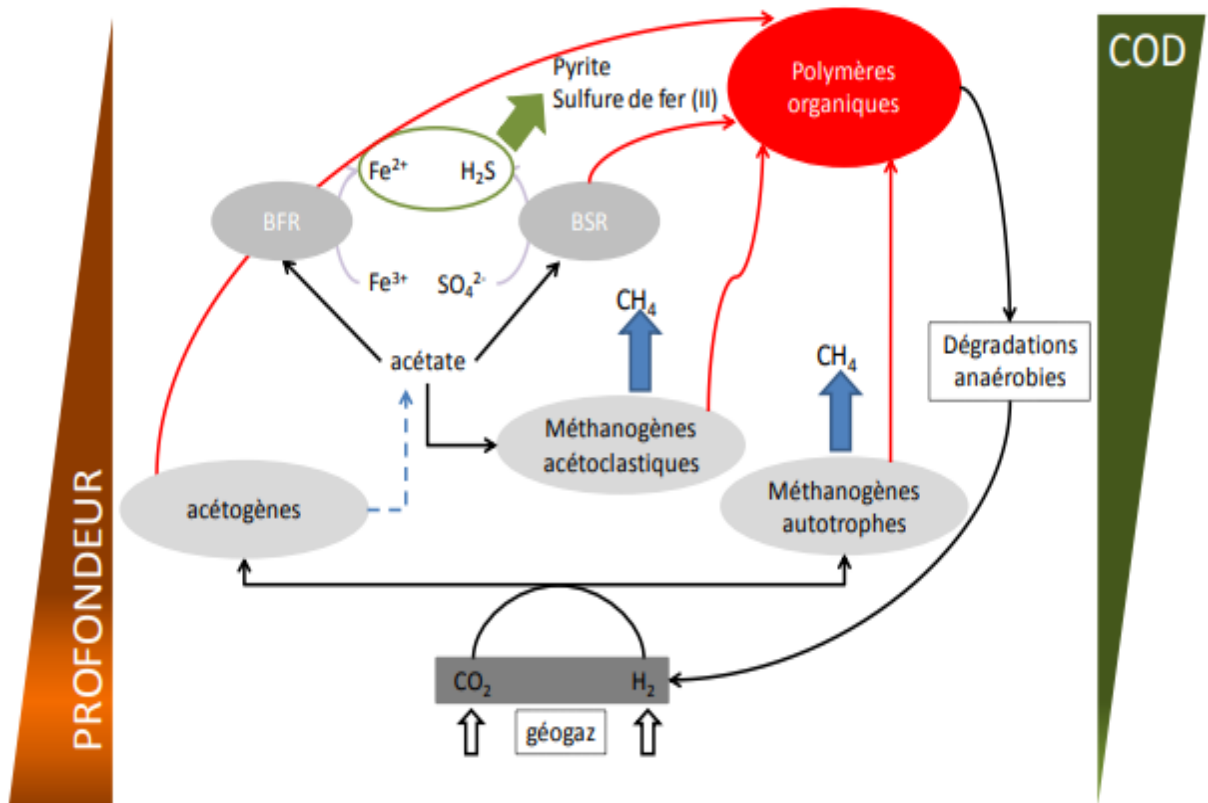


Figure 17. Représentation schématique du cycle de la matière organique au sein des aquifères granitiques profonds (Pedersen, 1997 in Barsotti, 2011). BSR : bactéries sulfato-réductrices, BFR : bactéries ferri-réductrices.

Par ailleurs, les BSR constituent le groupe majeur impliqué dans la biocorrosion dans les puits de pétrole. La corrosion provoque des dégâts considérables sur le matériel, en particulier sur les pipelines. Mais la dégradation des hydrocarbures par des microorganismes peut être aussi mise à profit dans le cas de catastrophes écologiques majeures telles que les marées noires ou la rupture de canalisations (Button *et al.*, 1992).

Tableau 6 : Propriétés morphologiques et physiologiques des genres des bactéries sulfata-réductrices (Widdel and Hansen, 1992).

Genre	Morphologie	Température optimale (°C)	Desulfonitrate ^a	Oxydation des donneurs d'électrons organiques ^b	Donneurs d'électrons ^c									
					H ₂	Acétate	Propionate	Acide gras	Éthanol	Lactate	Succinate, fumarate, malate	Fructose et glucose	Substitut du Phényl acides organiques	Autres
EUBACTERIA														
Desulfovibrio	Vibron	30-38	+	I	+	-	-	-	+	+	+/-	+/-	-	Méthanol, glycérol, glycine, alanine, choline, furalate
Desulfomicrobium	Ovale ou bâtonnet	28-37	-	I	+	-	-	-	+/-	+	+	-	-	-
Desulfobulbus	Ovale	28-39	-	I	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-
Desulfobacter	Ovale ou vibron	28-32	-	Cac	+/-	+	-	-	+/-	-	-	-	-	-
Desulfobacterium	Ovale	20-35	-	Co	+/-	(+)	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-	-	+/-	Méthanol, glutarate, glutamate, phénol, aniline, nicotinate, indole.
Desulfococcus	Sphérique	28-35	+	Co	-	(+)	+	+	+	+	-	-	+	Acétone
Desulfosarcina	Ovale (forme des agrégats)	33	-	Co	+	(*)	+	+	+	+	+/-	-	+	-
Desulfomonile	Bâtonnet	37	+	C	+	^d	ND	ND	-	-	-	-	+	3- ou 4-ansate
Desulfonema	Filament multicellulaire	30-32	+/-	C	+/-	(*)	+	+	-	+/-	+	-	+/-	-
Desulfobotulus	Vibron	34	-	I	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
Desulfocaulus	Vibron	35-39	-	Co	-	(*)	(*)	+	-	-	-	-	-	-
Desulfotomaculum	Bâtonnet droit ou ronde	30-38 50-65	-	I ou Co	+/-	+/-	+/-	+/-	+	+/-	+/-	+/-	+/-	Méthanol, alanine.
Thermodesulfo-bacterium	Bâtonnet	65-70	-	I	+	-	-	-	-	+	-	-	ND	-
ARCHAEBACTERIA														
Archaeoglobus	Sphérique	82-83	-	Co	+	-	ND	ND	ND	+	ND	+	ND	Amide, peptides.

Légende:

(a) +, présent; +/-, présent ou non présent; -, non présent.

(b) C, oxydation complète en CO₂ par une voie métabolique inconnue; Cac, oxydation complète par le cycle de l'acide citrique; Co, oxydation complète par la voie du carbone monoxyde déhydrogénase/C; I, oxydation incomplète en acétate.

(c) +, utilisé; (+), faiblement utilisé; +/-, utilisé ou non utilisé; (+/-), faiblement ou non utilisé; - non utilisé; ND, non déterminé.

(d) Utilisé avec thiosulfate comme donneur des électrons.

IV.3.2. Archaea méthanogènes

Certains microorganismes sont capables d'utiliser des accepteurs d'électrons inorganiques autres que l'oxygène (à l'exception de la respiration aérobie), comme le nitrate (NO₃⁻), le fer (III), le sulfate (SO₄⁻) ou le dioxyde de carbone (CO₂). Ce processus redox est appelé respiration anaérobie.

Après la réduction des sulfates, le deuxième processus de respiration anaérobie est causé par un groupe de microorganismes anaérobies obligatoires qui utilisent le CO₂ ou le carbonate comme accepteur d'électrons final pour la production de méthane (Bottinelli, 2008). Ces microorganismes sont appelés *archées méthanogènes* et leur réponse est de produire des méthanogènes. Les microorganismes méthanogènes appartiennent uniquement au domaine des

archées (Tableau 7). Ce sont des microorganismes strictement anaérobies qui génèrent de l'énergie en oxydant l'H₂ tout en produisant du méthane (CH₄) pour réduire le CO₂. La production de méthane n'a été décrite que récemment dans les champs pétrolifères. Il est généralement associé à des puits riches en sel. Jusqu'à présent, seules des souches modérément mésophiles ou thermophiles ont été isolées des réservoirs de pétrole. Parmi les souches méthanogènes isolées du milieu pétrolier, nous avons trouvé que les microorganismes appartiennent à l'ordre Methanobacter, Methanococcus, Methanobacteria, Methanosarcina (Corre, 2000).

Tableau 7 : Classification taxonomique des méthanogènes (Garrity and Holt, 2001).

Domaine Archaea	Genre I. <i>Methanomicrobium</i>
Phylum Euryarchaeota	Genre II. <i>Methanoculleus</i>
Classe I. <i>Methanobacteria</i>	Genre III. <i>Methanofollis</i>
Ordre I. <i>Methanobacteriales</i>	Genre IV. <i>Methanogenium</i>
Famille I. <i>Methanobacteriaceae</i>	Genre V. <i>Methanolacinia</i>
Genre I. <i>Methanobacterium</i>	Genre VI. <i>Methanoplanus</i>
Genre II. <i>Methanobrevibacter</i>	Famille II. <i>Methanocorpusculaceae</i>
Genre III. <i>Methanosphaera</i>	Genre I. <i>Methanocorpusculum</i>
Genre IV. <i>Methanothermobacter</i>	Famille III. <i>Methanospirillaceae</i>
Famille II. <i>Methanothermaceae</i>	Genre I. <i>Methanospirillum</i>
Genre I. <i>Methanothermus</i>	Ordre III. <i>Methanosarcinales</i>
Classe II. <i>Methanococci</i>	Famille I. <i>Methanosarcinaceae</i>
Ordre I. <i>Methanococcales</i>	Genre I. <i>Methanosarcina</i>
Famille I. <i>Methanococcaceae</i>	Genre II. <i>Methanococcooides</i>
Genre I. <i>Methanococcus</i>	Genre III. <i>Methanohalobium</i>
Genre II. <i>Methanothermococcus</i>	Genre IV. <i>Methanohalophilus</i>
Famille II. <i>Methanocaldococcaceae</i>	Genre V. <i>Methanobolus</i>
Genre I. <i>Methanocaldococcus</i>	Genre VI. <i>Methanosalsum</i>
Genre II. <i>Methanoterris</i>	Famille II. <i>Methanosaelaceae</i>
Ordre II. <i>Methanomicrobiales</i>	Genre I. <i>Methanosaela</i>
Famille I. <i>Methanomicrobiaceae</i>	

D'autre part, les substrats les plus importants pour les archées méthanogènes sont l'hydrogène, le dioxyde de carbone, le formate et l'acétate. D'autres composés disponibles pour les Archaea méthanogènes sont le méthanol, la triméthylamine et le sulfure de diméthyle, mais des alcools tels que l'isopropanol, l'isobutanol, le cyclopentanol et l'éthanol peuvent également être convertis en méthane (Bottinelli, 2008).

IV.3.3. Microorganismes fermentaires

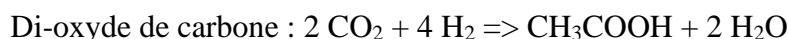
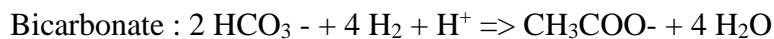
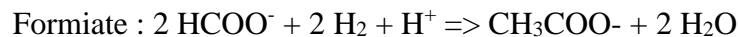
Les microorganismes fermentaires appartiennent au domaine des Archaea comme au domaine des Bacteria mésophiles, thermophiles ou hyperthermophiles hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils utilisent de la matière organique, comme les sucres ou les peptides, en tant que substrat énergétique en l'absence d'accepteur d'électron externe (Corre, 2000).

En effet, ces microorganismes sont capables de dégrader des substances par conversion de la matière organique en acétate, dioxyde de carbone CO₂, H₂ et acides gras volatils pour ensuite être utilisées par d'autres microorganismes (Haddad, 2021).

Les bactéries mésophiles sont le plus souvent des halophiles modérées anaérobies et appartiennent au genre *Haloanaerobium*. Les bactéries thermophiles appartiennent généralement à l'ordre des Thermotogales pour lequel on retrouve dans les gisements, les genres *Thermotoga*, *Geotoga* et *Petrotoga*. Des Archaea fermentaires ont, elles aussi, été identifiées au sein des gisements de pétrole (L'Haridon *et al.*, 1995). Elles appartiennent au genre *Thermococcus* et *Pyrococcus* (Corre, 2000).

IV.3.3. Bactéries acétogènes

L'acétogénèse est définie comme l'oxydation de substrats conduisant à la formation d'acétate et de dihydrogène à partir de molécules telles que les sucres, les alcools, les composés aromatiques, etc., ou le formiate (Rise, 2012 in Haddad, 2021), comme le montre les réactions suivantes :



La production d'acétone est souvent observée dans le sous-sol associé à d'autres métabolismes, comme la méthanogénèse ou la réduction des sulfates (Béline *et al.*, 2010 ; Cozannet, 2021). L'acétate est donc un composé intermédiaire entre les métabolismes des différents microorganismes de la communauté (Haddad, 2021).

CHAPITRE IV :
INTERCATION MICROORGANISMES-MILIEUX AQUATIQUES



CHAPITRE V : INTERACTION MICROORGANISMES-MILIEUX AQUATIQUES

V.1. Descriptions des habitats aquatiques

Les océans couvrent environ 70 % de la surface de la Terre (Figure 1). La profondeur moyenne de l'océan est de 4 000 mètres, atteignant 11 000 mètres dans les gorges des îles Mariannes (l'est de la mer des Philippines). Par ailleurs, les faisceaux lumineux peuvent pénétrer seulement des dizaines à des centaines de mètres (jusqu'à 300 mètres) dans l'eau, ce qui rend obscure la majeure partie de l'océan (Orcutt *et al.*, 2011).

D'autre part, les habitats aquatiques sont divisés en trois types aux propriétés physiques et chimiques différentes : l'eau douce (rivière, lac), l'eau de mer et l'estuaire qui forme une frontière physique entre l'eau douce et l'eau de mer. Ces changements affecteront fortement la disponibilité des nutriments et donc la répartition des communautés microbiennes.

V.2. Diversité des microorganismes aquatiques

V.2.1. Bactéries

De par leur abondance et la diversité de leur classification et de leurs fonctions, les microorganismes jouent un rôle important dans les flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes aquatiques. De ce fait, les techniques d'identification, de comptage et de mesure des activités métaboliques, notamment les progrès de la microscopie à épifluorescence et de la biologie moléculaire, ont permis d'entrevoir l'extraordinaire diversité des microorganismes aquatiques. Jusqu'à présent, leurs conditions de vie et leur abondance ont été largement sous-estimées. De plus, l'amélioration significative de la méthode de séparation permet de décrire la composition biochimique de la communauté *in situ* et de traiter le transfert de substances d'un point de vue qualitatif. Tous les résultats disponibles indiquent que la relation nutritionnelle entre les microorganismes forme un véritable réseau dans lequel le circuit microbien permet au moins partiellement de déplacer la production de microplancton vers des niveaux nutritionnels plus élevés (Amblard *et al.*, 1998). En termes de distribution et d'abondance, les bactéries sont les

deuxièmes éléments les plus abondants de la communauté microbienne aquatique après les virus (Anesio *et al.*, 2004).

Des techniques d'empreintes digitales qui génèrent des marqueurs visuels de la diversité microbienne à partir d'un gène d'intérêt sont des outils utiles pour comparer les communautés microbiennes dans différents échantillons (Figures 18, 19, 20 et 21). Par exemple, l'application du séquençage de fragments du gène de l'ARNr 16S dans des échantillons marins a documenté une biosphère rare d'espèces microbiennes peu fréquentes (Orcutt *et al.*, 2011).

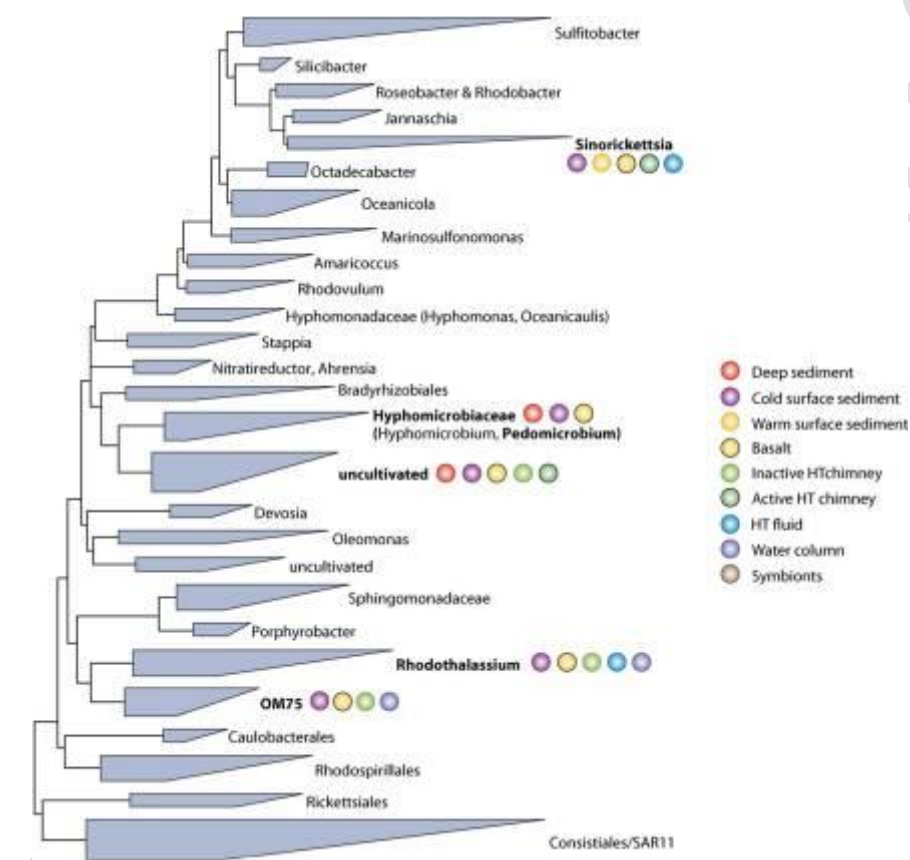


Figure 18. Arbre phylogénétique des groupes Alphaproteobacteria communément trouvés dans les habitats des océans sombres. Les groupes les plus communs sont indiqués par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt *et al.*, 2011).

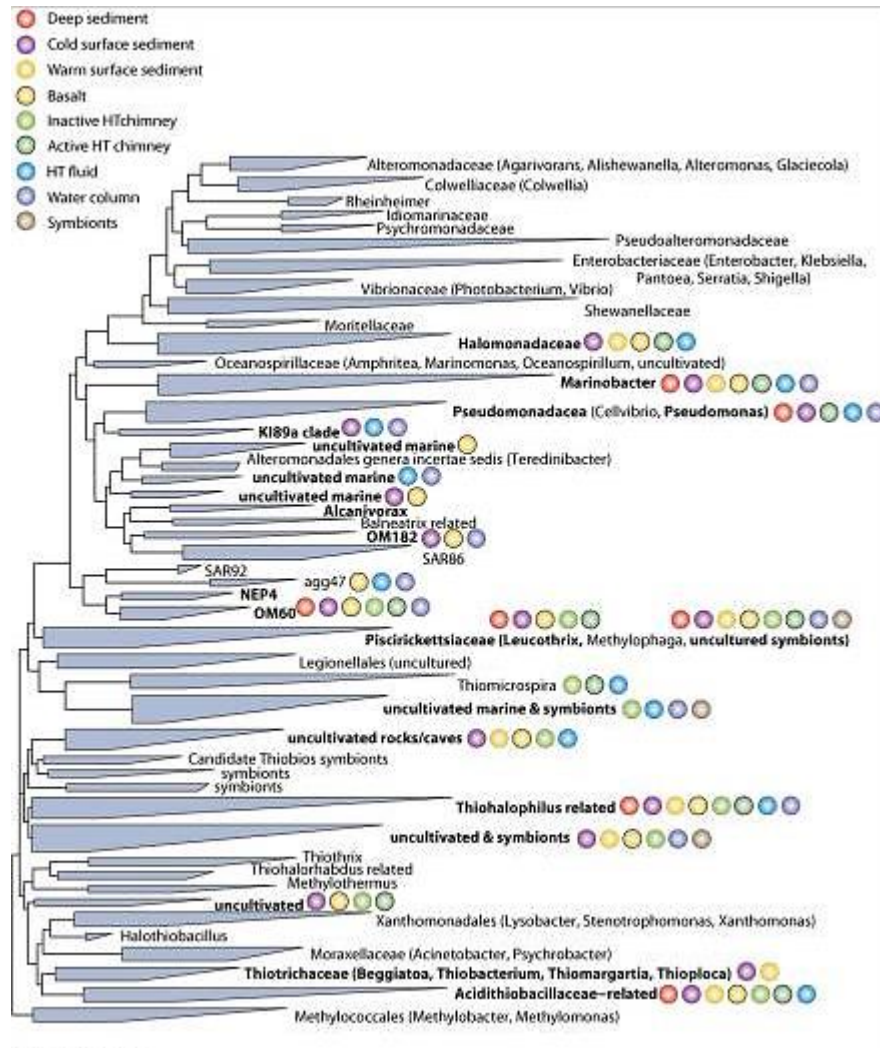


Figure 19. Arbre phylogénétique des groupes Gammaproteobacteria communément trouvés dans les habitats océaniques sombres. Les groupes les plus communs sont indiqués par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt et al., 2011).

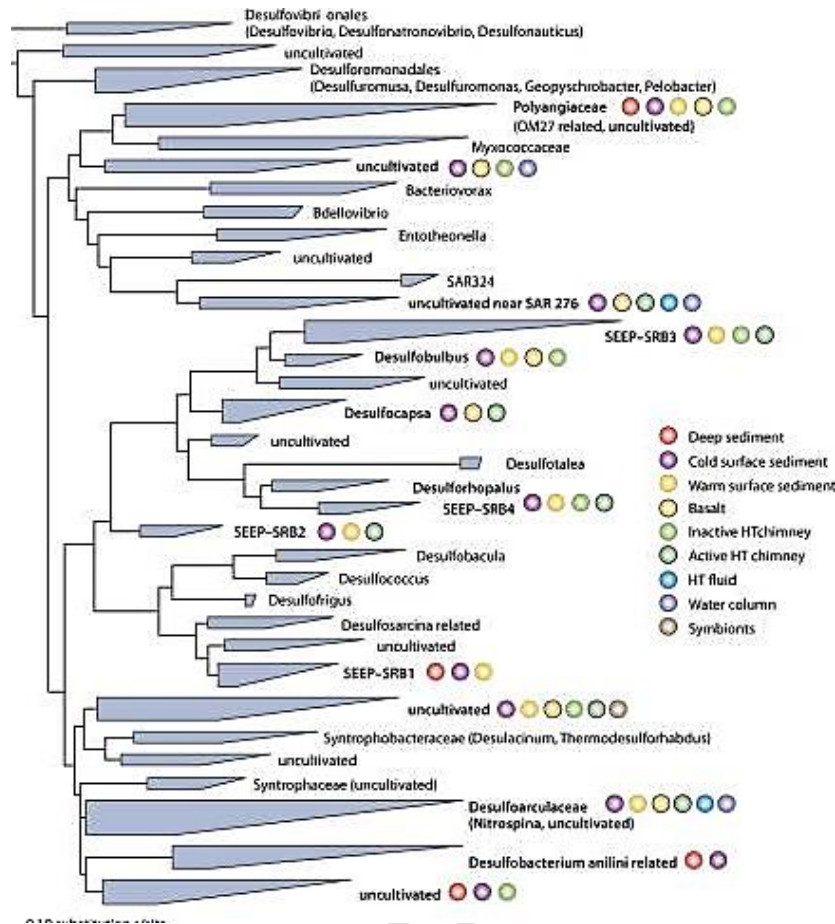


Figure 20. Arbre phylogénétique de Deltaproteobacteria groupes communément trouvés dans les habitats de l’océan sombre. Les groupes les plus communs sont indiqués avec le texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt et al., 2011).

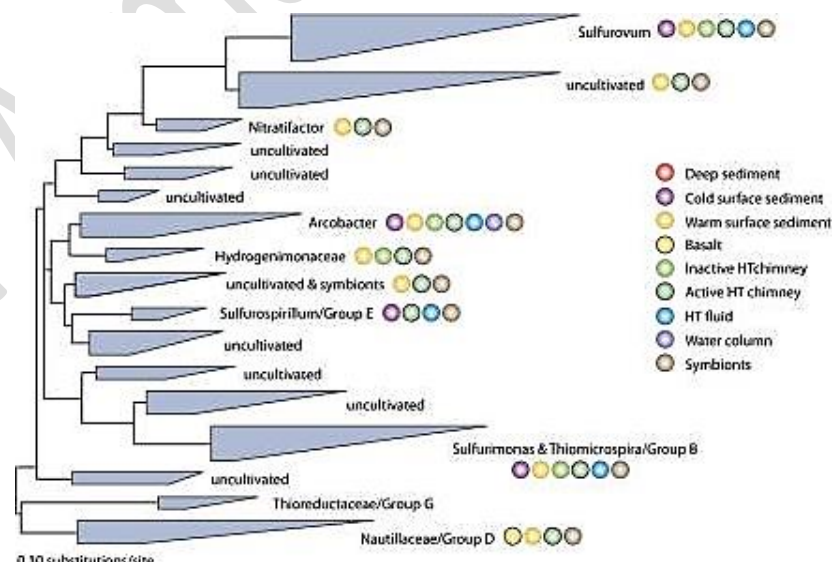


Figure 21. Arbre phylogénétique des groupes d’Epsilonproteobacteria que l’on trouve couramment dans les habitats océaniques sombres. Les groupes les plus courants sont indiqués en caractères gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt et al., 2011).

V.2.2. Archeae

Les archées marines jouent un rôle important dans le plancton microbien et contribuent de manière significative aux cycles biogéochimiques, cela suggère qu'elles pourraient être associées à des métabolismes ou des stratégies de vie distincts (Hugoni *et al.*, 2013). Les Archaea planctoniques marines ont été récemment reconnues comme étant les principaux moteurs de l'oxydation aérobie de l'ammoniac dans de nombreux écosystèmes aquatiques, ce qui suggère un rôle important dans le cycle de l'azote (Karner *et al.*, 2001 ; Francis *et al.*, 2007). Dans ces milieux, l'implication des Thaumarchaeota dans le processus d'oxydation de l'ammonium est avérée ; les Euryarchaeota étant principalement associées au processus de méthanogenèse (Hugoni *et al.*, 2013).

D'autre part, en 1992, à quelques mois d'intervalle, Fuhrman *et al.* (1992) et DeLong (1992), respectivement dans l'océan pacifique (Fuhrman) et les eaux côtières nord-américaines (DeLong) recueillies à une profondeur de 100 et 500 m, des séquences microbiennes ayant des liens étroits avec les Crenarchaeota et des séquences apparentées aux Euryarchaeota mais formant un clade bien distinct. Par ailleurs, des séquences apparentées aux Euryarchaeota et Crenarchaeota ont été retrouvées en océan profond (Figure 22).

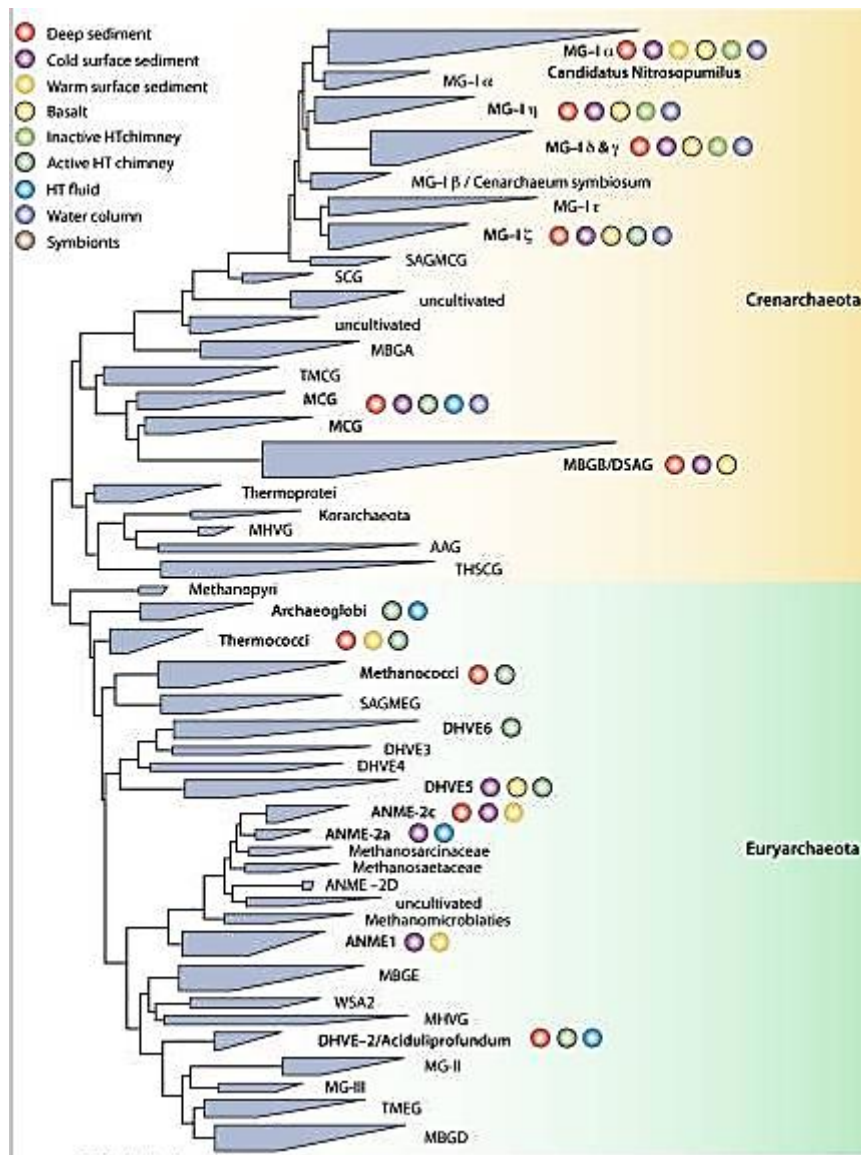


Figure 22. Arbre phylogénétique des groupes Archaea communément trouvés dans les habitats des océans profonds. Les groupes les plus communs sont indiqués par un texte en gras. Les symboles colorés indiquent quels habitats sont représentés dans les groupes communs (Orcutt et al., 2011).

IV.2.3. Virus

Les virus ont une forte influence sur l'abondance et la distribution des microorganismes dans la mer. De plus, les communautés virales dans différents habitats (eaux de mer/sédiments et régions océaniques profondes) présentent des schémas de distribution et des propriétés génomiques spécifiques à une niche, ils infectent des clades microbiens écologiquement importants, notamment Thaumarchaeota et *Oleibacter*. En particulier, les microbes et les virus de l'eau de mer des fonds marins semblent plus enclins à adopter un mode de vie lysogène (le

génomique microbienne inclut un génome viral), en d'autre terme, les virus infectent des hôtes tels que les bactéries et les archées (Figure 23) en comparaison avec les microbes et les virus de la couche supérieure de l'océan (Jian *et al.*, 2021). Bien que le mécanisme par lequel les virus influencent l'adaptation phénotypique soit incertain, il est nécessaire de déterminer si le degré d'interaction lysogène virus-hôte est lié à la productivité de l'environnement ou au rapport relatif des autotrophes aux hétérotrophes (Orcutt *et al.*, 2011).

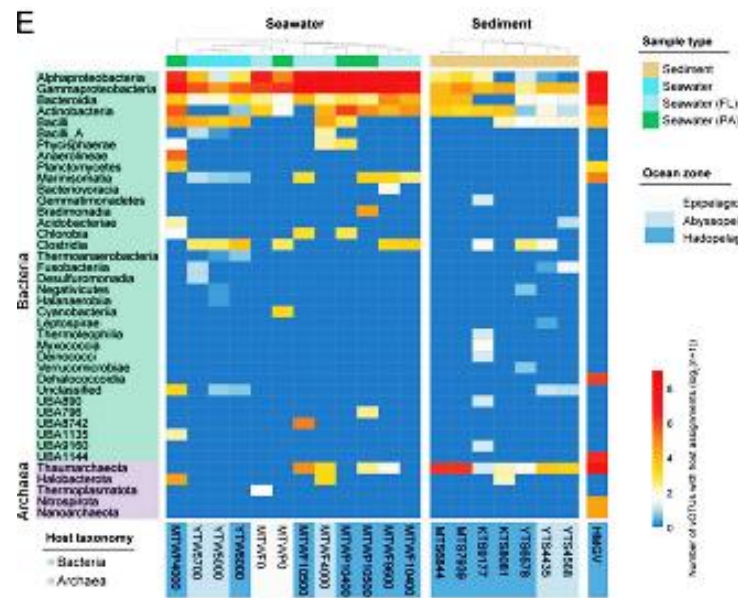


Figure 23. Distribution des hôtes bactériens et archéens prédits des virus dans les tranchées de l'océan Pacifique (Jian *et al.*, 2021).

IV.2.4. Microorganismes eucaryotiques

Plusieurs études ont été menées pour évaluer la diversité des eucaryotes microbiens dans le milieu marin profond, tels que les protozoaires (Chromalveolata), y compris les ciliés, les apicomplexes et les dinoflagellés (Orcutt *et al.*, 2011). Les sédiments hydrothermaux semblent contenir une grande variété d'eucaryotes microbiens, notamment Euglena, Echinocephalans, Bulbous, Apusozoa, Nematodes, Polychaeta et Prototheca, des champignons et des (Lopez-Garcia *et al.*, 2003).

Par ailleurs, des levures et des champignons ont décrits, associés aux tapis microbiens à oxyde de métal et les basaltes du mont sous-marin Vailulu'u (un mont sous-marin qui s'élève à 4 200 mètres au-dessus du plancher océanique et à 592 mètres sous le niveau de la mer, dans

les Samoa américaines) et peuvent donc jouer un rôle important dans le cycle des métaux dans cet environnement (Orcutt *et al.*, 2011).

V.3. Milieu aquatique marin

V.3.1. Description de l'habitat

Le milieu aquatique marin est considéré comme un environnement hostile en raison de la salinité (3,5% ou 0,6M NaCl), de la pression (1 atmosphère par 10 mètres ; on pense que 90% de l'océan correspond à une plus grande profondeur de 1000 mètres), de la température (90% de l'océan a une température inférieure à 5°C) (Corre, 2000). L'eau de mer, qui représente la majeure partie de l'eau de la terre, contient une concentration très constante de sels minéraux, principalement du chlorure (18,98 %), du sodium (10,56 %), diverses formes de sulfate (2,65 %), du magnésium (1,27 %), du calcium (0,4 %), du potassium (0,38 %) et des carbonates (0,14 %) (Cayol *et al.*, 2011).

Cet habitat comprend généralement deux zones principales : l'océan et la côte (Figure 24). L'océan est pauvre en matière organique (pauvre en nutriments), donc jusqu'à récemment, il était considéré comme un milieu pauvre pour les producteurs primaires, à moins que certains courants océaniques ne permettent aux nutriments des profondeurs de passer à la surface. Le littoral océanique est une zone riche en matière organique (eutrophisation), il y a donc d'abondants producteurs primaires, poissons et crustacés.

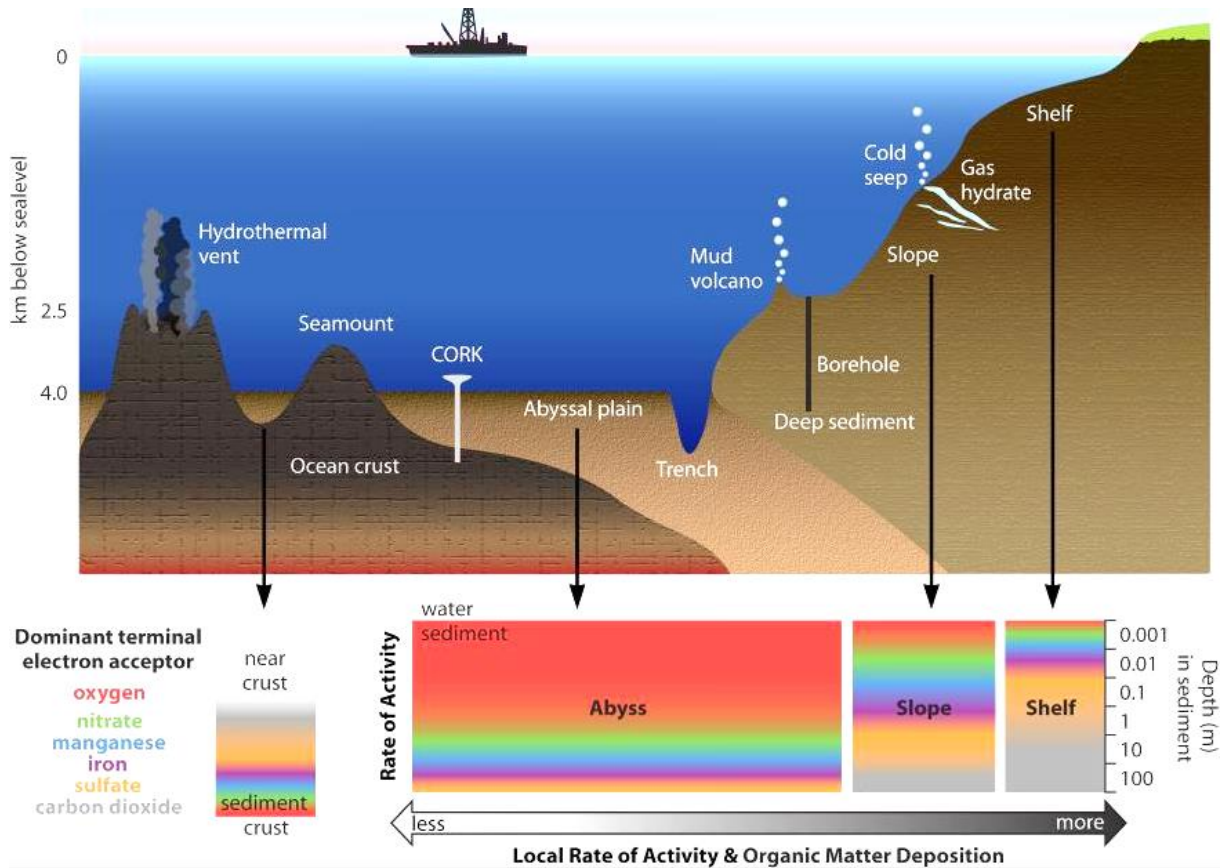


Figure 24. Schémas illustrant une coupe transversale stylisée d’habitats océaniques profonds et des représentations de la zonation biogéochimique des sédiments (en bas). Notez que le panneau supérieur n’est pas dessiné à l’échelle. Dans le panneau inférieur, les accepteurs d’électrons dominants dans les divers habitats de sédiments sont indiqués par la profondeur verticale dans les sédiments (notez l’échelle logarithmique de la profondeur des sédiments). La quantité relative de matière organique déposée dans chaque type de sédiment et l’échelle des taux métaboliques dans les sédiments sont indiquées par la barre d’échelle de gris, les nuances foncées indiquant des taux plus élevés (Jørgensen and Boetius, 2007 complété par Orcutt et al., 2011).

V.3.2. Microorganismes des fosses océaniques

Les fosses océaniques ou fosses sous-marines sont des dépressions profondes (milieu marin profond), plus ou moins longues et étroites, qui existent dans les zones de subduction. En plus de l’obscurité permanente et de la séquestration des voies photosynthétiques, comme moyen localisé de générer du nouveau carbone au niveau de la couche de base végétative, une autre caractéristique unificatrice commune aux milieux marins profonds est une pression relativement élevée (la pression augmente de 1 atmosphère tous les 10 m de profondeur d’eau).

La température depuis des masses d'eau profonde est relativement froides (certaines en dessous de 0°C) jusqu'à des cheminées hydrothermales chaudes (jusqu'à 400°C à certains endroits) (Orcutt *et al.*, 2011).

Bien que l'on ait longtemps cru que la régulation des communautés bactériennes était essentiellement liée à la disponibilité ou à la qualité des substrats organiques, il a été démontré que la limitation des nutriments minéraux, la prédation des protistes phagocytaires, et la lyse du zooplancton épizoïque et des virus, sont tout aussi des facteurs qui peuvent perturber significativement ce contrôle (Amblard *et al.*, 1998). De plus, de nombreux travaux dans des conditions expérimentales ont montré la consommation de 10 à 250 bactéries par protozoaire par heure (Fenchel, 1982). En fait, la prédation empêche l'accumulation de cellules sénescents, maintient l'abondance bactérienne à un niveau qui ne limite pas les ressources et augmente la disponibilité des nutriments minéraux et des composés organiques dissouts (COD) (Porter *et al.*, 1985, Figure 25). En effet et à titre d'exemple, les recherches visant à déchiffrer l'activité microbienne dans les milieux marins profond, où elle est difficile à observer, ont changé fondamentalement la compréhension du rôle de ces organismes dans le système global de la Terre et ses cycles biogéochimiques (Orcutt *et al.*, 2011).

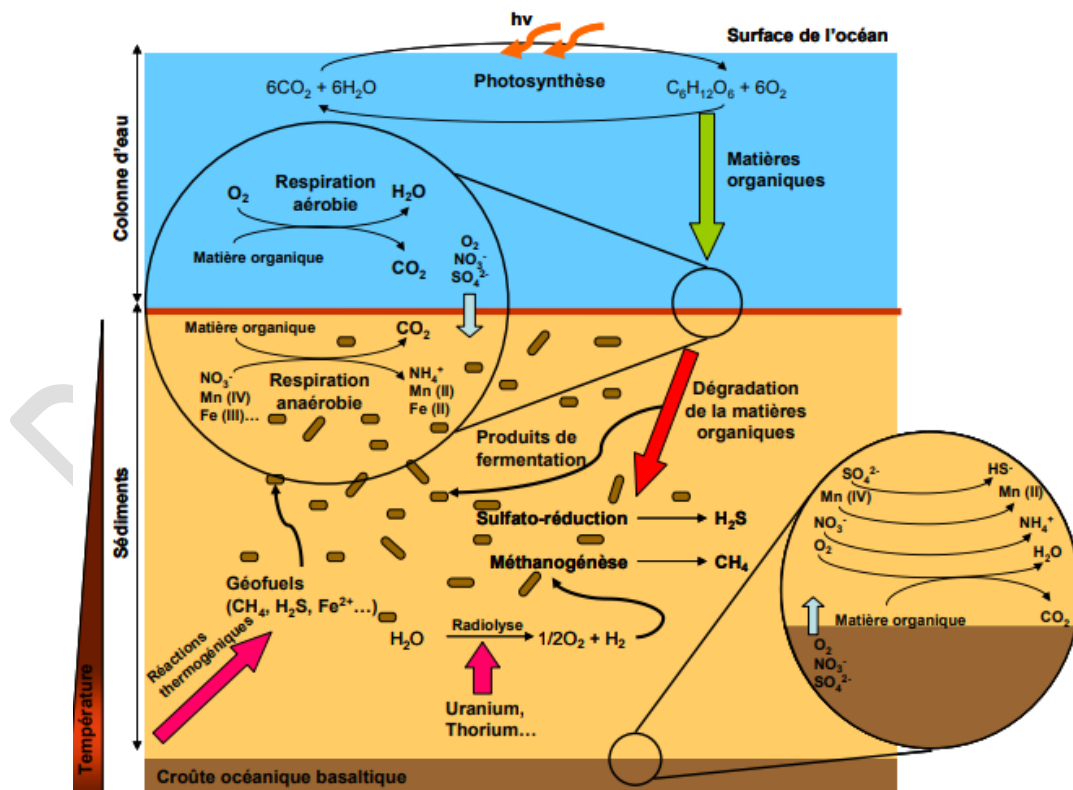


Figure 25. Représentation schématique de la distribution des sources d'énergie biodisponibles dans les sédiments marins profonds (DeLong, 2004 et Amend et Teske, 2005 in Barsotti, 2011).

D'autre part, dans les fosses océaniques, les microorganismes (généralement psychrophiles) qui se développent dans cet environnement (jusqu'à 10 000 mètres de profondeur) doivent également résister à des pressions très élevées (microorganismes piézophiles). Par conséquent, ces derniers se trouvent à une profondeur de 4 000 mètres, les microorganismes piézophiles modérés se trouvent à une profondeur de 5 000 à 6 000 mètres et les micro-organismes piézophiles strictes se trouvent à une profondeur d'environ 10 000 mètres, une pression minimale d'environ 700 bars est nécessaire pour leur croissance (Nogi et Kato, 1999).

Les piézophiles (Figure 26) connus sont principalement les gamma-protéobactéries psychrophiles qui appartiennent à cinq genres : *Photobacterium*, *Shewanella*, *Colwellia*, *Psychromonas* et *Moriella*, tandis que les archées sont tous des microorganismes hyperthermophiles, appartenant principalement à l'ordre des *Thermococcus* (Oger and Cario, 2014).

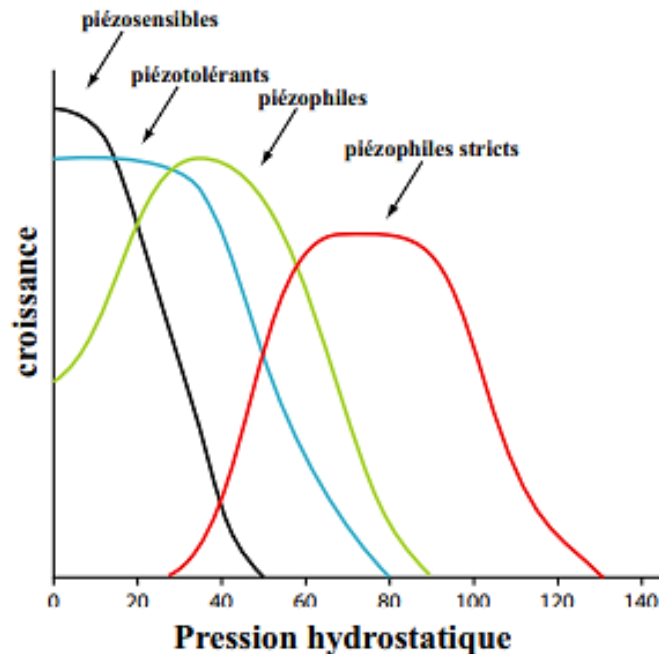


Figure 26. Représentation schématique des courbes de croissance en fonction de la pression pour les organismes piézosensibles (noir, $P_{opt} = P_{atm}$), piézotolérants (bleu, $P_{opt} < 10$ MPa), piézophiles (vert, $P_{opt} > 10$ MPa) et piézophiles obligatoires (rouge, $P_{opt} > 50$ MPa) (de Oger and Jebbar, 2010 modifié par Oger and Cario, 2014).

Par ailleurs, la plupart des microorganismes thermophiles du milieu marin profond ont été isolés dans des environnements oligotrophes et froids (2 à 3 °C) ainsi que de la première couche de sédiments profonds (Tableau 8). Ces micr-organismes sont collectés à des profondeurs comprises entre 2 500 m et 11 000 m ; leur température de croissance optimale ne dépasse pas 15°C (Oger and Cario, 2014).

Tableau 8 : Espèces microbiennes psychro-piezophiles. “T, souche type de l’espèce”
(Oger and Cario, 2014)

Groupe	Espèce	Souche	Origine (profondeur)	Gamme de P (MPa)	Gamme de T	Référence
α -proteobacteria	Non déterminée	PRT1	Fosse de Puerto Rico PRT (8350 m)	opt 80	4-12 °C, opt 10 °C	(Eloe et al., 2011)
γ -proteobacteria	<i>Cofuelia</i> sp.	MT-41	Fosse des Mariannes, amphipode (10476 m)	30-120, opt 103	-4-10 °C, opt 8 °C	(Yáyanos et al., 1981)
	<i>Cofuelia hadaliensis</i>	BNL-1 ^T	Fosse de Puerto Rico, PRT (7410 m)	min 50, opt 90	opt 10 °C	(Deming et al., 1988)
	<i>Cofuelia piezophila</i>	Y223G ^T	Fosse du Japon (6278 m)	40-80, opt 60	2-15 °C, opt 10 °C	(Nogi et al., 2004)
	<i>Moritella abyssii</i>	2693 ¹	Atlantique, sédiment (2815 m)	0,1-50, opt 30	2-14 °C, opt 10 °C	(Xu et al., 2003a)
	<i>Moritella profunda</i>	2674 ^T	Atlantique, sédiment (2815 m)	0,1-50, opt 20-30	2-12 °C, opt 6 °C	(Xu et al., 2003a)
	<i>Moritella japonica</i>	DSK1 ^T	Fosse du Japon, sédiment (6356 m)	0,1-70, opt 50	4-15 °C, opt 15 °C	(Nogi et al., 1998a)
	<i>Moritella yaganosii</i>	DB21MT-5 ^T	Fosse des Mariannes, sédiment (10898 m)	60-100, opt 80	opt 10 °C	(Kato et al., 1998)
	<i>Psychromonas hadalis</i>	K41G ¹	Fosse du Japon, sédiment (7542 m)	20-100, opt 60	2-12°C, opt 6 °C	(Nogi et al., 2007)
	<i>Psychromonas knikoe</i>	JT7304 ^T	Fosse du Japon, sédiment (7434 m)	30-70, opt 50	opt 10 °C	(Nogi et al., 2002)
	<i>Psychromonas profunda</i>	2825 ^T	Atlantique, sédiment (2770 m)	0,1-50, opt 25	2-13 °C, opt 10 °C	(Xu et al., 2003b)
	<i>Shewanella benthica</i>	DB21MT-2	Fosse des Mariannes, sédiment (10898 m)	50-100, opt 70	opt 10 °C	(Nogi & Kato, 1999)
	<i>Shewanella psychrophila</i>	WP2 ^T	Pacifique Ouest, sédiment (1914 m)	0,1-5, opt 20	0-20 °C, opt 10-15 °C	(Xiao et al., 2007)
	<i>Shewanella piezotolerans</i>	WP3 ^T	Pacifique Ouest, sédiment (1914 m)	0,1-50, opt 20	0-28 °C, opt 15-20 °C	(Xiao et al., 2007)
	<i>Shewanella wolacae</i>	DSS12	Fosse de Ryukyu, sédiment (5110 m)	opt 30	opt 10 °C	(Nogi et al., 1998b)
	<i>Photobacterium profundum</i>	S89	Archipel des Sulu, amphipode (2551 m)	0,1-50, opt 28	opt 15 °C	(DeLong et al., 1997)
Firmicutes	<i>Carnobacterium</i> sp.	AT12	Alaska, fosse des Aléoutiennes (2550 m)	0,1-60, opt 20	2 °C	(Lauro et al., 2007)

V.3.3. Boucle microbienne en milieu pélagique

La zone pélagique est une partie de l’océan qui est située à l’extérieur de la côte ou du fond marin (plaine marine profonde). En milieu aquatique pélagique, les travaux menés dans le domaine de l’écologie microbienne au cours des quatre dernières décennies ont montré que les flux de matière et d’énergie sont basés aussi sur la voie nutritionnelle linéaire classique de la contraction de la lumière (phytoplancton -> zooplancton->poisson), mais empruntant également le chemin de la boucle microbienne (Azam et al., 1983, Figure 27).

Les bactéries hétérotrophes participent au transfert de matière et d'énergie dans les écosystèmes aquatiques à travers leurs activités de minéralisation et de production de biomasse (Amblard *et al.*, 1998). L'utilisation de matière organique particulaire et de composés macromoléculaires dissous par les bactéries nécessite une hydrolyse enzymatique exogène et le produit pénètre à l'intérieur de la cellule bactérienne par la perméase. Ces réactions constituent généralement une étape de restriction de l'utilisation de substances organiques dans le milieu naturel (Billen, 1991). En effet, le rôle des bactéries est souvent principalement relié à la reminéralisation de la matière organique, mais elles participent aussi à d'autres activités métaboliques comme la photosynthèse. Effectivement, *Synechococcus* et *Prochlorococcus* sont les taxons les plus abondants de la communauté picophytoplanctonique et contribuent hautement à la production primaire (Scanlan and West, 2002).

L'amélioration de la technologie de la microscopie a permis au début des années 1980 de mettre en évidence une diversité microbienne jusque-là insoupçonnée dans l'océan. Dans un premier temps, une équipe américaine a prouvé que les cyanobactéries apparentées aux *Synechococcus* étaient colonisées en grand nombre dans les hautes eaux. Par la suite, la technologie de cytométrie en flux a permis d'isoler les microorganismes photosynthétiques connus comme étant les plus petits et les plus abondants : *Prochlorococcus* (Corre, 2000). Bien que *Synechococcus* s'installe dans les eaux de surface illuminées et puisse être trouvé dans tous les océans *oligotrophes et eutrophes*, *Prochlorococcus* s'installe dans des zones plus oligotrophes et se trouve dans des endroits plus profonds (Partensky *et al.*, 1999). D'autre part, l'apparition de la première liste de classification des bactéries marines a été réalisée dans divers milieux aquatiques qui mettent en évidence l'importance des différences phylogénétiques important qui sépare les Archaea et les Bacteria (Giovannoni *et al.*, 1990). Un grand nombre d'archées se trouvent dans de nombreux environnements aquatiques, plus précisément dans les grands fonds océaniques. Les bactéries (*Conchella*, *Vibrio*, *Photobacterium* et *Alteromonas*) isolées en haute mer correspondent à un très petit nombre de microorganismes hétérotrophes (10^2 à 10^5 organismes/L) (Amblard *et al.*, 1998).

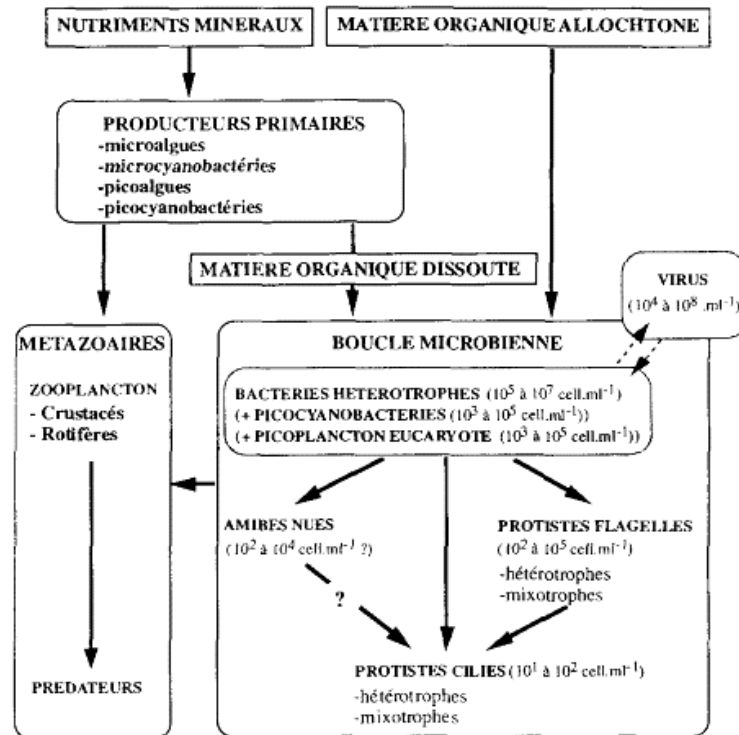


Figure 27. Schématisation des réseaux trophiques en milieu aquatique pélagique et variations de l'abondance des différentes communautés de la boucle microbienne selon le niveau trophique des milieux (Amblard *et al.*, 1998).

V.3.4. Métabolisme microbien dans les océans

Afin d'améliorer la compréhension de la microbiologie et l'écologie des habitats microbiens dans les océans, il est important de considérer les activités métaboliques des microorganismes à travers l'utilisation des substrats et l'obtention de l'énergie dans ces environnements (Orcutt *et al.*, 2011). Cependant, l'évaluation de l'abondance et de l'activité des microorganismes dans l'océan est difficile en raison de leur faible concentration par rapport à la grande quantité de matériaux détritiques de taille et de densité similaires. Quelques techniques utilisant des traceurs isotopiques permettent de mesurer directement le métabolisme dans des échantillons d'eau de mer. À titre de référence, la figure 27 montre certains outils et plates-formes d'échantillonnage couramment utilisés pour collecter des échantillons de l'océan profond (Orcutt *et al.*, 2011).

Les principales sources d'électrons dans le milieu marin profond comprennent la matière organique, l'hydrogène, le méthane, les composés soufrés réduits, le fer et le manganèse réduits et l'ammonium. Ces donneurs d'électrons ont diverses abondances et potentiels énergétiques et

diffèrent donc en importance en tant que substrats pour le métabolisme microbien. Par conséquent, les particules et la matière organique dissoute dans les sédiments sont dégradées par l'hydrolyse et la fermentation microbiennes induites par les eucaryotes et les procaryotes pour former des molécules plus petites telles que des acides gras à chaîne courte, des alcools et des amines. Ces produits de dégradation sont ensuite utilisés par divers microorganismes et reminéralisés avec divers accepteurs d'électrons pour former du dioxyde de carbone (Orcutt *et al.*, 2011).

Outre la reminéralisation de la matière organique, la disponibilité du méthane affecte également la distribution et l'activité des microorganismes. Le méthane contenu dans ces milieux peut provenir de sources géologiques ou biologiques. Des flux élevés de suintements de méthane à gaz fournissent de la nourriture à divers écosystèmes chimiosynthétiques de microorganismes et de macrofaune (Orcutt *et al.*, 2011).

Par ailleurs, dans la colonne d'eau de l'océan, l'oxygène est le principal accepteur d'électrons pour les réactions métaboliques, sauf dans les régions appauvries en oxygène (régions anoxique). Dans les sédiments marins avec des concentrations moyennes à élevées de matière organique, l'oxygène est appauvri dans les premiers millimètres à quelques centimètres de profondeur dans le sédiment, tandis que dans les sédiments à faible teneur en matière organique, l'oxygène peut persister pendant plusieurs mètres, pénétrant dans l'océan dans certains cas : la croûte (D'Hondt *et al.*, 2009).



Figure 28. Photographies d'outils d'échantillonnage couramment utilisés pour la recherche sur les océans profonds. (A) ROV Jason II, Woods Hole Oceanographic Institution. (B) ROV/AUV Nereus, Woods Hole Oceanographic Institution. (C) Rosette de bouteilles d'échantillonnage d'eau Niskin et ensemble de capteurs CTD (conductivité, température, profondeur). (D) Dispositif à anneaux multiples pour recueillir les sédiments de surface. (E) Navire scientifique de forage océanique RV JOIDES Resolution pour la collecte de sédiments profonds et de roches dures. (F) Vue de l'intérieur du submersible Johnson SeaLink, Harbor Branch Oceanographic Institute, travaillant à une infiltration de froid dans le golfe du Mexique. (G) Lancement du submersible Johnson SeaLink, Harbor Branch Oceanographic Institute. (Panneaux A et C gracieuseté de J. Sylvan; panneau B gracieuseté de Robert Elder, droit d'auteur de l'Établissement océanographique de Woods Hole; panneaux D et G gracieuseté de B. Orcutt; panneau E gracieuseté de William Crawford, IODP/TAMU; panneau F gracieuseté de I. R. MacDonald.) (Orcutt et al., 2011).

V.4. Microorganisme des Eaux douces

Comme pour l'eau de mer, la composition microbienne de l'eau douce des lacs et des rivières dépendra de la disponibilité du milieu en oxygène et en matière organique. Dans les rivières et les lacs où de très forts courants sous-jacents peuvent être observés en hiver, l'ensemble de la colonne d'eau sera agité, oxygéné et pourvu de matière organique. Par contre, en été, les eaux de surface chauffées par le soleil et donc moins denses vont se déposer au-dessus des eaux plus froides et plus denses, formant ainsi une couche dans laquelle vont se fixer les micro-organismes aérobies. La couche hypoxique sera colonisée par des microorganismes microaérophiles ou anaérobies (Corre, 2000). En effet, dans les rivières (même à forts courants d'eau), l'apport de grandes quantités de matière organique (déchets industriels, boues d'épuration) provoquera des conditions anaérobies spécifiques, qui détruiront alors sévèrement la composition de la communauté microbienne locale (exemple : eutrophisation).

Par ailleurs, il a pu être détecté des micro-organismes spécifiques tels que des bactéries sulfureuses pourpres associées aux Chromatiaceae dans la chémocline d'un lac suisse (Tonolla *et al.*, 1999), et des bactéries oxydantes d'ammonium (β -Proteobacteria) participant activement au cycle de l'azote dans les sédiments lacustres ou dans les eaux de surface (Corre, 2000).

CHAPITRE VI :
MICROORGANISMES DES MILIEUX EXTREMES



CHAPITRE VI : MICROORGANISMES DES MILIEUX EXTREMES

VI.1. Introduction

Une grande variété de bactéries a été trouvée dans l'environnement le plus extrême de la planète. Les noms thermophiles, psychrophiles, halophiles et acidophiles sont tous des termes qui définissent l'extraordinaire capacité de ces procaryotes à s'adapter aux conditions extrêmes de la terre. Ces conditions de vie non conventionnelles laissent penser que ces extrémophiles ont mis en place des stratégies primitives (enzymes spécifiques) pour s'adapter aux pressions physiques et chimiques auxquelles ils sont confrontés (Grégoire *et al.*, 2009).

Dans les sols arides tels que les déserts, les bactéries et les archées sont affectées par des paramètres environnementaux extrêmes, caractérisés par de grandes fluctuations de température, un rayonnement ultraviolet élevé, une faible teneur en nutriments et une faible teneur en eau (Andrew *et al.*, 2012). Aussi, les régions polaires sont des environnements avec des conditions extrêmes. Dans ces endroits, la lumière n'est plus présente pendant près de trois mois de l'année, la quantité de ressources nutritives est faible et la température chute parfois à des niveaux incroyablement bas. Certains microorganismes ont des métabolismes différents qui s'adaptent aux conditions difficiles de l'Arctique et de l'Antarctique. De plus, comme d'autres écosystèmes sur terre, ils jouent un rôle important dans les cycles biogéochimiques et l'équilibre environnemental (Bœuf, 2013).

Bien que de nombreux scientifiques souhaitent connaître les niches écologiques occupées par différents microorganismes dans des environnements extrêmes, de nombreuses personnes souhaitent simplement savoir comment ils se rendent dans ces endroits. Il existe également un débat acharné sur la répartition uniforme des micro-organismes sur la terre (Martiny *et al.*, 2006).

Au cours des dernières décennies, la découverte de microorganismes vivant au niveau du fond des mers et à très grande profondeur à l'intérieur de la terre, a révélé que la biosphère n'est pas limitée à la surface du globe (Amblard *et al.*, 1998). En effet, il existe une microflore dans les gisements pétroliers à titre d'exemple mais qui est relativement peu diversifiée (Ravot, 1996). Les microorganismes anaérobies découverts appartiennent principalement aux deux

règnes des procaryotes : les archées et les bactéries. Les travaux de Voordouw et al. (1992) ont permis de détecter la présence de microorganismes aérobies ou anaérobies similaires à ceux trouvés dans les eaux de surface (*Bacillus*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*) en plus des BSR. Mais il a été également possible de détecter des microorganismes microaérophiles associés aux genres : *Oceanospirillum*, *Thiomicrospira* et *Campylobacter*.

VI.2. Types de microorganismes extrêmophiles

VI.2.1. Microorganismes psychrophiles

L'environnement froid représente géographiquement une partie très importante de la terre (régions polaires : Arctique et Antarctique), des régions alpines, des glaciers, du pergélisol et des océans, où la température est inférieure à 5°C à moins de 1000 mètres de profondeur. Les bactéries psychrophiles (adaptées au froid ou préférant le froid) constituent une quantité considérable de biomasse dans ces milieux (Cayol *et al.*, 2011).

La température limite à laquelle la vie bactérienne semble encore possible dans le pergélisol (partie du sol qui reste gelée toute l'année) est sans doute encore inférieure à cette valeur (Cayol *et al.*, 2011). Enfin, dans les régions polaires, le développement des bactéries sera limité par la température, et certains protozoaires flagellés ont augmenté leur capacité à absorber directement la matière organique dissoute de haut poids moléculaire, augmente significativement afin de compenser la faiblesse de la ressource bactérienne (Sime Ngando and Yager, 1994).

En effet, à basse température, il a été constaté que la fluidité de la membrane bactérienne était réduite, ce qui était bénéfique à la synthèse des acides gras insaturés, polyinsaturés et ramifiés, accompagnée par une réduction de la longueur de chaîne hydrocarbonée. Ces modifications visent à introduire des contraintes spatiales et à réduire le nombre d'interactions au sein de la membrane en augmentant sa fluidité (D'Amico *et al.*, 2006).

En plus de la fluidité membranaire, les enzymes des microorganismes psychrophiles doivent également s'adapter à cette température, et donc avoir une activité spécifique plus élevée que leurs homologues des microorganismes mésophiles à basse et moyenne température

(Cayol *et al.*, 2011). Cependant, cette activité est toujours inférieure à leurs semblables à température moyenne, indiquant que l'adaptation au froid est incomplète (D'Amico *et al.*, 2006).

De plus, lors de basses températures soudaines, des bactéries entrent généralement en phase de latence où la synthèse de la plupart des protéines est inhibée. Néanmoins, quelques protéines appelées protéines du choc froid (cold-shock proteins) ou Csp sont synthétisées et contribueraient à diminuer les effets néfastes dus à la chute de température (Cayol *et al.*, 2011, Figure 29).

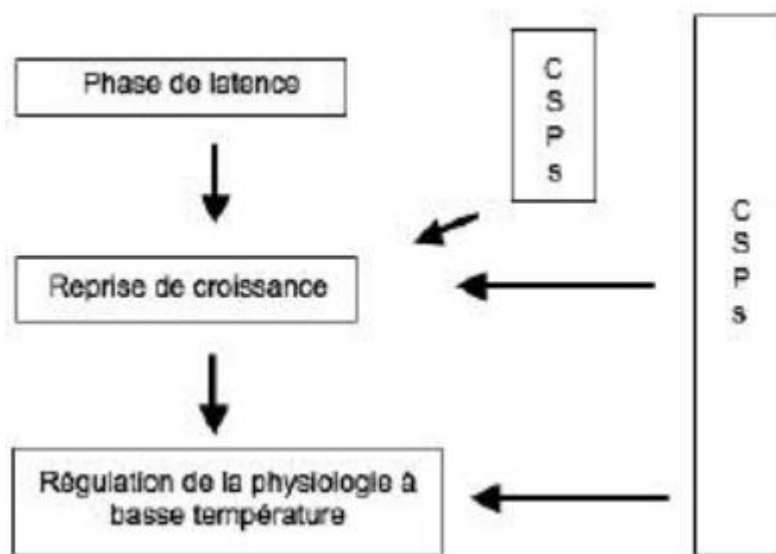


Figure 29. Représentation schématique des interactions hypothétiques entre les protéines induites par le froid et l'acclimatation au froid chez les bactéries psychrophiles (Hébraud and Potier, 2000).

VI.2.2. Microorganismes thermophiles

Les environnements tempérés naturels sont largement répandus sur notre planète et généralement associés à des zones tectoniques actives généralement associés à une activité volcanique. Par ailleurs, beaucoup d'études sur les organismes thermophiles ont été effectuées au niveau des eaux thermales dont la composition va donc dépendre de la nature des roches traversées ainsi que de la température et donc du type d'activité volcanique à laquelle elles sont associées. La température de l'eau atteint des valeurs comprises entre 150 et 350°C suivant la profondeur (Cayol *et al.*, 2011).

Ainsi, des bactéries hyperthermophiles (70 à 110°C) et anaérobies ont été mises en évidence autour des sources hydrothermales dans les grands fonds marins, à des profondeurs où règnent des pressions de l'ordre de 250 bars (Prieur *et al.*, 1995). De la même façon, des bactéries hyperthermophiles et anaérobies ont été observées au niveau de forages pétroliers, à 2 000 mètres de profondeur, cependant des expériences complémentaires sont encore nécessaires pour écarter l'hypothèse d'une contamination superficielle (Amblard *et al.*, 1998).

Il existe également des écosystèmes chauds résultant des activités humaines tels que les déchets miniers qui s'échauffent par combustion spontanée. Certaines activités industrielles sont des sources artificielles de chaleur telles que les raffineries de sucre, les usines de papiers, les centrales électriques et les usines de compostages. Les conduites d'eaux chaudes et les chaudières domestiques ou industrielles sont également un habitat pour les microorganismes thermophiles (Cayol *et al.*, 2011).

VI.2.2.1. Ecologie des Archaea

Les Archaea ont d'abord été identifiées dans les environnements extrêmes, surtout associées à des sources thermales (Woese *et al.*, 1978). De ce fait, plusieurs chercheurs croyaient que les archées étaient apparentées à ce genre d'écosystème hostile. Elles étaient même parfois considérées comme étant les seuls organismes vivants pouvant survivre dans ce genre de milieu. Cependant, il a été démontré qu'il existe, dans les autres domaines de la vie (Bacteria et Eukarya), des microorganismes qualifiés d'extrêmophiles et qui sont également aptes à survivre dans les environnements extrêmes (Nealson and Conrad, 1999).

Les lipides membranaires des archées hyperthermophiles sont des tétraéthers de dibiphytanyle qui sont naturellement résistants à la température du fait de la présence d'une liaison covalente entre les unités phytanyles qui permet la formation d'une membrane monocouche contrairement à la membrane bicouche phospholipidique des bactéries. Cette structure, soutenue par des liaisons covalentes, est plus résistante à la température. Des lipides de ce type ont été également identifiés chez des hyperthermophiles du domaine des bactéries (Cayol *et al.*, 2011).

VI.2.3. Microorganismes halophiles et hyperhalophiles

Le terme halophile est utilisé pour qualifier des micro-organismes qui requièrent nécessairement la présence de sels pour leur croissance. Par ailleurs, les organismes qui peuvent tolérer la présence du sel même en grande quantité sont qualifiés d'halotolérants (Cayol *et al.*, 2011).

Par conséquent, Donn Kushner (1989) a défini les catégories les plus couramment utilisées : (i) les halophiles extrêmes (croissance optimale dans des concentrations de sel de 2,5 à 5,2 M), (ii) les halophiles d'extrême limite (croissance optimale dans des concentrations de sel de 1,5 à 4,0 M), (iii) les halophiles modérés (croissance optimale dans des concentrations de sel de 0,5 à 2,5 M), et (iiii) les micro-organismes halotolérants qui n'ont pas un besoin absolu de sel pour leur croissance, mais qui tolèrent de nombreuses concentrations de sel souvent très élevées (considérés comme extrêmement halotolérants...).

Les micro-organismes halophiles anaérobies appartiennent à l'ordre des Halanaerobiales (Ollivier *et al.*, 1994) qui comprend deux familles les Halanaerobiaceae et les Halobacteroidaceae. Toutes les espèces de ces familles fermentent les hydrates de carbones à l'exception d'une bactérie homoacetogène qui réduit le CO₂ en acétate et croît sur bêtaïne et triméthylamine : *Acetohalobium arabaticum*. Les membres des archées halophiles aérobies sont classés dans la famille des Halobacteriaceae (genres *Natronobacterium* et *Natronococcus*) qui requièrent un minimum de 2 M de NaCl. Ce sont des organismes hétérotrophes (Cayol *et al.*, 2011).

VI.2.4. Microorganismes Acidophiles

. Dans les endroits acides, des gradients de température peuvent s'établir pour laisser la place à une biodiversité microbienne pouvant croître dans différentes gammes de température allant de la mésophilie à l'hyperthermophilie. Des hautes températures résultant d'une activité biologique aérobie peuvent être observées. Elles favorisent alors l'adaptation de micro-organismes dits "thermo-acidophiles" (Cayol *et al.*, 2011). Le pH de l'environnement où se trouvent les microorganismes acidophiles est généralement inférieur à 4, et ils sont souvent riches en métaux lourds (fer, arsenic, cuivre, zinc, chrome, etc.) et en métalloïdes. La plupart

de ces micro-organismes sont des organismes à métabolisme cellulaire basé sur l'oxydation de composés ferreux et soufrés (Grégoire *et al.*, 2009).

La plupart des microorganismes acidophiles isolés et caractérisés appartiennent au domaine des bactéries. Ils sont divisés en différents groupes phylogénétiques. La plupart d'entre elles sont des bactéries à Gram négatif (toutes les espèces d'*Acidithiobacillus*, *Leptospira* et *Acidophilus*) et des Archaea thermophiles (*Ferroplasma* et *Sulfolobus spp.*) (Grégoire *et al.*, 2009). Par ailleurs, *Thiobacillus ferrooxidans* est la première bactérie acidophile stricte isolée à partir d'eau minérale acide (Cayol *et al.*, 2011).

Parmi les archées, les acidophiles aérobies ou anaérobies facultatifs du domaine des archées s'installent dans des communautés biologiques telles que les sites miniers et les solfatares, où le fer et le soufre se trouvent à l'état réduit. On les rencontre dans deux groupes différents d'un point de vue phylogénétique, à savoir l'ordre des Sulfolobales et des Thermoplasmatales (Cayol *et al.*, 2011).

VI.2.4. Microorganismes alcaliphiles

Le terme alcaliphile est utilisé pour décrire les microorganismes qui croit de manière optimale dans un pH qui avoisine le 9 et souvent entre un pH de 10 et 12, mais ne peuvent pas croître ou croient lentement dans un pH=6,5 (Figure 30). Toutefois, on l'en distingue deux groupes physiologiques : (1) Alcaliphiles qui requièrent un pH alcalin de 9 et plus pour croître et (2) Halo-alkaliphiles qui requièrent à la fois un pH alcalin et une forte salinité (jusqu'à 33% de NaCl). Cependant, dans la nature, les alcaliphiles peuvent occuper un environnement neutrophile comme un environnement extrême (Horikoshi, 2004).

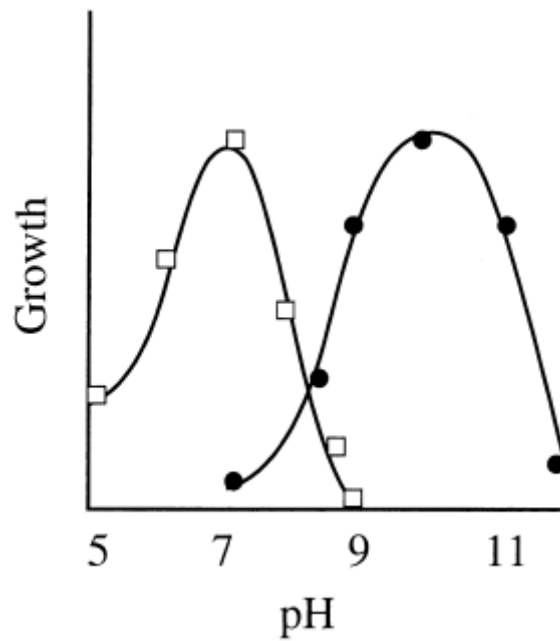


Figure 30. Dépendance au pH des microorganismes alcalophiles démontré en courbe avec des cercles noirs en comparaison avec les neutrophiles (courbe avec des carrés blancs) (Horikoshi, 2004)

D'autre part, certains alcaliphiles s'acclimatent à l'alcalinité de leur milieu en produisant une quantité substantielle d'acides organiques qui vont diminuer de la sévérité du pH, ce qui implique que ces organismes peuvent potentiellement être utilisés dans des applications biotechnologiques pour produire des acides organiques (Mamo and Mattiasson, 2016).

CHAPITRE VII :
ECOLOGIE MICROBIENNE DES MILIEUX ANTHROPISES



CHAPITRE VII : ÉCOLOGIE MICROBIENNE DES MILIEUX ANTHROPISES

VII.1. Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons aux polluants inorganiques (engrais chimiques) ou organiques (hydrocarbures aromatiques polycycliques : marée noire) et à l'impact du changement global (réchauffement climatique, eutrophisation). Dans ce cas, nous intégrerons les interactions biologiques et non biologiques impliquées dans les cycles biogéochimiques des matières, l'impact sur la diversité spécifique et fonctionnelle des microorganismes et les polluants imposés au compartiment microbien (dissolution, mobilisation, dégradation) et l'environnement aquatique anthropisés. Dans ces écosystèmes, les méthodes de stœchiométrie écologique peuvent déterminer les préférences écologiques de différents microorganismes, où la diversité et les activités microbiennes sont généralement déterminées par des méthodes de métagénomique et de transcriptomique. Ces méthodes in-situ sont complétées par la combinaison de différents outils de physiologie/biologie moléculaire, de biochimie et de biologie cellulaire pour étudier le mécanisme in vitro d'espèces modèles, principalement pour identifier les cibles cellulaires produites et le mécanisme de réponse au stress produit par les microorganismes.

Les microorganismes réalisent des interactions écologiques dans leur environnement qu'elles soient neutres, négative (ex : parasitisme) ou positive (ex : symbiose). D'autre part, ils peuvent subir des perturbations naturelles (ex : réchauffement climatique) ou anthropiques (ex : agriculture intensive, eutrophisation, pollution). Les paragraphes qui suivent résument quelques exemples pour développer les points suscités.

VII.2. Interactions hôtes/microorganismes

VII.2.1. Exemples de symbioses

Plusieurs exemples de relations symbiotiques microorganisme/hôte ont été cités dans la littérature dont la plus étudiée est celle des bactéries qui vivent dans le tube digestif de l'homme (chapitre VIII).

Un deuxième exemple très connu chez la plante, est la relation symbiotique d'une bactérie et d'une plante : *Rhizobium*/Légumineuses. Les *Rhizobium* sont des bactéries fixatrices d'azotes, endophytes pouvant former des nodules dans les racines des plantes de légumineuses. Plus de 100 ans de recherche sur cette importante relation symbiotique ont permis de comprendre certains de ses mécanismes établis et d'explorer la biodiversité des deux types de partenaires apparentés. Dans certains cas, ces études ont conduit à la sélection de souches bactériennes fixatrices d'azote performantes et au développement de leurs inoculums. L'inoculation permet d'augmenter la productivité des plantes en culture et de mieux réduire leur dépendance aux engrais azotés, s'inscrivant ainsi dans la logique d'un développement agricole durable. De plus, les légumineuses représentent une famille importante et diversifiée d'angiospermes. En fait, c'est la troisième plus grande famille de plantes supérieures, avec plus de 720 genres et 20 000 espèces, allant des herbes (comme la luzerne) aux arbres qui composent les forêts tropicales d'Amérique latine et d'Afrique (Cronk *et al.*, 2006).

La symbiose entre les légumineuses et les bactéries de type *Rhizobium* permet de réduire l'azote dans l'atmosphère à une forme qui peut être absorbée par les plantes-hôtes. Pour un bénéfice mutuel, cette association conduit à de multiples interactions entre les deux partenaires. Le *Rhizobium* est un fixateur symbiotique de l'azote atmosphérique dans les nodules des racines (Figure 31a) ou des tiges (Figure 31b) des légumineuses, où ils se différencient en Bactéroïdes (bactéries sans parois).



(a)

(b)

Figure 31. Nodules racinaires (a) et tige portant des nodules aériens matures (b)

(Duhoux and Nicole, 2004)

En effet, le processus de symbiose de fixation de l'azote commence par la formation de nodules dans les racines ou les tiges des plantes hôtes. Ces nodules se forment lorsque les rhizobiums pénètrent dans l'hôte de manière coordonnée et contrôlée (Figure 32). De nombreux gènes appartenant aux bactéries et aux plantes hôtes sont impliqués dans ce processus.

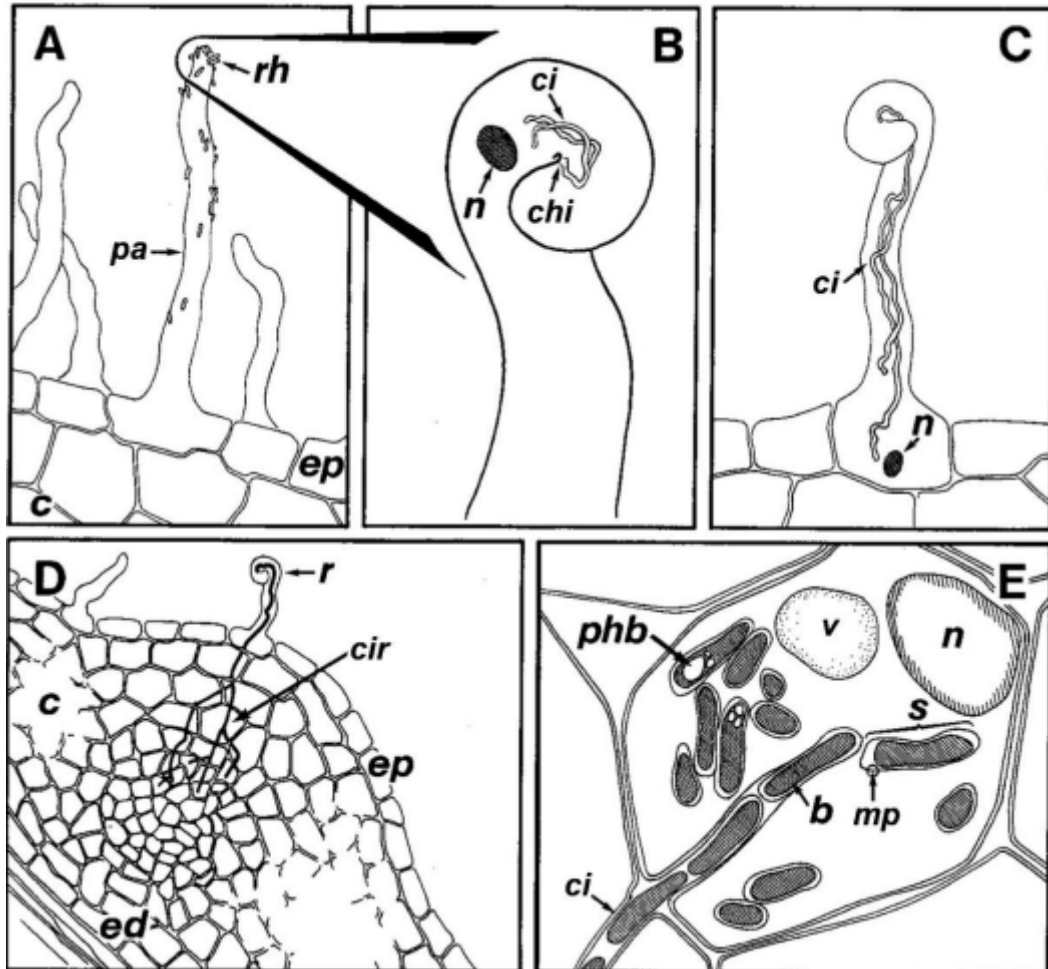


Figure 32. *Processus infectieux des rhizobia utilisant un cordon d'infection pour atteindre les cellules des nodosités (modifié d'après Perret et al., 2000). (A) Les rhizobia (rh) colonisent la rhizosphère et s'attachent au poil 9 absorbant (pa). (B) Les facteurs Nod induisent la courbure des poils absorbants et la formation de la chambre d'infection (chi). Le noyau de la plante (n) se positionne en face de la partie apicale du cordon d'infection (ci) en croissance. (C) Toujours accompagné du noyau, le cordon d'infection atteint la base du poil absorbant, puis la traverse. (D) Tout en se développant et en traversant les cellules du cortex racinaire (c), le cordon d'infection se ramifie (cir) afin d'atteindre le maximum de cellules végétales en division dans le primordium nodulaire. (E) Par la suite, les rhizobia sont libérés du cordon d'infection et forment à l'intérieur du cytoplasme des cellules de la nouvelle nodosité des symbiosomes (s) entourés d'une membrane pér bactéroidienne (mp) d'origine végétale et qui contiennent des bactéroïdes (b) fixateurs d'azote. Autres abréviations : phb, granules de poly-*b*-hydroxybutarate ; v, vacuole ; ep, épiderme ; ed, endoderme.*

VII.2.2. Exemple de parasitisme

Les microorganismes pathogènes souvent utilisent le parasitisme comme mode de vie pour se développer. Nous citerons l'exemple de *Nosema ceranae*, un champignon microscopique unicellulaire pathogène responsable de la nosérose chez les insectes dont l'abeille, c'est un parasite intracellulaire obligatoire. Cette pathologie se caractérise par des abeilles pouvant présenter des tremblements, un abdomen gonflé ainsi que des traces de défécation à l'entrée des ruches (Panek, 2015 ; Figures 33, 34).

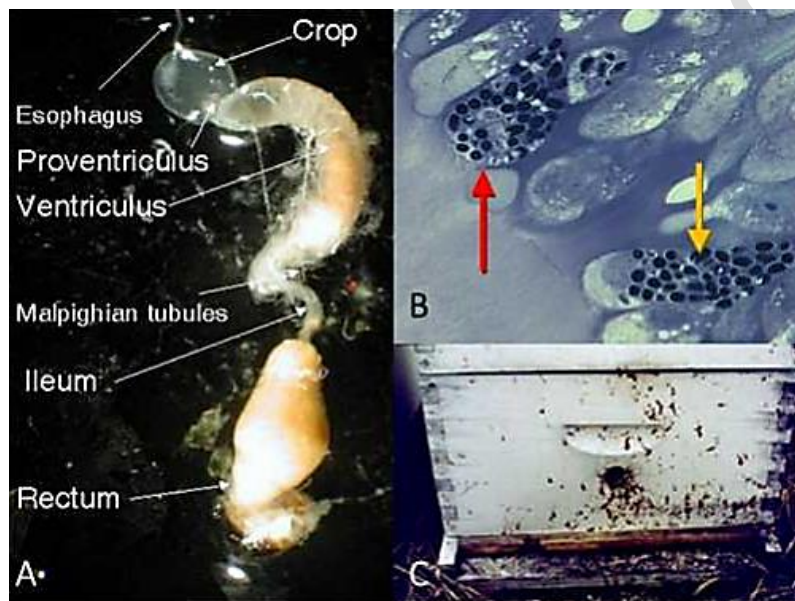


Figure 33. Nosérose des abeilles, tissus ciblés et symptômes (Dussaubat, 2013). (A) Après avoir migré jusque dans la partie inférieure de l'appareil digestif de l'abeille, *N. ceranae* infecte les entérocytes de l'intestin moyen (également appelé ventricule). (B) Au niveau de la colonie on observe des traces diarrhéiques à l'entrée de la ruche (C). La flèche rouge indique un entérocyte infecté, et la flèche jaune un stade de *N. ceranae*.

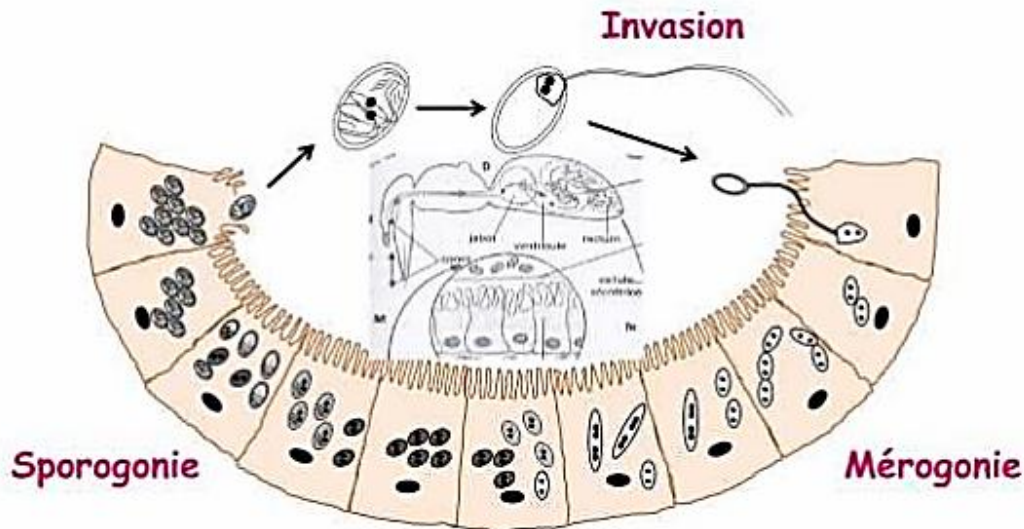


Figure 34. Cycle de développement de *Nosema ceranae* dans l'épithélium intestinal (Panek, 2015). Après dévagination, le tube polaire injecte le sporoplasme dans la cellule hôte. On observe ensuite une première phase de multiplication asexuée appelé mérogonie, puis une phase de différenciation, la sporogonie, aboutissant à la formation de spores qui seront libérées dans la lumière intestinale.

VII.3. Impact des perturbations naturelles sur la communauté microbienne : exemple du réchauffement climatique

Le réchauffement climatique est la résultante de l'augmentation de l'effet de serre. Ce dernier est un phénomène naturel, qui résulte de la présence dans l'atmosphère de gaz absorbant le rayonnement infrarouge thermique émis par les surfaces terrestres, et sans lequel la température moyenne du globe s'établirait aux alentours de -18°C au lieu de $+15^{\circ}\text{C}$. En effet, l'effet de serre devient problématique quand la couche de gaz augmente et réduit de plus en plus la réflexion des rayonnements en les reprojétant sur la terre et donc la réchauffe plus encore.

Les activités humaines accroissent la production des gaz à effet de serre et leur impact sur le climat et l'environnement conduisent à des extinctions sans précédent des animaux et des plantes, entraînent une perte de biodiversité (Cavicchioli *et al.*, 2019). Bien que l'impact humain sur les micro-organismes ne soit pas si évident, un problème majeur est que les changements dans la biodiversité et les activités microbiennes affecteront la résilience de tous les autres organismes, affectant ainsi leur capacité à faire face au changement climatique (Maloy *et al.*, 2017).

Au niveau des océans, la capacité des coraux à s'adapter au changement climatique est fortement affectée par les réponses microbiennes associées, notamment les symbiotes de microalgues et les bactéries (Ziegler *et al.*, 2017 ; Quingley, 2018). A l'inverse, la réduction des récifs coralliens peut conduire au repositionnement de l'écosystème en tant que tapis de cyanobactéries benthiques (De Bakker *et al.*, 2017 ; Ford *et al.*, 2017), et le blanchissement des coraux peuvent modifier rapidement le microbiote corallien (Cavicchioli *et al.*, 2019).

Des centaines de microorganismes vivant sur les coraux sont essentiels à la santé de leurs hôtes, par exemple en recyclant les déchets, en fournissant des nutriments essentiels et en stimulant le système immunitaire pour lutter contre les agents pathogènes (Bourne *et al.*, 2016). Ces changements affecteront sans aucun doute la fonction écologique et la stabilité du système corail-microbien, affectant potentiellement la capacité et la vitesse des coraux à s'adapter au changement climatique, ainsi que la relation entre les coraux et les autres composants de l'environnement. (Bourne *et al.*, 2016 ; Webster and Rouch, 2017).

En résumé, l'augmentation de la température de l'océan, l'acidification et la réduction du stockage des nutriments devraient augmenter la libération extracellulaire de matière organique dissoute du phytoplancton. Les changements dans le cycle microbien peuvent entraîner une augmentation de la production microbienne, mais au détriment des niveaux trophiques supérieures (Thornton, 2014, Figure 35).

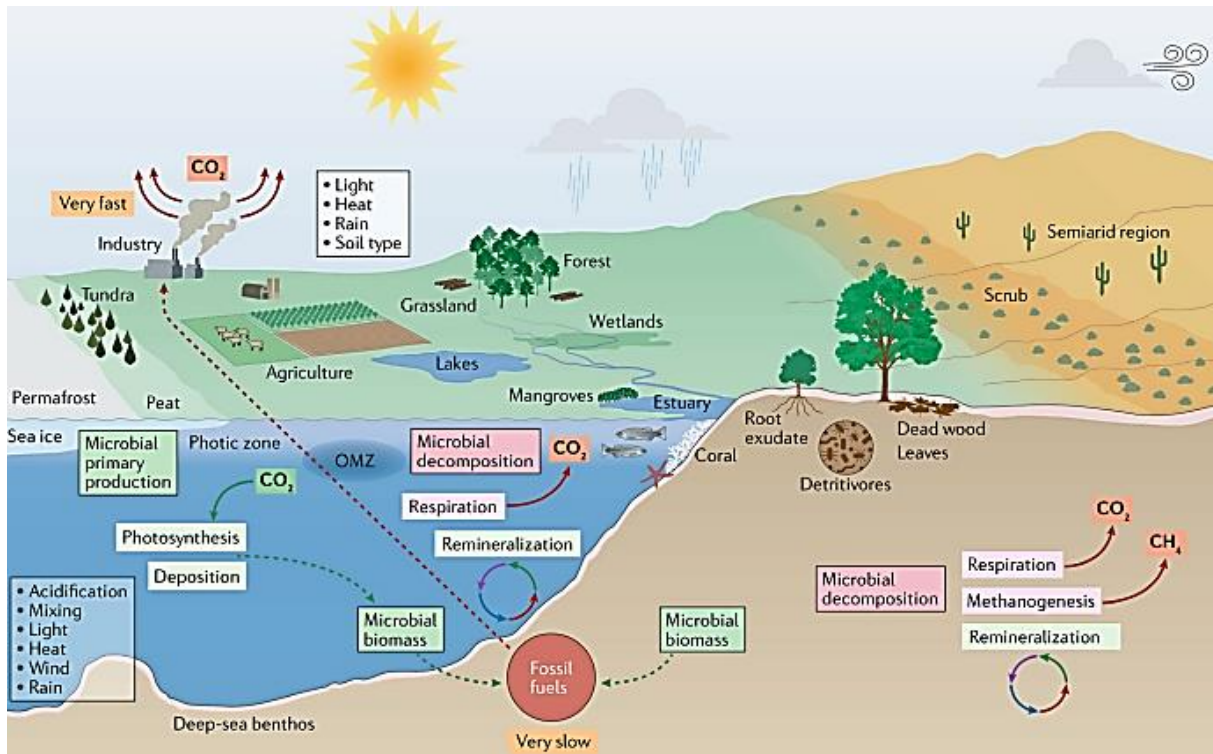


Figure 35. Microorganismes et changement climatique dans les biomes marins et terrestres (Cavicchioli et al., 2019). « Dans les environnements marins, la production primaire microbienne contribue de manière substantielle à la séquestration du CO₂. Les micro-organismes marins recyclent également les nutriments pour les utiliser dans le réseau trophique marin et, ce faisant, libèrent du CO₂ dans l'atmosphère. Dans un large éventail d'environnements terrestres, les micro-organismes sont les principaux décomposeurs de la matière organique et libèrent dans le sol les éléments nutritifs nécessaires à la croissance des plantes, ainsi que le CO₂ et le CH₄ dans l'atmosphère. La biomasse microbienne et d'autres matières organiques (restes de plantes et d'animaux) sont converties en combustibles fossiles sur des millions d'années. En revanche, la combustion de combustibles fossiles libère des gaz à effet de serre. En conséquence, le cycle du carbone est extrêmement déséquilibré et les niveaux de CO₂ dans l'atmosphère continueront à augmenter tant que les combustibles fossiles continueront à être brûlés. Les nombreux effets des activités humaines, notamment l'agriculture, l'industrie, les transports, la croissance démographique et la consommation humaine, associés à des facteurs environnementaux locaux, notamment le type de sol et la lumière, ont une grande influence sur le réseau complexe d'interactions microbiennes qui se produisent avec d'autres microorganismes, plantes et animaux. Ces interactions dictent la manière dont les micro-organismes réagissent au changement climatique et l'affectent (par exemple, par le biais des émissions de gaz à effet de serre) et comment le changement climatique (par exemple, des niveaux plus élevés de CO₂, le réchauffement et les changements de précipitations) affectent les réponses microbiennes. OMZ, zone d'oxygène minimum ».

VII.4. Impact des perturbations anthropiques sur la communauté microbienne

VII.4.1. Pollution inorganique : exemple de l'eutrophisation causée par les engrais chimiques

L'eutrophisation telle que définit par Cavicchioli et al. (2019) est « l'apport accru de minéraux et d'éléments nutritifs dans un système aquatique ; généralement des apports d'azote et de phosphore provenant d'engrais, d'eaux usées et de détergents ».

Selon les données de la Banque mondiale (Banque mondiale ; <https://donnees.banquemondiale.org/>) sur les terres agricoles, près de 40 % de l'environnement terrestre est utilisé pour l'agriculture. Cette proportion devrait augmenter, entraînant des changements majeurs dans le cycle du carbone, de l'azote, du phosphore et d'autres nutriments (Figure 36). De plus, ces changements sont associés à une perte importante de biodiversité (Lanz *et al.*, 2018), y compris la perte de microorganismes (Dai *et al.*, 2018). L'utilisation de micro-organismes végétaux et animaux pour améliorer la durabilité de l'agriculture et réduire l'impact du changement climatique sur la production alimentaire fait l'objet d'une attention croissante, mais cela nécessite une meilleure compréhension de la manière dont le changement climatique affectera les microorganismes. Cependant, la réduction de la diversité microbienne du sol réduit le potentiel fonctionnel global de la communauté microbienne et limite ainsi leur capacité à promouvoir la croissance des plantes.

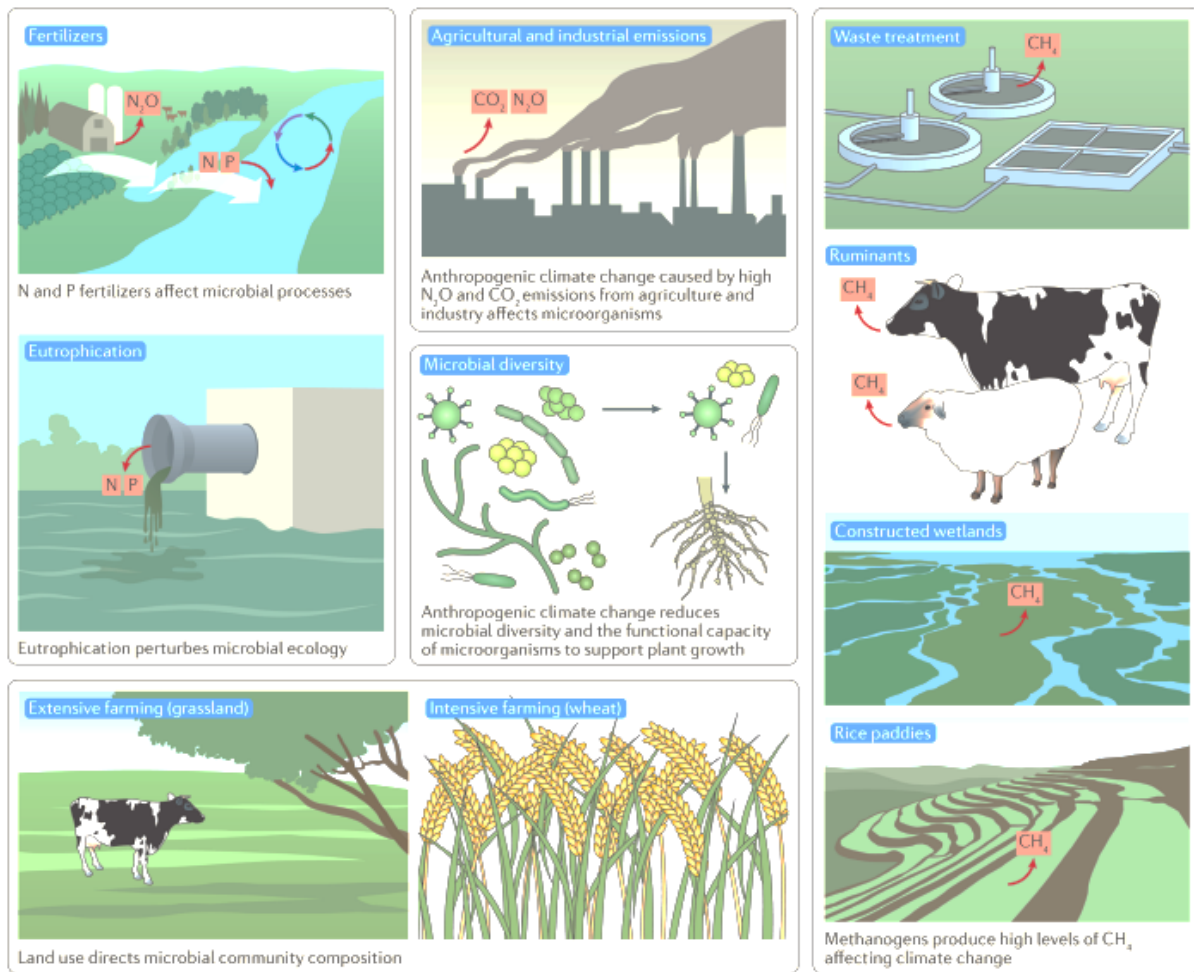


Figure 36. Agriculture et autres activités humaines qui affectent les microorganismes (Cavicchioli et al., 2018). « Les pratiques agricoles influencent les communautés microbiennes de manière spécifique. L'utilisation des sols (par exemple, le type de plante) et les sources de pollution (par exemple, les engrais) perturbent la composition et le fonctionnement de la communauté microbienne, modifiant ainsi les cycles naturels de transformations du carbone, de l'azote et du phosphore. Les méthanogènes produisent des quantités substantielles de méthane directement à partir d'animaux ruminants (bovins, ovins et caprins, par exemple) et de sols saturés soumis à des conditions anaérobies (par exemple, des rizières et des zones humides aménagées). Les activités humaines entraînant une réduction de la diversité microbienne réduisent également la capacité des micro-organismes à aider la croissance des plantes ».

VII.4.2. Pollution organique : exemple des hydrocarbures

Les hydrocarbures aromatiques particulièrement les polyaromatiques (HAP) sont les plus toxiques pour la faune et la flore. En effet, le milieu biologique est gravement perturbé par les

contaminations pétrolières. La toxicité de hydrocarbures est dépendante du temps de contact avec les espèces.

En effet, l'altération de la boucle microbienne qui est censée maintenir l'équilibre du processus biologique notamment de la chaîne alimentaire dans le milieu marin (chapitre V), peut affecter tout le processus biologique essentiel des autres espèces (croissance, nutrition et reproduction).

Par ailleurs, les microorganismes peuvent participer à la restauration du milieu marin pollué par les hydrocarbures comme dans le cas des marées noires, par le processus de biodégradation. Cette dernière est un processus actif d'élimination de pétrole en mer surtout si les conditions sont convenables : milieu oxygène et présence de nutriments. En effet, certains micro-organismes du milieu marin vont s'adapter et utiliser le pétrole comme source de carbone et d'énergie (Atlas and Hazen, 2011) afin de se développer pour un environnement plus sain. A ce jour, plus de 100 genres et plus de 200 micro-organismes dégradant les hydrocarbures pétroliers (bactéries, champignons, microalgues, etc.) ont été identifiés. Cette diversité microbienne comprend 79 genres bactériens, 9 genres de cyanobactéries, 103 genres fongiques et 19 genres de microalgues (Xue et al., 2015). Bien que le pétrole soit composé de centaines voire de milliers de molécules différentes, chaque genre bactérien ne peut dégrader qu'un nombre limité d'hydrocarbures (Saurat, 2011). Cependant, il existe trois voies métaboliques d'utilisation des hydrocarbures par les microorganismes : phototrophie anoxygène, chimiotrophie anaérobie et la chimiotrophie aérobie (Figure 37).

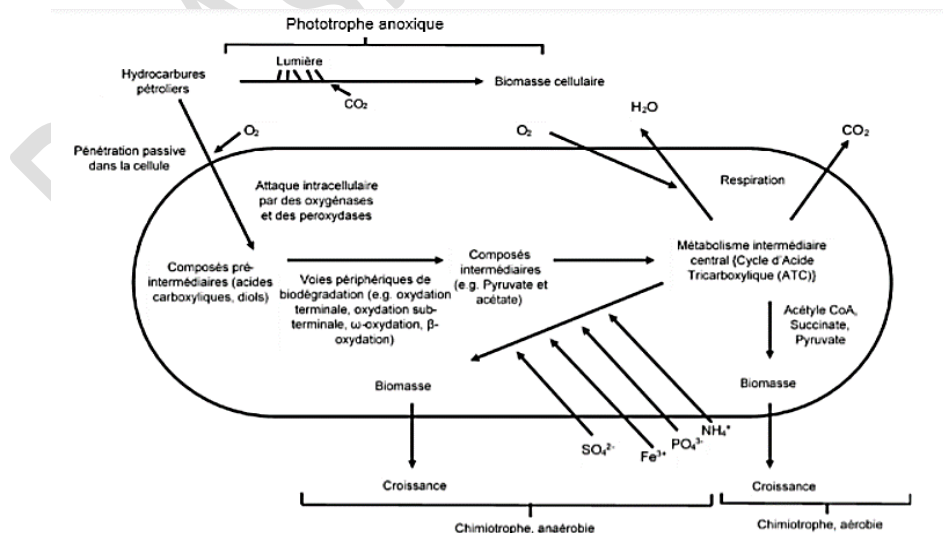
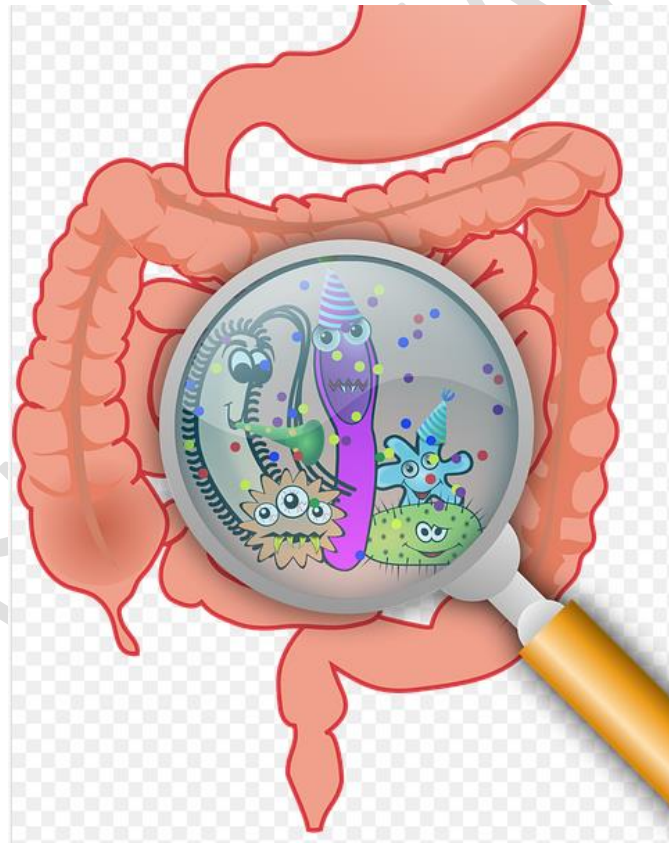


Figure 37. Aperçu schématique des voies potentielles d'utilisation des hydrocarbures pétroliers par les microorganismes (Varjani, 2017).

CHAPITRE VIII :
L'HOMME COMME ECOSYSTEME MICROBIEN



CHAPITRE VIII : L'HOMME COMME ECOSYSTEME MICROBIEN

VIII.1. Introduction

Le corps humain est un écosystème qui contient une collection complexe de micro-organismes appelés microbiome ou microbiote. Cet écosystème joue un rôle vital dans la santé humaine, mais en raison des récents changements de mode de vie sur Terre, le microbiome intestinal de l'ensemble de la population a radicalement changé. Les mesures visant à tuer ou à limiter l'exposition aux microorganismes pathogènes, tels que les antibiotiques et l'assainissement, et d'autres facteurs tels que les aliments transformés et les plantes (Figure 38) ont des conséquences néfastes sur l'écologie microbienne humaine, y compris des changements irréversibles (Sonnenburg and Sonnenburg, 2019).

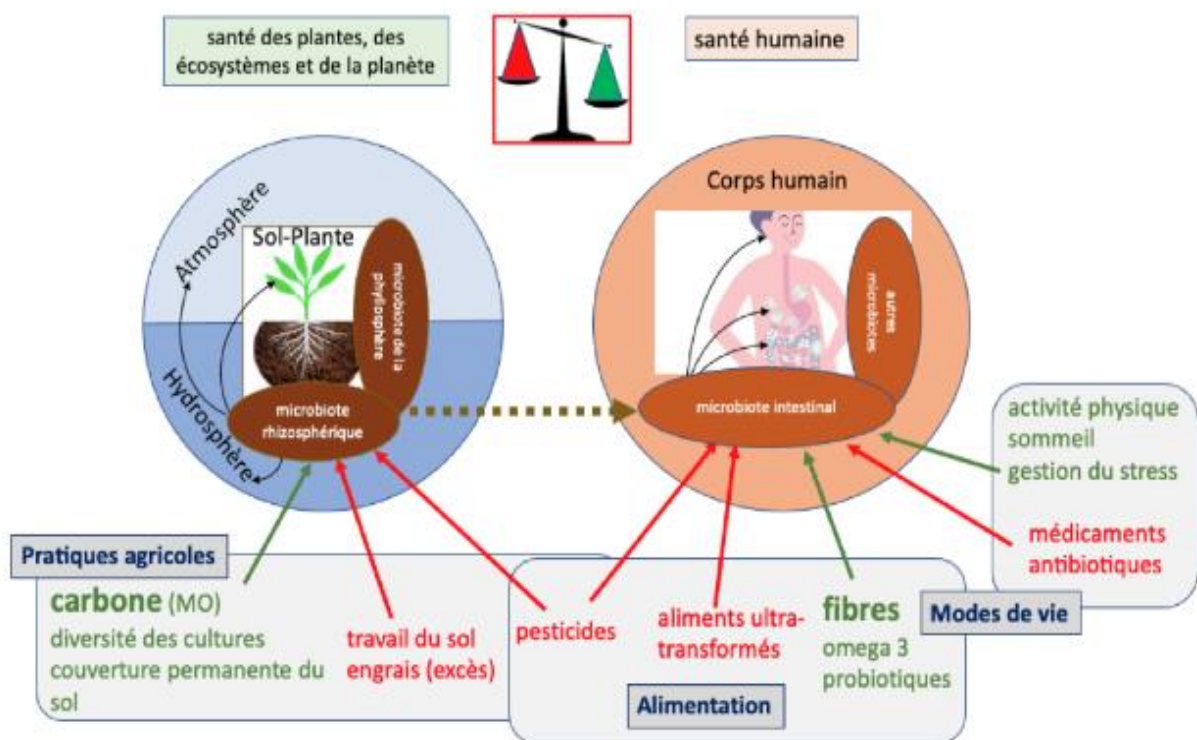


Figure 38. Schéma des microbiotes du sol (partie gauche) et de l'intestin (partie droite), de leur relation aux autres organes et microbiotes (partie centrale), de leurs effets sur la santé des plantes et des habitats (en haut à gauche) et sur la santé humaine (en haut à droite) <https://sfecologie.org/regard/r105-sept-2022-m-duru-et-al-microbiotes/>

Les humains fournissent un environnement propice à la croissance des micro-organismes. C'est un « milieu » physiquement constant (pH, température, pression osmotique) et riche en nutriments (matière organique, facteurs de croissance). Ainsi, outre le sang, les organes et les voies urinaires, les micro-organismes s'installent également dans de nombreux compartiments (peau, cavité buccale et vaginale, tube digestif, voies respiratoires). Mais c'est aussi un "milieu" hétérogène dans lequel les compartiments de composition chimique spécifique sélectionnent certains organismes, qui forment un système de défense contre l'hôte (à partir de la salive, de l'acide lactique, de la peau, de la bile, et de l'acidité des sécrétions). L'étude de la flore microbienne est importante car nous pouvons détecter les changements au cours de l'infection, déduire la source de la pollution et mieux comprendre les mécanismes de défense immunitaire.

VIII.2. Microflore intestinale

Les scientifiques ont détecté des liens étroits entre le microbiome et le système immunitaire, le système nerveux central et le métabolisme. Ces informations ouvriront de nouvelles voies pour le traitement et la prévention des maladies et pourraient faire la lumière sur la façon dont les changements liés au mode de vie dans le microbiome affectent la santé de la population. La composition du microbiote des individus vivant dans des modes de vie traditionnels à travers le monde est étonnamment similaire à celle des populations industrialisées. Le microbiote « industriel » semble avoir une diversité microbienne inférieure à celle du microbiote « traditionnel », avec des changements majeurs dans les membres et la fonction. Les gens migrent d'environnements non industriels vers des environnements industrialisés ou vivent dans différents environnements intermédiaires.

Il existe environ 10^4 espèces de bactéries dans le tube digestif, alors que les humains ne possèdent que 10^3 cellules. Cette flore intestinale existe principalement dans le côlon, et sa densité est proche de 10^{11} bactéries/gramme (Ducluzeau, 1994). En termes de diversité, il existe plus de 300 à 400 espèces de bactéries dans le tube digestif qui coexistent de manière équilibrée (Figure 39), ce qui est causé par les multiples interactions de l'hôte, de la nourriture et des bactéries elles-mêmes. En plus de certains genres bactériens communs à de nombreuses espèces animales, tels que *Bacteroides*, *Clostridium*, *Eubacteria* et *Peptostreptococcus*, il existe d'autres genres et espèces caractéristiques. Par conséquent, le genre *Lactobacillus* qui existe dans la flore dominante des rats et des souris, des rongeurs et des porcs n'est découvert que très

accidentellement dans la flore intestinale dominante et résidente de l'homme (Moreau, 1995). De plus, la flore intestinale a un effet antagoniste sur l'arrivée de bactéries exogènes entrant dans l'intestin et à son action sur le développement du système immunitaire intestinal et systémique (Moreau and Coste, 1993).

Seirafi et Cunningham (2011) ont rapporté qu'en raison des conditions écologiques uniques de ces deux écosystèmes différents, la différence entre les micro-organismes présents dans la lumière intestinale (dans les selles) et les micro-organismes attachés à la muqueuse intestinale (dans la biopsie) a été description clarifiée de. Chez l'adulte sain, le noyau phylogénétique du microbiote fécal (ou flore dominante) est composé des espèces les plus communes chez tous les individus sains, principalement composé de trois catégories : *Bacteroides*, *Firmicutes* (*Clostridium*, *Clostridium spheroides*) Bactéries) et Actinomycètes (Bifidobactéries, Les hétérobactéries) ont des concentrations plus faibles (100 fois plus faibles) les entérobactéries et les lactobacilles.

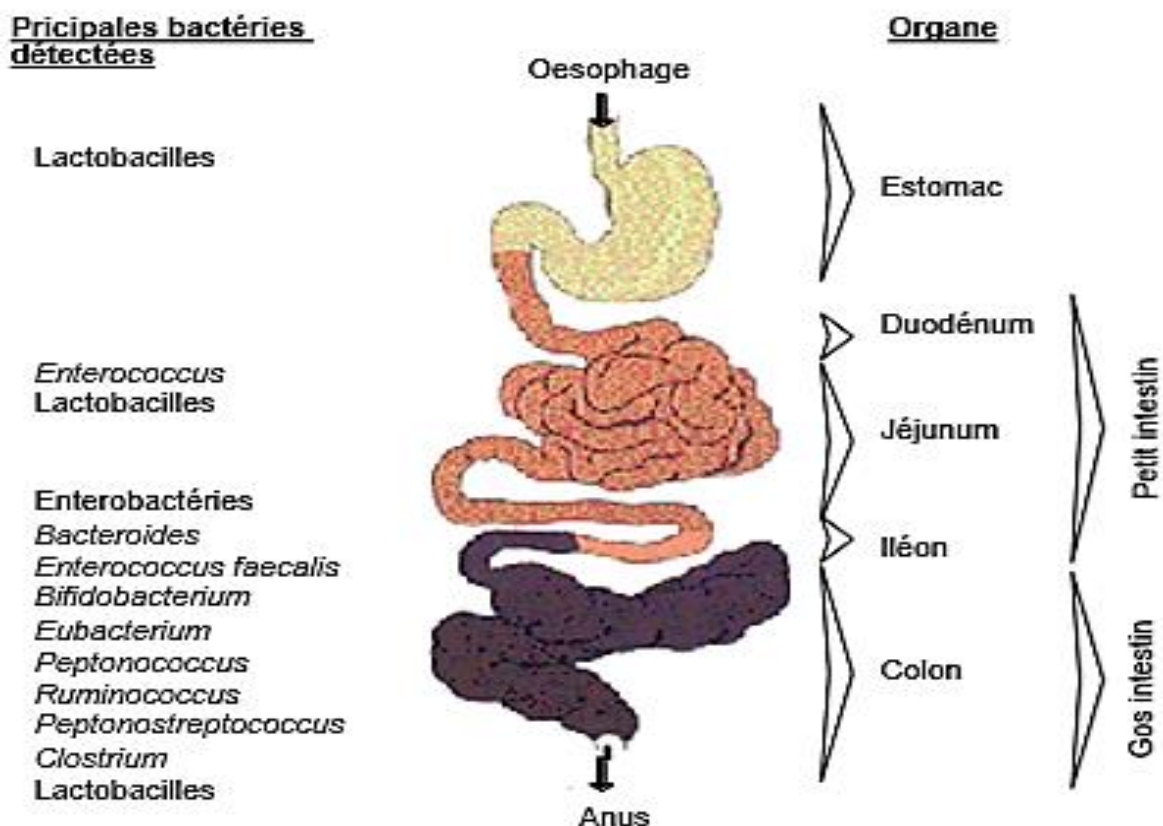


Figure 39. Microorganismes du tractus digestif (Madigan, 1996)

VIII.3. Probiotiques

Les probiotiques sont des microorganismes vivants qui peuvent améliorer l'environnement microbien du tube digestif après ingestion, et ainsi améliorer les performances des animaux (Figure 40). Ajoutés à l'alimentation des animaux en croissance, ces probiotiques sont des « promoteurs de croissance » et des « aliments » (Nguyen, 1988). Les premiers probiotiques étaient principalement des « ferments lactiques », Lactobacilles ou Streptocoques (Wolter and Henry, 1987).

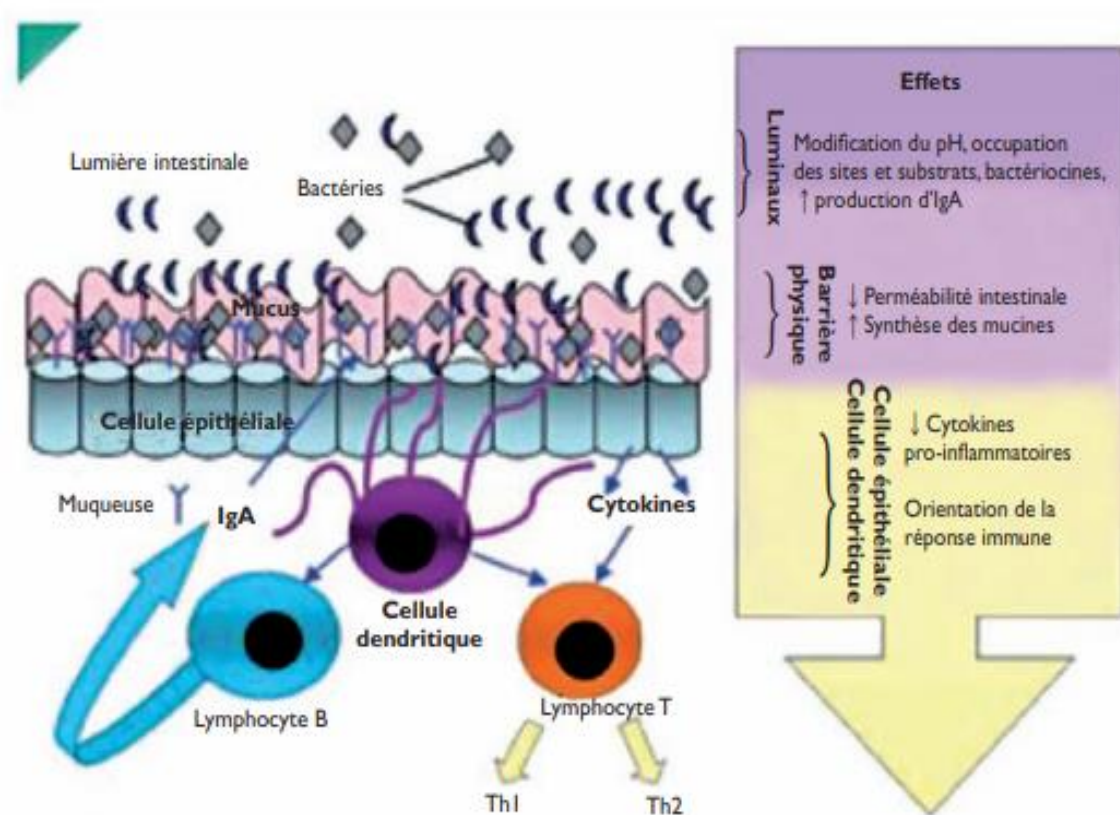


Figure 40. Cibles thérapeutiques des probiotiques (Seirafi and Cunningham, 2011)

VIII.4. Flore cutanée

La flore est divisée en deux populations différentes : la flore résidente avec un nombre et une répartition relativement stable et la flore transitionnelle issue d'organismes exotiques ou d'autres flores symbiotiques. La flore cutanée joue un rôle important dans la survenue des infections nosocomiales. En effet, une fois les fissures cutanées (brûlures, cathéters, plaies chirurgicales) survenues, des micro-organismes vont coloniser les lésions et devenir une source

d'infection locale ou systémique. La prévention de ces infections repose sur un fonctionnement aseptique strict et le strict respect des règles d'hygiène. De plus, du fait d'une hospitalisation et/ou d'un traitement antibiotique, la flore cutanée se modifie : les espèces sensibles sont éliminées, des facteurs de pharmacorésistance sont acquis et des bactéries multirésistantes sont colonisées. Ces micro-organismes peuvent se propager d'un patient à l'autre par la flore digitale de la peau du soignant. La détection et la prévention de la colonisation des bactéries multirésistantes est une action qui doit compléter les mesures d'hygiène pour éviter leur propagation dans les hôpitaux (Teyssou *et al.*, 1997). En revanche, les études sur le microbiote axillaire montrent qu'il existe quatre grands types de bactéries (*Staphylococcus*, *Corynebacterium aerobacter*, *Micrococcus* et *Propionibacterium*) et des levures telles que *Saccharomyces* et *Malassezia* (Taylor *et al.*, 2003).

**CHAPITRE IX :
MICROORGANISMES ET ATMOSPHERE**



CHAPITRE IX : MICROORGANISMES ET ATMOSPHERE

IX.1. Introduction

L'expérience de Pasteur en 1864 a prouvé l'existence de micro-organismes dans l'air, mettant ainsi fin au concept de génération spontanée. Dans cet habitat désolé, les micro-organismes ne sont qu'en transit. A haute altitude, le manque de nutriments, d'eau et de fortes radiations (rayonnement ultraviolet) ne permettent pas aux micro-organismes de se développer. Par conséquent, l'organisme existe sous forme de spores. Lorsqu'une personne s'élève dans l'atmosphère, la concentration de micro-organismes diminue.

IX.2. Bio-contamination

La contamination biologique ou bio-contamination telle que définit par Garry (1998) correspond à la présence d'un élément biologique indésirable (bactérie, champignon, virus, toxine) dans un produit ou dans un environnement du produit (eau, air, surface).

IX.2.1. Bioaérosols

Certaines particules en suspension dans l'air, transportent des microorganismes, et peuvent être isolées ou regroupées en agrégats et former ce qu'on appelle « bioaérosols » (Pibiri, 2005).

D'autre part, les microorganismes sous forme d'aérosols dans l'air ambiant (Figure 41), sont responsables d'un grand nombre d'infections humaines, notamment dans les milieux artificiels fermés, chauffés et humides, comme les milieux hospitaliers. (Lighthart, 1997). En effet, une étude a été menée aux blocs opératoires de l'hôpital de Sfax (Tunisie), la concentration fongique moyenne dans chaque chambre était de l'ordre de 23,3 CFU/m³ avec des extrêmes allant de 5 à 115 CFU/m³ (Néji *et al.*, 2014).

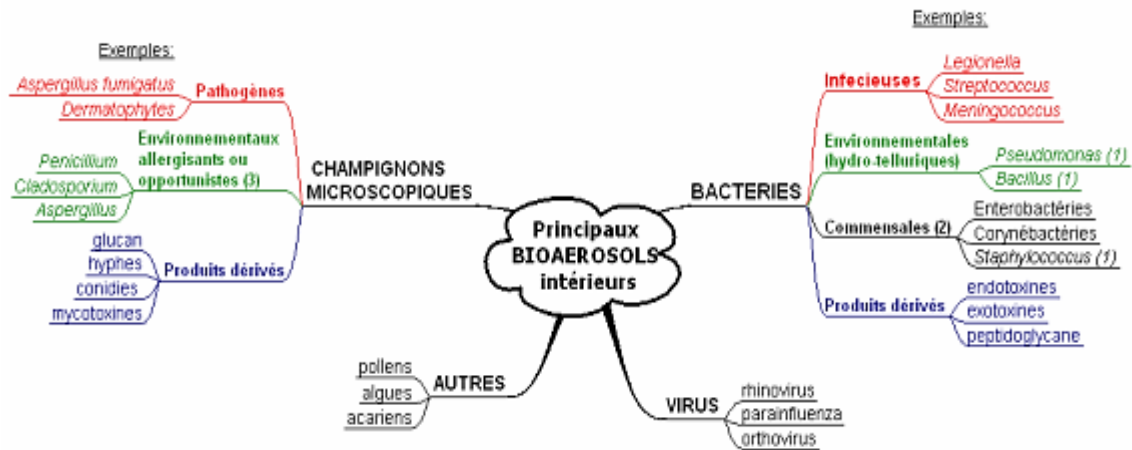


Figure 41. Schéma euristique des principaux bioaérosols dans l'air intérieur (Pibiri, 2005)

IX.3. Facteurs influençant la distribution des microorganismes dans l'air

Le nombre de micro-organismes dans l'air, qu'ils soient viables, viables mais non cultivables ou sous forme morte, dépend de facteurs climatiques (humidité, pluie, température) et de facteurs liés à l'ensoleillement (saisons, cycle lumineux) (Lighthart, 1997). Les techniques de culture classiques (photo) et les techniques de biologie moléculaire (Reponen *et al.*, 1998 ; Stärk *et al.*, 1998) ont été utilisées à plusieurs reprises pour détecter les microorganismes en suspension dans l'air (Figure 42). Cependant, il ne s'agit que de détecter les micro-organismes généralement associés aux infections humaines, et aucune recherche n'a été menée pour enquêter sur la diversité totale des microorganismes de l'air.

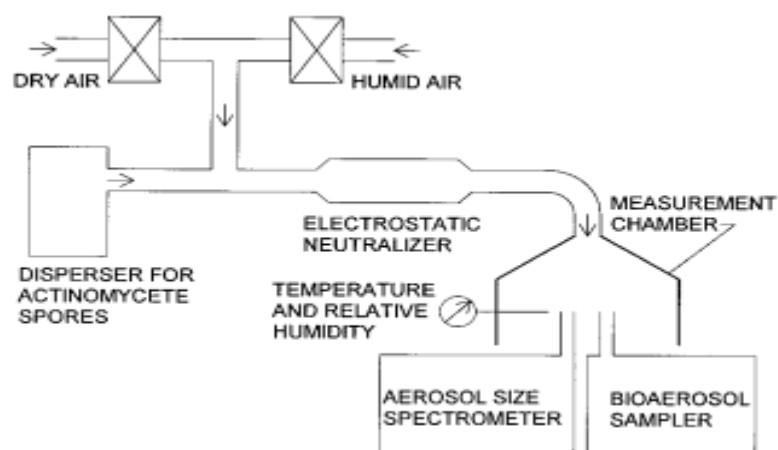
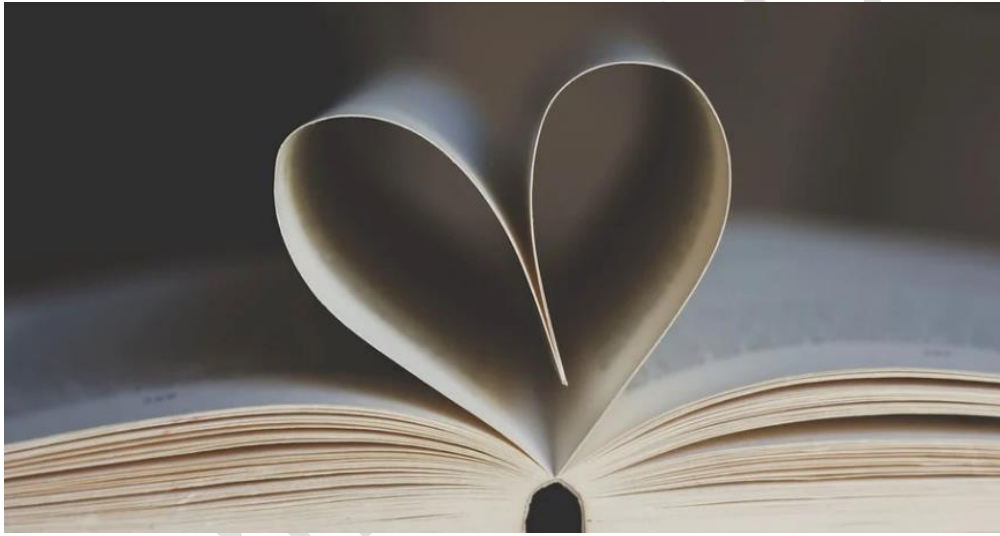


Figure 42. Configuration expérimentale pour l'aérosolisation de spores (Reponen *et al.*, 1998)

CONCLUSION



CONCLUSION

Des études récentes dans le domaine de l'écologie microbienne ont souligné l'ubiquité des micro-organismes et leur rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. La découverte de micro-organismes dans des milieux auparavant considérés comme non vivants (fonds marins profonds, etc.) a considérablement élargi la biosphère.

Plus généralement, les derniers développements de l'écologie microbienne permettent aujourd'hui d'entrevoir l'extraordinaire diversité des micro-organismes aquatiques, l'éventail de leurs conditions de vie (température, oxygène, pression, etc.), et leur abondance inattendue à l'époque. Bien que des progrès considérables aient été réalisés dans les méthodes, les tâches à accomplir restent ardues. Près de 90 % des microorganismes présents dans l'environnement n'ont pas encore été décrits. Cependant, la banalisation des technologies de séquençage et l'utilisation combinée de méthodes bio-informatiques telles que l'analyse du génome et les méthodes cellulaires devraient permettre d'accéder à la phylogénie et à la diversité fonctionnelle des microorganismes. La relation entre les micro-organismes et les fonctions écosystémiques, en particulier la compréhension de leurs mécanismes d'adaptation aux fluctuations des conditions environnementales, constitue un défi majeur dans les années à venir.

Dans cette perspective, il est nécessaire de relier l'échelle micrométrique - par exemple, la micro-compartimentation des bactéries autour d'un autre microorganisme - avec l'échelle kilométrique observée par la communauté microbienne, qui est une échelle pertinente pour la recherche, par exemple, la réponse de l'effet des bactéries planctoniques sur le développement d'un important phytoplancton (Amblard *et al.*, 1998). De plus, les travaux expérimentaux dans le microcosme, qui relient les communautés bactériennes à des organismes supérieurs tels que les invertébrés, offrent également une perspective intéressante pour étudier la relation entre les micro-organismes et les fonctions écosystémiques (Montuelle *et al.*, 1997). Dans le milieu aquatique par exemple, la complexité du réseau trophique microbien, où le cycle microbien garantit que la production de microplancton est au moins partiellement transférée à des niveaux de nutriments plus élevés (Ducklow, 1994 ; Blackburn *et al.*, 1997) ce qui devrait, à l'avenir, fournir un cadre plus formalisé pour l'étude du rôle des microorganismes dans le fonctionnement global des systèmes aquatiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



Références bibliographiques

- [1] Amblard, C., Boisson, J., Bourdier, G., Fontvieille, D., Gayte, X., Sime-Ngando, T. (1998). Ecologie microbienne en milieu aquatique : des virus aux protozoaires. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 11, 145-162.
- [2] Amellal, N., Bartoli, F., Villemin, G., Talouizte, A., Heulin, T. (1999). Effects of inoculation of EPS-producing *Pantoea agglomerans* on wheat rhizosphere aggregation. *Plant and Soil*, 211(1), 93-101.
- [3] Amend, J.P., Rogers, K.L., Meyer-Dombard D. R. (2004). Microbially mediated sulfur-redox: energetics in marine hydrothermal vent systems, p. 17–34 In Amend J. P., Edwards K. J., Lyons T. W. (ed.), Special paper 379: sulfur biogeochemistry—past and present. The Geological Society of America, Boulder, CO
- [4] Amend, J.P., Teske, A. (2005). Expanding frontiers in deep subsurface microbiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 219(1-2),131-155.
- [5] Andrew, D.R., Fitak, R.R., Munguia-Vega, A., Racolta, A., Martinson, V.G., Dontsova, K. (2012). Abiotic factors shape microbial diversity in Sonoran desert soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(21), 7527-7537.
- [6] Andrews, J.A., Matamala, R., Westover, K.M., Schlesinger, W.H. (2000). Temperature effects on the diversity of soil heterotrophs and the ^{13}C of soil-respired CO_2 . *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 699–706.
- [7] Anesio, A.M., Hollas, C., Granéli, W., Laybourn-Parry, J. (2004). Influence of humic substances on bacterial and viral dynamics in freshwaters. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(8), 4848-4854.
- [8] Aragno, M. (2005). The rhizosphere: A hot spot of bacterial density? Microbial Diversity: Current Perspectives and Potential Applications. Editors: T. Satyanarayana and BN Johri. *IK International Pvt. Ltd., New Delhi*, 261-284pp.
- [9] Atlas, R.M., Hazen, T.C. (2011). Oil biodegradation and bioremediation: a tale of the two worst spills in US history. University of Louisville, United States. ACS Publications. *Environmental Sciences and Technology*, 45, 6709–6715
- [10] Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10, 257-263.

- [11] Balandreau, J. (2000). La diversité microbienne. DRI CNRS, Ecologie Microbienne, UMR 5557 CNRS-Université Lyon I. *Aménagement et Nature*, 136, 9-24.
- [12] Bally, R., Heulin, T., Lemanceau, P. (1999). Les microbes et le cultivateur. *Biofutur*, 185, 17-19.
- [13] Barsotti, V. (2011). *Recherche et caractérisation de microorganismes dans les compartiments géologiques profonds* (Doctoral dissertation, université de Bordeaux1, France). 298p.
- [14] Bashan, Y., Holguin, G. (1998). Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(8), 1225-1228.
- [15] Beauchamp, C.J. (1993). Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection*, 74(1), 19-27.
- [16] Begon, M., Harper J.L., Townsend, C.R. (1996). Ecology - individuals, populations and communities. 3^a ed. Oxford, Blackwell Science, 1068pp.
- [17] Béline, F., Dabert, P., Peu, P., & Girault, R. (2010). La méthanisation des effluents d'élevage en France et en Europe: principe, état des lieux et perspectives. *Fourrages*, 203, 155-161.
- [18] Benaïssa, A. (2019). Plant Growth Promoting Rhizobacteria. A Review, *Algerian Journal of Environmental Sciences and Technology*, 5(1), 873-880.
- [19] Benaïssa, A., Djebbar R., Abderrahmani A. (2018). Diversity and physiological properties of Plant Growth Promoting Rhizobacteria of *Rhus tripartitus* rhizosphere from Ahaggar (Algeria). *Advances in Horticultural Sciences.*, 32(4), 525-534.
- [20] Benaïssa. A. (2023). Rhizosphere: Bacteria to manage plant disease. BioControl. In press
- [21] Billen, G. (1991). Protein dégradation in aquatic environments. In: Microbial enzymes in aquatic environments, Ed Chrôt R., 123-143pp.
- [22] Billen, G., Lancelot, C., Meybeck, M. (1991). N, P, and Si retention along the aquatic continuum from land and ocean. In *Dahlem workshop on ocean margin processes in global change*. Ed John Wiley, Chichester, United Kingdom. 19-44pp.
- [23] Blackburn, N., Azam, F., Hagström, A. (1997). Spatially explicit simulations of a microbial food web. *Limnology Oceanography*, 42, 613-622.
- [24] Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species?. *American Journal of Botany*, 98(3), 426-438.

- [25] Boeuf, D. (2013). Importance écologique des bactéries photohétérotrophes dans l'océan arctique (Doctoral dissertation, Université Pierre et Marie Curie-Paris VI). 252pp.
- [26] Boone, D.R., Liu, Y., Zhao, Z.J., Balkwill, D.L., Drake, G.R., Stevens, T.O., Aldrich, H.C. (1995). *Bacillus infernus* sp. nov., an Fe (III)-and Mn (IV)-reducing anaerobe from the deep terrestrial subsurface. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 45(3), 441-448.
- [27] Bottinelli, M.C. (2008). Approche moléculaire à l'étude des bactéries sulfato-réductrices et des Archaea méthanogènes dans les sédiments des lacs Cadagno et Rotsee (Doctoral dissertation, University of Geneva). 155pp.
- [28] Bourne, D.G., Morrow, K.M., Webster, N.S., (2016). Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems. *Annual Review of Microbiology*, 70, 317-340.
- [29] Brockett, B.F., Prescott, C.E., Grayston, S.J. (2012). Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 44(1), 9-20.
- [30] Brockett, B.F.T., Prescott, C.E., Grayston, S.J. (2012). Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 44, 9-20.
- [31] Button, D.K., Robertson, B.R., McIntosh, D., Jüttner, F. (1992). Interactions between marine bacteria and dissolved-phase and beached hydrocarbons after the Exxon Valdez oil spill. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(1), 243-251.
- [32] Carpenter, S. R. (1998). The need for large-scale experiments to assess and predict the response of ecosystems to perturbation. In *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem science* (pp. 287-312). Springer, New York, NY.
- [33] Cavicchioli, R., Ripple, W.J., Timmis, K.N., Azam, F., Bakken, L. R., Baylis, M., ..., Webster, N.S. (2018). Avertissement des scientifiques à l'humanité : micro-organismes et changement climatique. Déclaration d'un consensus. *Nature Reviews Microbiology*, 17, 569-586
- [34] Cayol, J.L., Ollivier, B., Alazard, D., Amils, R., Godfroy, A., Marty, D., ... , Prieur, D. (2011). Les conditions de vie extrêmes sur la planète et exobiologie. *Ecologie microbienne*, 363-371.
- [35] Coleman, D.C., Whitman, W.B. (2005). Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*, 49(6), 479-497.

- [36] Corre, E. (2000). Approches moléculaires de la diversité microbienne de deux environnements extrêmes : les sources hydrothermales profondes et les réservoirs pétroliers (Doctoral dissertation, Université de Bretagne Occidentale). 237pp.
- [37] Cozannet, M. (2021). Aspects physiologiques et écologiques des Methanomassiliicoccales dans des environnements terrestres et aquatiques (Doctoral dissertation, Brest). 209pp.
- [38] Cronk, Q., Ojeda, I., Pennington, R.T. (2006). Legume comparative genomics: progress in phylogenetics and phylogenomics. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(2), 99-103.
- [39] Dai, Z., Su, W., Chen, H., Barberán, A., Zhao, H., Yu, M., ... , Xu, J. (2018). Long-term nitrogen fertilization decreases bacterial diversity and favors the growth of Actinobacteria and Proteobacteria in agro-ecosystems across the globe. *Global Change Biology*, 24(8), 3452-3461.
- [40] D'Amico, S., Collins, T., Marx, J.C., Feller, G., and Gerday, C. (2006) Psychrophilic microorganisms: challenges for life. *EMBO Rep*, 7, 385-389.
- [41] De Bakker, D.M., Van Duyl, F.C., Bak, R.P., Nugues, M.M., Nieuwland, G., Meesters, E.H. (2017). 40 Years of benthic community change on the Caribbean reefs of Curaçao and Bonaire: the rise of slimy cyanobacterial mats. *Coral Reefs*, 36(2), 355-367.
- [42] Delgado-Baquerizo, M., Oliverio, A.M., Brewer, T.E., Benavent-González, A., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., ... , Fierer, N. (2018). A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359(6373), 320-325.
- [43] Delong E.F, Franks D.G., Alldredge, A.L. (1993). Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs free-living marine bacterial assemblages. *Limnology Oceanography*, 38, 924-934.
- [44] DeLong, E.F. (2004). Microbial Life Breathes Deep. *Science*, 306(5705), 2198-2200.
- [45] D'Hondt, S., Spivack, A. J., Pockalny, R., Ferdelman, T. G., Fischer, J. P., Kallmeyer, J., ... & Stancin, A. M. (2009). Subseafloor sedimentary life in the South Pacific Gyre. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(28), 11651-11656.
- [46] Ducklow H.W. (1994). Modeling the microbial food web. *Microbial Ecology*, 28(2), 303-319.
- [47] Ducluzeau, R. (1994). Ecologie microbienne du tube digestif et flores de barrière. *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, 29(6), 351-356.
- [48] Duhoux, E., Nicole, M. (2004). Biologie végétale. *Association et interaction chez les plantes*. Atlas. Science Sup. Ed. dunod, France. 93, 18-80.

- [49] Duponnois, R., Colombet, A., Hien, v., Thioulouse, I. (2005a). The Mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil Biology, Biochemistry*, 37, 1460-1468.
- [50] Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., & Bâ, A. M. (2013). Généralités sur la symbiose mycorhizienne: introduction. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers15-04/010061525.pdf
- [51] Duponnois, R., Hafidi, M., Wahbi, S., Sanon, A., Galiana, A., Baudoin, E., Bally, R. (2012). La symbiose mycorhizienne et la fertilité des sols dans les zones arides: un outil biologique sous-exploité dans la gestion des terres de la zone sahélo-saharienne. La Grande Muraille Verte: capitalisation des recherches et valorisation des avoirs locaux (Syntheses). Marseille, France, 351-369.
- [52] Dussaubat, C., Sagastume, S., Gómez-Moracho, T., Botías, C., García-Palencia, P., Martín-Hernández, R., ... , Higes, M. (2013). Comparative study of *Nosema ceranae* (Microsporidia) isolates from two different geographic origins. *Veterinary Microbiology*, 162(2-4), 670-678.
- [53] Egli, S., Brunner, I. (2002). Les mycorhizes. *Notice pour le praticien*, 35(8).
- [54] Fenchel, T. (1982). Ecology of heterotrophic microflagellates. IV Quantitative occurrence and importance as consumers of bacteria. *Marine Ecology-Progress Series* 9, 35-42.
- [55] Fernando W.D., Nakkeeran S., Zhang Y. (2005). Biosynthesis of antibiotics by PGPR and its relation in biocontrol of plant diseases. In *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*, Springer, Netherlands, 67-109pp.
- [56] Ferrera-Cerrato, R. (1980). Inoculación de *Rhizobium phaseoli* a diferentes especies del genero *Phaseolus* originarias de Mexico. *Review Latin-american of Microbiology*, 22, 175-180.
- [57] Fierer, N., Bradford, M.A., Jackson, R.B. (2007). Toward an Ecological Classification of Soil Bacteria. *Ecology*, 88, 1354–1364.
- [58] Fierer, N., Lauber, C.L., Ramirez, K.S., Zaneveld, J., Bradford, M.A., Knight, R. (2012). Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *The ISME Journal* 6, 1007–1017.
- [59] Fontaine, S. (2019). Cycles biogéochimiques dans les écosystèmes terrestres: de la compréhension à l'écoconception dans un contexte de changement global (Doctoral dissertation, Université Paris Sorbonne (Paris 4)). P22 sur 114.

- [60] Ford, A.K., Bejarano, S., Nugues, M.M., Visser, P.M., Albert, S., Ferse, S.C. (2018). Reefs under siege—the rise, putative drivers, and consequences of benthic cyanobacterial mats. *Frontiers in Marine Science*, 5, 18.
- [61] Francis, C.A., Beman, J.M., Kuypers, M.M. (2007). New processes and players in the nitrogen cycle : the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. *The ISME Journal*, 1(1), 19-27.
- [62] Frey, S.D., Drijber, R., Smith, H., Melillo, J. (2008). Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2904– 2907.
- [63] Fuhrman J.A., Suttle C.A. (1993). Viruses in marine planktonic Systems. *Oceanography*, 6, 51-63.
- [64] Galand, P.E., Lovejoy, C., Vincent, W.F. (2006). Remarkably diverse and contrasting archaeal communities in a large arctic river and the coastal Arctic Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 44(2), 115-126.
- [65] Garneau, M.È., Vincent, W.F., Alonso-Sáez, L., Gratton, Y., Lovejoy, C. (2006). Prokaryotic community structure and heterotrophic production in a river-influenced coastal arctic ecosystem. *Aquatic Microbial Ecology*, 42(1), 27-40.
- [66] Garrity, G.M., J.G. Holt. (2001). The Road Map to the Manual. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Second Edition, 1, 119-166.
- [67] Garry, P. (1998). La contamination biologique. *Bulletin de liaison du CTSCCV*, 8(3), 157-160.
- [68] Giovannoni, S.J., Britschgi, T.B., Moyer, C.L., Field, K. G. (1990). Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton. *Nature*, 345(6270), 60-63.
- [69] Glick B.R. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*., 41(2), 109-117.
- [70] Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W. (2003). *Le sol vivant*, 2e Edition. Presses Polytechniques Universitaires Romandes, Lausanne, 568 p.
- [71] Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W. (2010). *Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques. 819pp.
- [72] Gold, T. (1992). The deep, hot biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(13), 6045-6049.
- [73] Gounot, A.M. (1994). Microbial ecology of groundwaters. In *Groundwater ecology*. Academic Press. Eds J Gibert, D Danielopol, J Stanford, 189-215pp.

- [74] Grégoire, P., Fardeau, M. L., Guasco, S., Bouanane, A., Michotey, V., Bonin, P., ... , Ollivier, B. (2009). Les micro-organismes de l'extrême. *La Presse thermique et climatique*, 146, 49-61.
- [75] Griffiths, B.S., Bonkowski, M., Roy, J., Ritz, K. (2001). Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology*, 16(1), 49-61.
- [76] Haddad, P. (2021). Recherche sur l'injection de nouveaux gaz dans les stockages souterrains (RINGS) (Doctoral dissertation, Université de Pau et des Pays de l'Adour). 200pp.
- [77] Hallmann, J., Quadt-Hallmann, A., Mahaffee, W.F., Kloepper, J.W. (1997). Bacterial endophytes in agricultural crops. *Canadian Journal of Microbiology*, 43(10), 895-914.
- [78] He, Y., Qi, Y., Dong, Y., Xiao, S., Peng, Q., Liu, X., Sun, L. (2013). Effects of Nitrogen Fertilization on Soil Microbial Biomass and Community Functional Diversity in Temperate Grassland in Inner Mongolia, China. *Clean-Soil Air Water* 41, 1216–1221.
- [79] Hébraud, M., Potier, P. (2000). Cold acclimation and cold shock response in psychrotrophic bacteria. In Cold shock response and adaptation. Inouye, M., and Yamanaka, K. (eds). Norfolk: Horizon Scientific Press, 41-60pp.
- [80] Horikoshi, K. (2004). Alkaliphiles. *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, 80(4), 166-178.
- [81] Inderjit (2001). Soil: Environmental effects on allelochemical activity. *Agronomy Journal*, 193, 79-84.
- [82] Janssen, P.H. (2006). Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(3), 1719-1728.
- [83] Jia, Z., Conrad, R. (2009). Bacteria rather than Archaea dominate microbial ammonia oxidation in an agricultural soil. *Environmental Microbiology*, 11(7), 1658-1671.
- [84] Jones, C. (2014). Nitrogen: the double-edged sword. *WANTFA New Frontiers in Agriculture*, 22, 58-61.
- [85] Jørgensen, B. B., Boetius A. (2007). Feast and famine—microbial life in the deep-sea bed. *Natural Review in Microbiology*, 5, 770–781
- [86] Jørgensen, B. B., Nelson D. (2004). Sulfide oxidation in marine sediments: geochemistry meets microbiology, p. 63–81 In Amend J. P., Edwards K. J., Lyons T. W. (ed.), Special paper 379: sulfur biogeochemistry—past and present. The Geological Society of America, Boulder, CO

- [87] Karner, M.B., DeLong, E.F., Karl, D.M. (2001). Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature*, 409(6819), 507-510.
- [88] Kis-Papo T. (2005). Marine fungal communities. In *The Fungal Community: Its Organisation and Role in the Ecosystem*, ed. J Dighton, JF White, P Oudemans, pp. 61–92. Boca Raton, FL: Taylor & Francis
- [89] Kloepper J.W. (1992). Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. In: FB Metting Jr, ed, *Soil Microbial Ecology: Applications in Agricultural and Environmental Management*. Marcel Dekker Inc., New York, 255-274pp.
- [90] Kloepper J.W. Beauchamp C.J. (1992). A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 38, 1219–1232.
- [91] Kloepper J.W., Lifshitz R., Zablotowicz R.M. (1989). Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends in Biotechnology*. 7(2), 39-44.
- [92] Kloepper J.W., Schroth M.N. (1978). Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In *Proceedings of the 4th international conference on plant pathogenic bacteria*, 2 :879-882.
- [93] Kotelnikova, S., Macario, A.J., Pedersen, K. (1998). *Methanobacterium subterraneum* sp. nov., a new alkaliphilic, eurythermic and halotolerant methanogen isolated from deep granitic groundwater. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 48(2), 357-367.
- [94] Kotelnikova, S., Pedersen, K. (1997). Evidence for methanogenic Archaea and homoacetogenic Bacteria in deep granitic rock aquifers. *FEMS Microbiology Reviews*, 20(3-4), 339-349.
- [95] Lanz, B., Dietz, S., Swanson, T. (2018). The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline: an integrated assessment. *Ecological Economics*, 144, 260-277.
- [96] Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R., Fierer, N. (2009). Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Applied and Environmental Microbiology*, 75, 5111–5120.
- [97] Lecoivre, A. (2020). *Influence de l'altération des roches mafiques et ultramafiques sur la diversité et l'adaptation des communautés microbiennes associées* (Doctoral dissertation, Université de Paris). 341pp.
- [98] l'Haridon, S., Reysenbacht, A. L., Glenat, P., Prieur, D., Jeanthon, C. (1995). Hot subterranean biosphere in a continental oil reservoir. *Nature*, 377(6546), 223-224.

- [99] Li, F., Liu, M., Li, Z., Jiang, C., Han, F., Che, Y. (2013). Changes in soil microbial biomass and functional diversity with a nitrogen gradient in soil columns. *Applied Soil Ecology*, 64, 1–6.
- [100] Liebig J. (1840). *Traité de chimie organique*. Tome I. Fortin et Masson. Paris, France
- [101] Lighthart, B. (1997). The ecology of bacteria in the alfresco atmosphere. *FEMS Microbiology Ecology*, 23(4), 263-274.
- [102] Liu, J., Liu, M., Wu, M., Jiang, C., Chen, X., Cai, Z., Wang, B., Zhang, J., Zhang, T., Li, Z. (2018). Soil pH rather than nutrients drive changes in microbial community following long-term fertilization in acidic Ultisols of southern China. *Journal of Soils and Sediments*, 18, 1853–1864.
- [103] Lopez-Garcia, P., Philippe, H., Gail, F., Moreira, D. (2003). Autochthonous eukaryotic diversity in hydrothermal sediment and experimental microcolonizers at the Mid-Atlantic Ridge. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100:697–702
- [104] Luckey, T. D. (1972). Introduction to intestinal microecology. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 25(12), 1292-1294.
- [105] MacArthur, R.H., Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA. 224pp.
- [106] Madigan, M.T. (1996). *Brock biology of microorganisms/ Michael T. Madigan, John M. Martinko, Jack Parker 8th ed.* 578pp.
- [107] Madsen, E.L. (2005). Identifying microorganisms responsible for ecologically significant biogeochemical processes. *Microbiology*. 3, 439-446.
- [108] Magnabosco, C., Biddle, J.F., Cockell, C.S., Jungbluth, S.P., Twing, K.I. (2019). “Biogeography, Ecology, and Evolution of Deep Life,” in *Deep Carbon: Past to Present*. 524-555pp.
- [109] Malik, A.A., Thomson, B.C., Whiteley, A.S., Bailey, M., Griffiths, R.I. (2017). Bacterial Physiological Adaptations to Contrasting Edaphic Conditions Identified Using Landscape Scale Metagenomics. *American Society for Microbiology Mbio*, 8(4), e00799-17.
- [110] Maloy, S., Moran, M.A., Mulholland, M.R., Sosik, H.M. Spear, J. R. (2017). *Microbes and Climate Change: Report on an American Academy of Microbiology and American Geophysical Union Colloquium held in Washington, DC, in March 2016* (American Society for Microbiology, 2017).
- [111] Mamo, G., Mattiasson, B. (2016). Alkaliphilic microorganisms in biotechnology. In *Biotechnology of Extremophiles*: Springer, Cham. 243-272pp.

- [112] Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J. L., ..., Morin, P.J. (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4(2), 102-112.
- [113] Mohit, V. (2014). Diversité taxonomique et fonctionnelle de la communauté bactérienne d'une lagune côtière aux Îles-de-la-Madeleine, Golfe du Saint-Laurent, Canada. (Thèse de doctorat, université Laval, Canada). 148pp.
- [114] Montuelle, B., Latour, X., Volat, B., Lafont, M. (1997). Use of a 6-steps microcosm for studying a wastewater discharge in a freshwater ecosystem: a multidisciplinary study. *Water Air Soil Pollution*, 99, 661-669.
- [115] Moreau, M. (1995). Ecologie microbienne du tractus digestif et immunisation orale. *Veterinary Research*, 26(3), 237-239.
- [116] Moreau, M.C., Coste, M. (1993) Immune responses to dietary antigens. In : World Review Nutrition Diet (AP Simopoulos, ed), *Kargel* 74, 22-57.
- [117] Motamedi, M., Pedersen, K. (1998). Note : *Desulfovibrio aespoensis* sp. nov., a mesophilic sulfate-reducing bacterium from deep groundwater at äspö hard rock laboratory, Sweden. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 48(1), 311-315.
- [118] Nacke, H., Thürmer, A., Wollherr, A., Will, C., Hodac, L., Herold, N., Schöning, I., Schrumpf, M., Daniel, R. (2011). Pyrosequencing-based assessment of bacterial community structure along different management types in German forest and grassland soils. *PloS One*, 6, e17000.
- [119] Nealson, K.H., Conrad, P.G. (1999). Life: past, present and future. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 354(1392), 1923-1939.
- [120] Néji, S., Aloulou, M., Trabelsi, H., Sellami, H., Cheikrouhou, F., Triki, Z., ... & Ayadi, A. (2014). Étude de la flore fongique aérienne des blocs opératoires de l'hôpital de Sfax, Tunisie. *Hygiènes (Lyon)*, 22(1), 51-54.
- [121] Nguyen, T.H. (1988). L'écologie microbienne du tube digestif au service de l'élevage des animaux domestiques. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*. 352-358pp.
- [122] Nielsen, H., Engelbrecht, J., Brunak, S., Von Heijne, G. (1997). Identification of prokaryotic and eukaryotic signal peptides and prediction of their cleavage sites. *Protein engineering*, 10(1), 1-6.

- [123] Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H., Bardgett, R.D. (2011). Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity–function relationships. *European Journal of Soil Science*, 62(1), 105-116.
- [124] Nogi, Y., Kato, C. (1999). Taxonomic studies of extremely barophilic bacteria isolated from the Mariana Trench and description of *Moritella yanosii* sp. nov., a new barophilic bacterial isolate. *Extremophiles*, 3(1), 71-77.
- [125] Oger, P., Cario, A. (2014). La vie sous pression des microorganismes piézophiles. *Biologie Aujourd'hui*, 208(3), 193-206.
- [126] Ollivier, B., Caumette, P., Garcia, J.L., Mah, R.A. (1994). Anaerobic bacteria from hypersaline environments. *Microbiological reviews*, 58(1), 27-38.
- [127] Olsson, P.A, Thingstrup, I., Jakobsen, I., Bååth, E. (1999). Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, 1879-1887.
- [128] Orcutt, B. N., Bach, W., Becker, K., Fisher, A. T., Hentscher, M., Toner, B. M., et al. (2011a). Colonization of subsurface microbial observatories deployed in young ocean crust. *ISME Journal*, 5, 692–703.
- [129] Orcutt, B. N., Sylvan, J. B., Knab, N. J., & Edwards, K. J. (2011). Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor. *Microbiology and molecular biology reviews*, 75(2), 361-422.
- [130] Partensky, F., Hess, W.R., Vaulot, D. (1999). *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 63(1), 106-127.
- [131] Pasteur, M.L. (1862). Pasteur, L. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère, examen de la doctrine des générations spontanées, leçon professée à la Société clinique de Paris, le 19 mai 1861, par ML Pasteur... C. Lahure. *Annuel Chimie Physique 3 Serie*, 64,5-110.
- [132] Pechurkin, N. S. (2005). Quantitative criteria for estimation of natural and artificial ecosystems functioning. *Advances in Space Research*, 35(9), 1507-1511.
- [133] Pechurkin, S., Somova, L.A. (2008). Biospherics” approach for studies of natural and artificial ecosystems, *Advances in Space Research*, 41 (5) : 691-695
- [134] Pedersen, K., 1997. Microbial life in deep granitic rock. *FEMS Microbiology Reviews*, 20(3-4), 399–414.
- [135] Pédro, G. (2012). *Cycles biogéochimiques et écosystèmes continentaux*. EDP sciences.

- [136] Pedros-Aliô, C. (2006). Marine microbial diversity: can it be determined? *Trends in Microbiology*, 14, 257-263.
- [137] Pedros-Aliô, C. (2007). Dipping into the rare biosphere. *Science*, 315, 192-193.
- [138] Pibiri, M. C. (2006). Assainissement microbiologique de l'air et des systèmes de ventilation au moyen d'huiles essentielles. Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne. Thèse de doctorat en sciences. 161p.
- [139] Porter, K.G., Sherr, E.B., Sherr, B.F., Pace, M., Sanders, R.W. (1985). Protozoa in Planktonic Food Webs 1, 2. *The Journal of protozoology*, 32(3), 409-415.
- [140] Prieur, D., Erauso, G., Jeanthon, C. (1995). Hyperthermophilic life at deep-sea hydrothermal vents. *Planetary and Space Science*, 43(1-2), 115-122.
- [141] Quigley, K.M., Baker, A.C., Coffroth, M.A., Willis, B.L., Van Oppen, M.J.H. (2018). In Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences Ch. 6 (eds van Oppen, M. J. H. & Lough, J. M.), Springer.
- [142] Ramirez, K.S., Lauber, C.L., Knight, R., Bradford, M.A., Fierer, N. (2010). Consistent effects of nitrogen fertilization on soil bacterial communities in contrasting systems. *Ecology*, 91, 3463–3470.
- [143] Reponen, T.A., Gazenko, S.V., Grinshpun, S.A., Willeke, K., Cole, E.C. (1998). Characteristics of airborne actinomycete spores. *Applied and environmental microbiology*, 64(10), 3807-3812.
- [144] Richards, T. A., Jones, M. D., Leonard, G., Bass, D. (2012). Marine fungi: their ecology and molecular diversity. *Annual review of marine science*, 4(1), 495-522.
- [145] Richardson, A.E., Barea, J.M., McNeill, A.M., Prigent-Combaret, C. (2009). Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and soil*, 321(1), 305-339.
- [146] Roesch L.F.W., Fulthorpe R.R., Riva A., Casella G., Hadwin A.K.M., Kent A.G., Daroub S.H., Camargo F.A.O., Farmerie W.G., Triplett E.W. (2007). Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *The ISME Journal*, 1, 283-290.
- [147] Sauret, C. (2011). Ecologie des communautés bactériennes marines soumises à une pollution pétrolière : influence des facteurs environnementaux, de la prédation et de la récurrence des pollutions (Doctoral dissertation, Paris 6). 285p.
- [148] Schink, B. (1999). Habitats of prokaryotes, In J. W. Schlegel, G. Drews, and H. G. Schlegel (ed.), *Biology of the prokaryotes*. Thieme Verlag, Stuttgart, Germany. 763-811p.

- [149] Seirafi, M., Cunningham, S. (2011). Le microbiote dans les maladies du foie et du tube digestif: la révolution annoncée. *Revue de Médecine Suisse*, 7, 1696-700.
- [150] Shelford, V.E. (1912). Ecological succession: iv. Vegetation and the control of land animal communities. *The Biological Bulletin*, 23(2), 59-99.
- [151] Sime-Ngando, T., Yager, R. (1994). Quantitative and functional importance of phagotrophic protozoa in the Northeast Water. *Ber. Z. Polarforsch.*, 142, 64-65.
- [152] Smith, D.C., Simon, M., Alldredge, A.L., Azam, R. (1992). Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature*, 359, 139-142.
- [153] Smith, S.E., Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*, 3ème édition, Academic Press, London, UK
- [154] Sonnenburg, E. D., Sonnenburg, J. L. (2019). The ancestral and industrialized gut microbiota and implications for human health. *Nature Reviews Microbiology*, 17(6), 383-390.
- [155] Stärk, K.D., Nicolet, J., Frey, J. (1998). Detection of *Mycoplasma hyopneumoniae* by air sampling with a nested PCR assay. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(2), 543-548.
- [156] Szewzyk, U., Szewzyk, R., Stenström, T.A. (1994). Thermophilic, anaerobic bacteria isolated from a deep borehole in granite in Sweden. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(5), 1810-1813.
- [157] Taylor, D., Daulby, A., Grimshaw, S., James, G., Mercer, J., Vaziri, S. (2003). Characterization of the microflora of the human axilla. *International Journal of Cosmetic Science*, 25(3), 137-145.
- [158] Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., ... , Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *science*, 346(6213).
- [159] Teyssou, R., Koeck, J.L., Buisson, Y. (1997). La flore cutanée. *Revue Française des Laboratoires*, 291, 49-55.
- [160] Thornton, D.C. (2014). Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *European Journal of Phycology*, 49(1), 20-46.
- [161] Tiunov, A.V., Scheu, S. (2005). Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. *Ecology Letters*, 8(6), 618-625.

- [162] Tonolla, M., Demarta, A., Peduzzi, R., Hahn, D. (1999). In situ analysis of phototrophic sulfur bacteria in the chemocline of meromictic Lake Cadagno (Switzerland). *Applied and Environmental Microbiology*, 65(3), 1325-1330.
- [163] Uroz, S., Buee, M., Deveau, A., Mieszkina, S., Martin, F. (2016). Ecology of the forest microbiome: highlights of temperate and boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 471-488.
- [164] Van Nieuwenhove, C., Van Holm, L., Kulasoorya, S. A., Vlassak, K. (2000). Establishment of Azorhizobium caulinodans in the rhizosphere of wetland rice (Oryza sativa L.). *Biology and fertility of soils*, 31(2), 143-149.
- [165] Varjani, S.J. (2017). Microbial degradation of petroleum hydrocarbons. *Bioresource Technology*, 223, 277-286.
- [166] Vincent, W.F. (2000). Evolutionary origins of Antarctic microbiota: -invasion, selection and endemism. *Antarctic Science*, 12, 374-385
- [167] Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- [168] Voordouw G., Voordouw, J.K., Jack, T.R., Foght, J., Fedorak P.M., Weslake. D.W.S. (1992). Identification of distinct communities of sulfate-reducing bacteria in oil fields by reverse sample genome probing. *Applied Environmental Microbiology*, 58, 3542-3552.
- [169] Wayne, L.G., Brenner, R.R., Colwell, P.A.D., Grimont, O., Kandler, M.I., Krichevsky, L.H., Moore, W.E.C., Moore, R.G.E., Murray, E., Stackebrandt, M.P., Starr, H.G. Truper. (1987). « Report of the Ad Hoc Committee on Reconciliation of Approaches to Bacterial Systematics ». In : *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* , 37.(4), 463-464.
- [170] Webster, N.S., Reusch, T.B.H. (2017). Microbial contributions to the persistence of coral reefs. *ISME J*, 11, 2167-2174.
- [171] Whitman, W.B., Coleman, D.C., Wiebe, W.J. (1998). Prokaryotes: the unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(12), 6578-6583.
- [172] Widdel, F., Hansen, T. (1992). The dissimilatory sulfate- and sulfur reducing bacteria,. In A. Balows, H. G. Truper, M. Dworkin, W. Harder, and K.-H. Schleifer (ed .), *The Prokaryotes*, 2nd ed.vol. 1. Springer- Verlag, New York, 583- 624pp.
- [173] Wolter, R., Henry, N. (1988). Bactéries lactiques et alimentation animale. *Bactéries Lactiques*, 2, 453-470.

- [174] Xue, J., Yu, Y., Bai, Y., Wang, L., Wu, Y. (2015). Marine oil-degrading microorganisms and biodegradation process of petroleum hydrocarbon in marine environments: a review. *Current Microbiology*, 71(2), 220-228.
- [175] Yao, M., Rui, J., Niu, H., Heděnc, P., Li, J., He, Z., Wang, J., Cao, W., Li, X. (2017). The differentiation of soil bacterial communities along a precipitation and temperature gradient in the eastern Inner Mongolia steppe. *Catena*, 152, 47–56.
- [176] Zhang, J., Sun, Q.L., Zeng, Z. G., Chen, S., Sun, L. (2015). Microbial diversity in the deep-sea sediments of Iheya North and Iheya Ridge, Okinawa Trough. *Microbiological Research*, 177, 43-52.
- [177] Zhang, W., Parker, K.M., Luo, Y., Wan, S., Wallace, L.L., Hu, S. (2005). Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 11, 266–277.
- [178] Zhang, Zhao, L., Xu, S.J., Liu, Y.Z., Liu, H.Y., Cheng, G.D. (2013). Soil moisture effect on bacterial and fungal community in Beilu River (Tibetan Plateau) permafrost soils with different vegetation types. *Journal of Applied Microbiology*, 114, 1054–1065.
- [179] Ziegler, M., Seneca, F.O., Yum, L.K., Palumbi, S.R., Voolstra, C. R. (2017). Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nature Communications*, 8(1), 1-8.