

**République Algérienne Démocratique et Populaire**  
**Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique**

Université Mustapha Stambouli de Mascara

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département des Sciences Agronomiques



# Polycopié du cours

## Biologie du sol

Préparé et présenté par  
Dr. Souad ZAIM

Année Universitaire 2016-2017

## Préface

Le sol est une composante de première importance pour la production végétale, même s'il est souvent négligé, ou seulement considéré comme un simple support physico-chimique pour la plante.

Le but de ce cours de biologie du sol est de permettre aux étudiants de considérer le sol comme un milieu biologique, comme un véritable milieu vivant et hautement complexe dans lequel on doit comprendre un certain nombre de mécanismes.

Ce polycopié a été rédigé à l'intention des étudiants en 3<sup>ième</sup> année qui préparent une licence en protection des végétaux, dans le domaine des sciences de la nature et de la vie. Il est conforme au programme officiel entré en vigueur depuis 2014-2015. La matière « Biologie du sol », si importante dans un cursus spécialisé, est enseignée dans le semestre 5 (S5). D'autre part, ce document pourrait aider à renforcer les connaissances en biologie du sol des étudiants en Master 1, spécialité cultures pérennes et toutes spécialités relevant des sciences agronomiques.

Ce polycopié ne pourra, en aucune façon, dispenser l'étudiant de sa présence au cours.

Comme tout travail, il peut être sujet d'erreurs et de manques d'où je vous serais totalement reconnaissante à ce sujet de me faire part de vos annotations et me les faire parvenir au mail : [zaimsouad1528@yahoo.fr](mailto:zaimsouad1528@yahoo.fr)

## Table des matières

## Préface

## Table des matières

<b>INTRODUCTION</b> .....	1
<b>I. Rappels sur la composition du sol et la rhizosphère</b> .....	2
<b>I.1. Définition</b> .....	2
<b>I.2. Constituants du sol</b> .....	2
<b>I.3. Le sol comme habitat des organismes</b> .....	5
<b>I.4. La rhizosphère</b> .....	6
<b>II. Les principales populations de la rhizosphère</b> .....	8
<b>II.1. La microfaune</b> : (Les protozoaires et les nématodes) .....	8
<b>II.2. La mésofaune</b> ( <i>Collemboles</i> ) .....	9
<b>II.3. La macrofaune</b> : lombricides ou vers de terre .....	9
<b>II.4. La microflore</b> (microorganismes) .....	11
<b>III. Interactions biologiques</b> .....	12
<b>III.1. Interactions synergétiques</b> .....	12
<b>III.1.1. Mutualisme</b> .....	12
<b>III.1.2. Commensalisme</b> .....	14
<b>III.2. Interactions antagonistes</b> .....	14
<b>III.2.1. Compétition</b> .....	15
<b>III.2.2. La prédation</b> .....	15
<b>III.2.3. Le parasitisme</b> .....	15
<b>III.2.4. Antibiose</b> .....	16
<b>IV. Implications des organismes du sol dans la nutrition et la croissance des plantes</b> .....	16
<b>IV.1. Fixation de l'azote</b> .....	17
<b>IV.1.1- Le cycle d'azote</b> .....	17
<b>IV.1.2- Les microorganismes fixateurs d'azote atmosphérique</b> .....	19
<b>IV.1.3- Les fixateurs symbiotiques d'azote</b> .....	20
<b>IV.1.3.1- Rhizobia</b> .....	20
<b>IV.1.3.2- La symbiose légumineuse/<i>Rhizobium</i></b> .....	21

<b>IV.1.3.3- La nodulation</b> .....	22
<b>IV.1.3.4- Les étapes de la nodulation</b> .....	22
<b>IV.2. Mycorhizes</b> .....	24
<b>IV.2.1- Les différents types de symbioses mycorhiziennes</b> .....	24
<b>IV.2.2- Cycle de vie des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA)</b> .....	26
<b>IV.2.3- Rôles des mycorhizes</b> .....	29
<b>IV.3. Autre rôles des organismes du sol</b> .....	30
<b>IV.3.1- Solubilisation du Phosphate</b> .....	30
<b>IV.3.2- Production des phytohormones</b> .....	31
<b>V. Implications des organismes du sol dans la protection des cultures (lutte biologique)</b> .....	32
<b>V.1. Quelques rappels concernant les organismes pathogènes du sol</b> .....	32
<b>V. 2. Méthodes de lutte</b> .....	33
<b>V.2.1. Lutte biologique contre les maladies des plantes par l'utilisation des microorganismes antagonistes du sol</b> .....	34
<b>V.2.2. Quelques exemples de microorganismes antagonistes du sol</b> .....	35
<b>Références bibliographiques</b> .....	39

# Introduction

## INTRODUCTION

Le sol constitue le support des racines des plantes et joue également un rôle primordial dans la fourniture d'eau et la nutrition des plantes.

Il est à la fois un support pour les êtres vivants, un réservoir et lieu d'échanges d'éléments nutritifs (minéraux et organiques) indispensables à la croissance des végétaux, un régulateur des échanges et des flux dans l'écosystème et un lieu de transformation de la matière organique (Gobat *et al.*, 2003).

C'est également un formidable réservoir de biodiversité microbienne et faunistique qui participent activement aux flux de matière et d'énergie (Lévêque, 2001).

Au sein du sol, les multiples interactions trophiques et biochimiques qui s'y déroulent jouent un rôle prédominant pour le fonctionnement des écosystèmes.

**Sol ? Sa composition ? Racines et Rhizosphère ? Organismes du sol ? Interactions biologiques ?** Ce polycopié fait l'objet de répondre et d'éclaircir ces notions.

Ce polycopié de « *Biologie du sol* » est divisé en cinq parties. Le contenu de la première partie concerne des rappels sur la composition du sol et la rhizosphère. Après cette partie introductive, les principales populations de la rhizosphère sont présentées en détail dans la partie 2.

Les interactions biologiques au sein du sol, synergiques et antagonistes, sont énoncées dans la partie 3. On y aborde les notions du mutualisme, du commensalisme, de la compétition, de la prédation, du parasitisme et de l'antibiose.

Les implications des organismes du sol dans la nutrition et la croissance des plantes ainsi que dans la protection des cultures sont énoncées dans les parties 4 et 5 respectivement.

Chaque partie inclut des illustrations afin d'aider le lecteur à mieux appréhender les notions présentées.

## I. Rappels sur la composition du sol et la rhizosphère

### I.1. Définition

Le sol peut être défini comme un assemblage organo-minéral et comme tel, il est fortement dépendant et influencé par les processus biologiques. Il est composé par un assemblage stable mais non consolidé de trois composantes : (1) de la matière organique, (2) de la matière minérale et (3) de la matière organo-minérale et inclut un ensemble d'organismes vivants qui lui est spécifique (Lavelle et Spain, 2001)

Selon Gobat *et al.* (2010), le sol est la couche la plus externe, marquée par les êtres vivants, de la croûte terrestre. Il est le siège d'un échange intense de matière et d'énergie entre l'air, l'eau et les roches. Le sol, en tant que partie de l'écosystème, occupe une position-clé dans les cycles globaux des matières.

### I.2. Constituants du sol

Le sol est un milieu poreux constitué d'un ensemble de cinq fractions différentes : les minéraux solides, la matière organique, la fraction vivante, la phase gazeuse, et la phase liquide (Morel, 1989). Les proportions volumiques de ces éléments varient essentiellement en fonction du type de sol et de son état d'humidité.

Le sol provient en général de la désagrégation de la roche mère (*fraction minérale*), par l'effet combiné des facteurs physiques, chimiques et biologiques. La roche mère se morcelle en éléments plus ou moins grossiers. Un sol dont la composition est équilibrée comprend 45% de substances minérales (avec 2/3 de sables et 1/3 de limons, d'argiles et un peu de calcaire).

Le sol possède aussi des constituants *organiques*, représentés par les débris de la couverture végétale et l'humus, et des constituants *gazeux* circulant dans ses interstices, essentiellement dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>), oxygène (O<sub>2</sub>), azote (N<sub>2</sub>), vapeur d'eau (H<sub>2</sub>O).

Les débris végétaux (feuilles et bois mort dans les forêts, paille ou chaumes dans les terres cultivées...) représentent une source de *matière organique* pour le sol. Ces débris sont fragmentés puis *minéralisés*, et subissent aussi un processus d'*humification*.

Par une triple action mécanique, chimique et biologique, les organismes du sol interviennent dans les processus de décomposition de la matière organique. Ces trois actions participent à la fois à la formation du sol (pédogenèse) et à l'entretien de sa fertilité.

La *minéralisation* consiste en la libération des éléments chimiques qui sont dans les divers composés organiques (carbone, azote, oxygène...) de la litière sous forme de

substances minérales diverses. Ce sont les organismes décomposeurs, bactéries et champignons, qui principalement réalisent cette minéralisation. Les protéines par contre sont minéralisées au cours de diverses réactions chimiques par les microorganismes du sol, avec tout d'abord une minéralisation en composés ammoniacaux ( $\text{NH}_4^+$ ) puis par un processus de nitrification en nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ) et enfin en nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ). La partie non minéralisée subira l'*humification* : formation de l'humus par processus physico-chimiques. L'humus est formé d'acides humiques, d'acides fulviques et d'humine. L'humification est une mise en réserve de la matière organique végétale qui est présente sur le sol sous forme de déchets. L'humification est un phénomène très lent (2 à 3 ans), ainsi que l'utilisation de ces réserves de matière organique.

La *matière vivante*, visible ou non à l'œil nu, représente une quantité pas toujours facile à réaliser. Dans les sols, on trouve par exemple (Davet, 1996):

- Des bactéries 2,5 à 10 tonnes par hectare de biomasse ;
- Des champignons: 1 à 10 tonnes par hectare de biomasse ;
- Des algues: 100 à 500 kg par hectare de biomasse ;
- Des protozoaires: 150 à 700 kg par hectare de biomasse ;
- Des nématodes: 150 à 400 kg par hectare de biomasse ;
- Des acariens: environ 3 kg par hectare de biomasse ;
- Des collemboles: environ 2 kg par hectare de biomasse ;
- Des racines: 2 à 12 tonnes par hectare de biomasse (matière sèche).

Donc, on trouvera dans le sol des phases solides, liquides et gazeuses (Tableau 1). Un sol équilibré à 25% de son volume occupé par des cavités remplies d'eau et d'air. La capacité de rétention de l'eau dans les sols dépend de leur porosité. L'eau se retrouve généralement dans les pores. Elle y est retenue par des forces physiques qui sont d'autant plus grandes que les pores sont plus petits.

Le sol peut être acide, neutre ou alcalin, selon le pH de l'eau contenue dans les pores. Le pH du sol conditionne la répartition des organismes dans le sol. Il dépend du  $\text{CO}_2$ , des sels minéraux, des molécules organiques dissoutes dans l'eau de rétention et de la composition du complexe argilo-humique formé par l'association des colloïdes minéraux et des composés humiques.

Le sol est donc composé de différentes couches superposées appelées horizons; l'ensemble des horizons détermine le profil d'un sol. Le plus souvent, on retient principalement quatre horizons pour déterminer le profil d'un sol (Figure 1).

Tableau 1 : les principaux constituants du sol (Soltner, 2015)

Constituants	Constituants solides		Constituants liquides	Constituants gazeux
	Minéraux	Organiques		
Origine	Désagrégation physique et altération biochimiques des roches	Décomposition des êtres vivants	Précipitations, nappes, ruissellement	Air hors sol, matières en décomposition, respiration
Critères de classement	Taille (granulométrie) Qualité (minéralogie)	Etat (vivants, morts) Qualité chimique (originelle, transformée)	Origine météorique, phréatique Etat physique (potentiel hydrique) Qualité chimique	Origine (air, organismes) Qualité chimique
Catégories	Selon granulométrie -Squelette (>2mm) -terre fine (<2mm)  Selon minéralogie -quartz -minéraux silicatés -min. carbonatés	-Organismes vivants -Organismes morts -Matières organiques héritées : cellulose, lignine, résines -Matières organiques humifiées : acides fulviques et humiques, humines	- eau  - substances dissoutes : glucides, alcools, acides organiques et minéraux, cations et anions	- gaz de l'air : N <sub>2</sub> , O <sub>2</sub> , CO <sub>2</sub>  - Gaz issus de respiration et de la décomposition des organismes : CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> , CH <sub>4</sub> , NH <sub>3</sub>

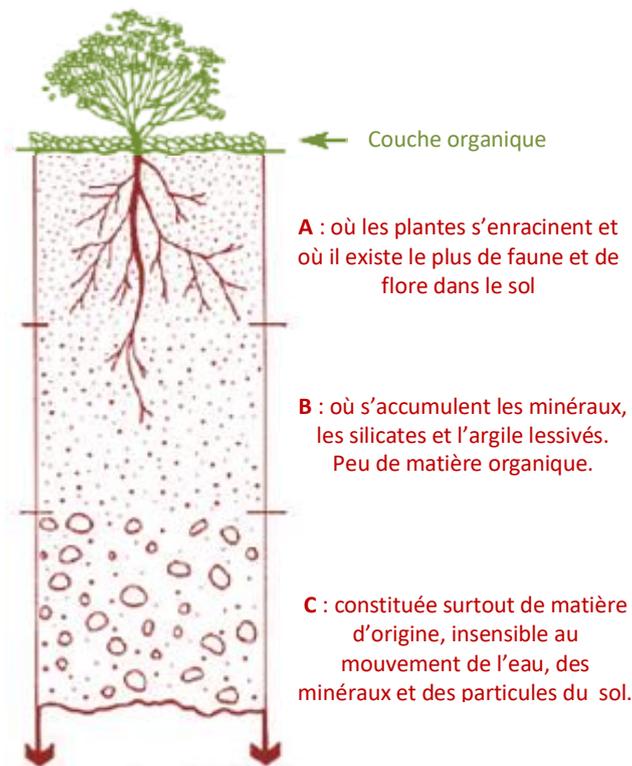


Figure 1 : Couches du sol (Anonyme 1)

### I.3. Le sol comme habitat des organismes

Le sol constitue l'un des écosystèmes les plus complexes de la nature, et l'un des habitats les plus diversifiés sur terre : il abrite des milliers d'organismes différents, qui interagissent et contribuent aux cycles globaux qui rendent possible la vie (Heywood, 1995).

Les organismes du sol sont généralement subdivisés en plusieurs groupes selon leur taille (Figure 2):

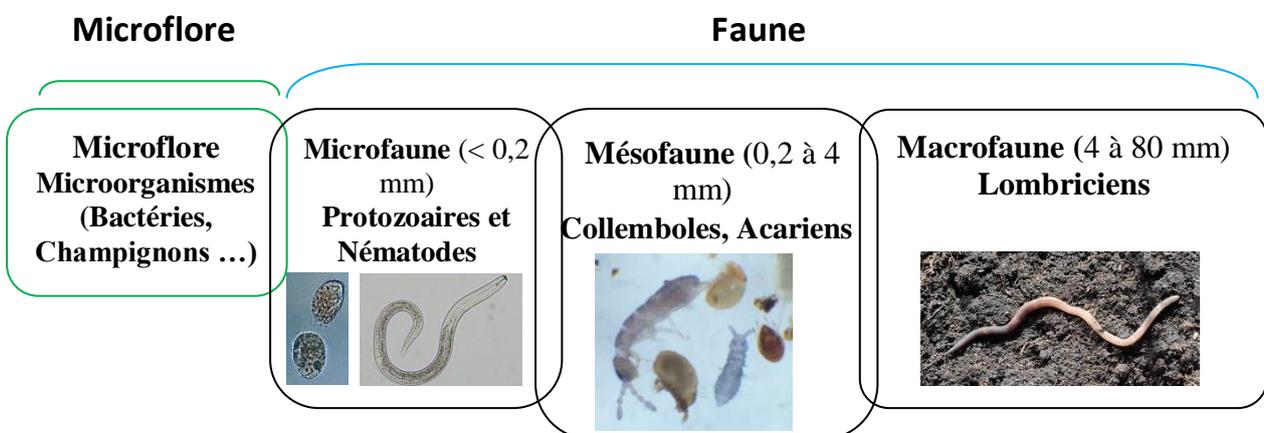
**La microfaune** dont les organismes sont généralement de taille inférieure à 0,2 mm. Les protozoaires et les nématodes constituent l'essentiel de la microfaune.

**La mésofaune** est composée d'individus de 0,2 à 4 mm de longueur, visible à la loupe. Les Collemboles et les Acariens forment l'essentiel de cette mésofaune, avec aussi les petits Myriapodes (tels les Symphyles) et les plus petits insectes ou leurs larves.

**La macrofaune** comprend aux organismes ayant une taille comprise entre 4 à 80 mm, visible à l'œil nu. Elle est composée des lombricides ou vers de terre, les insectes supérieurs, les myriapodes, de nombreux ordres d'arachnide et les mollusques.

La **mégafaune** renferme enfin les animaux de grande taille; animaux dont l'activité pédologique se limite essentiellement à une remontée des matériaux correspondant à la confection des terriers : crabes de terre, taupes, rats ...

La **microflore** qui comprend des organismes microscopique (moins de 0,1 mm) comme les algues, les bactéries, les champignons, les lichens, et les actinomycètes.



**Figure 2** : Les organismes du sol : faune et flore

#### I.4. La rhizosphère

Le concept de « rhizosphère » a été introduit pour la première fois en 1904 par Lorenz Hiltner (Hiltner, 1904), et ceci pour décrire la zone sous l'influence biologique et biochimique des racines. Le terme « rhizo » vient du grec signifiant « racine » tandis que le terme « sphère » dérive du grec ancien « sphaira » décrivant une balle, un globe.

Selon Gobat *et al.*, 2003, la rhizosphère se distingue en trois parties :

- L'**endorhizosphère** : volume ou structure à l'intérieur de la racine qui permet des échanges avec les organismes du sol.
- Le **rhizoplan** où la surface des racines dont la microflore est extraite par agitation vigoureuse des racines préalablement lavée, en plus c'est le lieu d'excrétion et d'échanges biochimiques avec le sol.
- L'**exorhizosphère** ou **sol rhizosphérique** (sol lie à la racine par opposition au sol distant environ 1mm de rayonnement autour des racines).

Les racines produisent et sécrètent continuellement des composés dans la rhizosphère (Bais *et al.*, 2006). Cette dernière est décrite comme « une étroite zone du sol sujette à l'influence des racines, ce qui se manifeste par la perte ou l'exsudation de substances affectant l'activité microbienne » (Westover *et al.*, 1997). On distingue en général le rhizoplan qui est l'interface racine/sol et le sol rhizosphérique situé au voisinage immédiat de la racine et soumis à son influence.

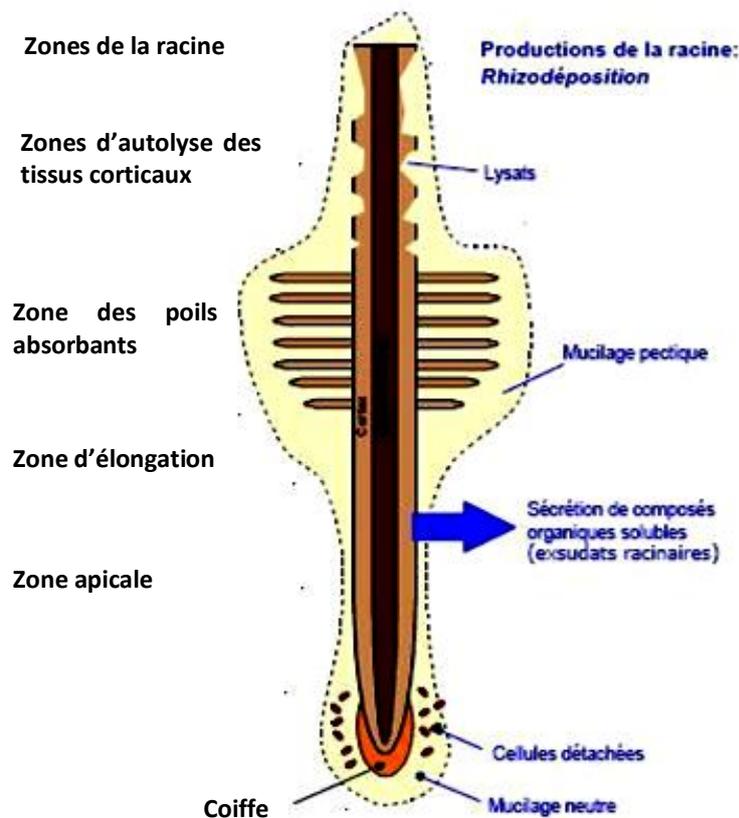
Au niveau de la rhizosphère, les racines libèrent des composés sous forme de mucilage, plus de 40% des produits de photosynthèse passent dans le système racinaire (Whipps, 2011). Les exsudats représentent la partie la plus importante des substances libérées par les racines, surtout dans la région apicale (Figure 3). C'est également celle qui est la plus rapidement métabolisée par les microorganismes.

Selon Lesuffleur *et al.* (2007), l'exsudation est définie comme la libération de composés solubles de faible poids moléculaire. Ces exsudats sont généralement composés de sucres, d'acides aminés, de facteurs de croissance, de vitamines, d'enzymes et d'acides organiques. Il est apparu que les bactéries étaient capables de localiser les racines grâce aux exsudats tels que les hydrates de carbone ou les acides aminés, qui stimuleraient leur chimiotaxie (Somers *et al.*, 2004). De même, de nombreuses bactéries se multiplient dans

la rhizosphère en réponse à la libération de flavonoïdes (Hartwig *et al.*, 1991) et, en retour, stimulent l'exsudation de ces composés dans la rhizosphère (Recourt *et al.*, 1991).

Les exsudats racinaires représentent une source nutritionnelle pour la microflore rhizosphérique, et qui agissent soit en stimulant ou en inhibant certaines espèces (effet rhizosphérique) (Bertrand *et al.*, 2000 ; Ann *et al.*, 2003). En outre, la compétition entre les microorganismes pour les nutriments et la colonisation des sites contribue à cette dynamique microbienne au niveau de la rhizosphère.

La structure des communautés microbiennes demeure complexe et dépend de la composition des exsudats racinaires mais également de l'âge de la plante, du type de racines et de la composition du sol (Chiarini *et al.*, 1998 ; Yang et Crowley, 2000).



**Fig. 3:** Schéma simplifié d'une racine fine et des rhizodépôts en fonction de la structure racinaire (Aragno et Tarnawski, 2002).

## II. Les principales populations de la rhizosphère

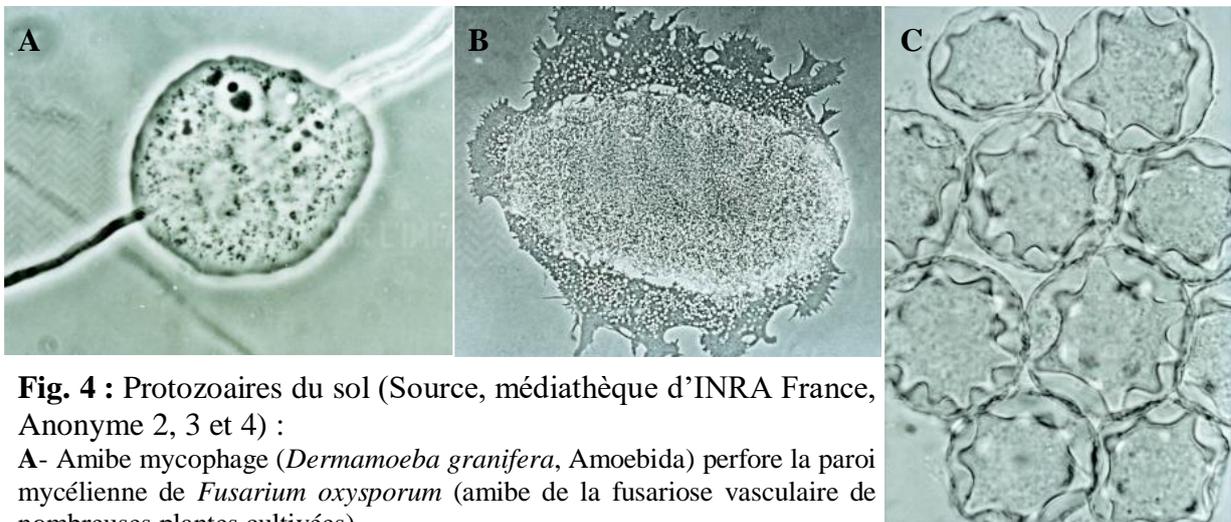
### II.1. La microfaune : (Les protozoaires et les nématodes)

Les protozoaires, ces organismes unicellulaires sont hétérotrophes et capables de se déplacer.

Les protozoaires sont particulièrement abondants dans les premiers dix centimètres du sol. Ils sont d'autant plus nombreux quand les sols sont humides et riches en matières organiques. Les protozoaires comportent surtout des consommateurs de bactéries, des algues, des prédateurs d'autres protozoaires et des champignons comme l'amibe mycophage *Dermamoeba granifera* (Figure 4A).

Les protozoaires sont des acteurs essentiels dans la régulation des flores bactériennes dont ils assurent surtout le rajeunissement des populations (ex : bactériophage *Leptomyxa reticulata*) (Figure 4B).

Plusieurs espèces de protozoaires du sol se montrent très ubiquistes et se retrouvent dans des conditions climatiques différentes. Dans les conditions défavorables, beaucoup de protozoaires ont la faculté de s'enkyster (Figure 4C).



**Fig. 4 :** Protozoaires du sol (Source, médiathèque d'INRA France, Anonyme 2, 3 et 4) :

**A-** Amibe mycophage (*Dermamoeba granifera*, Amoebida) perfore la paroi mycélienne de *Fusarium oxysporum* (amibe de la fusariose vasculaire de nombreuses plantes cultivées).

**B-** Protozoaire *Leptomyxa reticulata* entoure une microcolonie bactérienne.

**C-** Amibe bactériophage enkystée (*Acanthamoeba comandoni*, Amoebida, Protozoa).

Les Nématodes (ou Némathelminthes) - aussi parfois appelés anguillules - forment un groupe zoologique homogène par leurs caractères anatomiques et morphologiques mais très diversifiés par leurs modes de vie. Ils possèdent une structure filiforme relativement simple (Figure 5).

Certains nématodes du sol se nourrissent de microorganismes : protozoaires, bactéries, champignons, levures, algues ou autres nématodes... D'autres s'attaquent aux plantes (phytophages) dont ils se nourrissent en provoquant une incidence économique très importante à l'échelle mondiale, car ils s'attaquent aussi bien aux grandes cultures qu'aux cultures maraîchères, florales et fruitières. Les espèces de nématodes les plus répandues et causant les plus gros dégâts dans le monde appartiennent au genre *Meloidogyne* (Anguillule ou Nématode à galles des racines) (Figure 5).



**Fig. 5 :** *Meloidogyne* (Anonyme 5)  
Nématode à galles des racines

## II.2. La mésofaune (*Collemboles*)

Les Collemboles, appartenant à la sous-classe des Aptérygotes, sont aptères et amétaboles (c'est-à-dire dépourvus d'ailes et ne passant pas par une phase larvaire). La plupart sont de petite taille (inférieure à 5 mm de long) et lucifuges (fuient la lumière, préfèrent l'obscurité) et vivent dans les premiers centimètres du sol, à l'abri de la lumière directe (quelques espèces descendent jusqu'à 30 cm de profondeur).

Ils jouent un rôle essentiel dans la dissémination et le contrôle de la microflore du sol (bactéries, champignons) et participent donc indirectement à la transformation de la matière organique et au cycle des nutriments (azote, phosphore, potassium, etc...), assurant ainsi *la mise à disposition* d'éléments essentiels pour la nutrition des végétaux (Hopkin, 2002).

Les collemboles contribuent positivement à la qualité des sols. Certains d'entre eux notamment Onychiuridae (Figure 6) contribuent à *la création de microporosité* dans le sol (Coleman *et al.*, 2004).

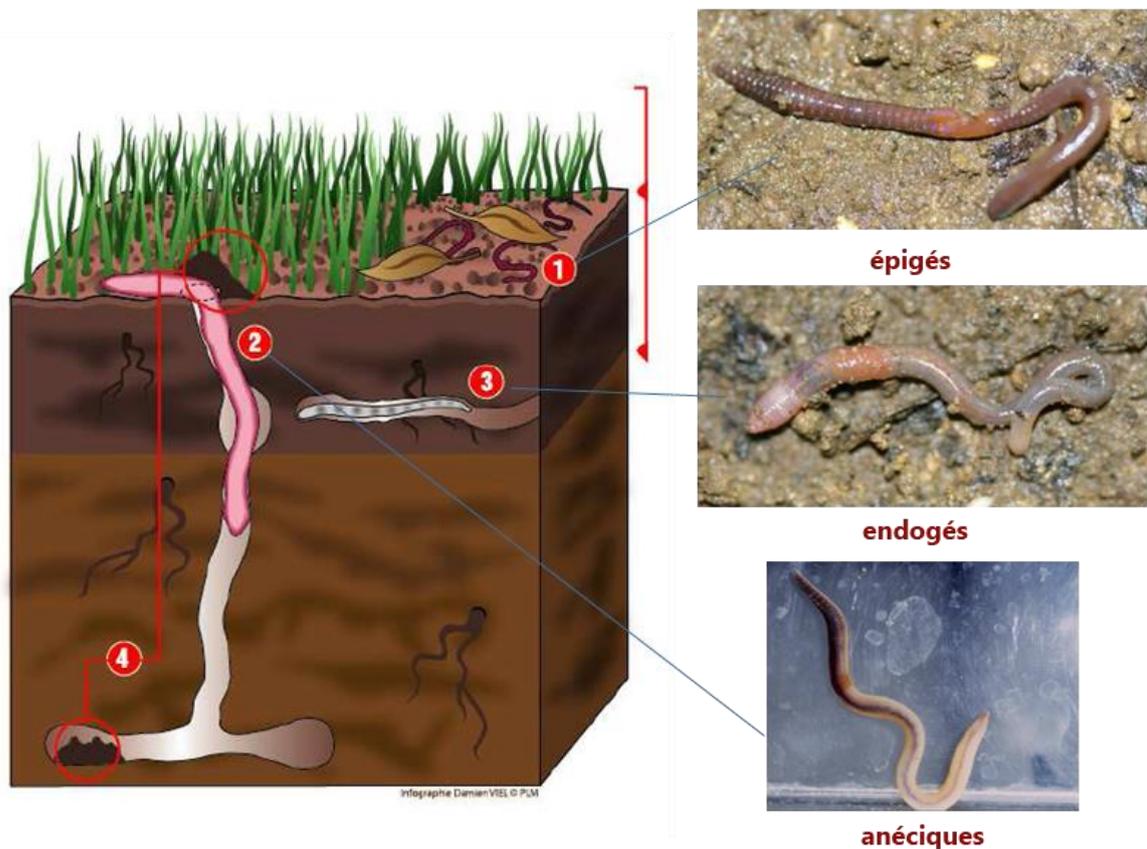


**Fig. 6 :** Collembole, Onychiuridae  
(Anonyme 6)

## II.3. La macrofaune : lombricides ou vers de terre

Les vers de terre ou les lombriciens (Annélides, Oligochètes) représentent une composante majeure de la macrofaune du sol puisque, dans la plupart des écosystèmes terrestres, ils dominent en biomasse.

Bouché (1971) a distingué trois classes écologiques distinctes de vers de terre, suivant des paramètres morphologiques et comportementaux (physiologiques) reflétant leurs mode de vie et activité dans le sol: (1) les épigés, (2) les anéciques et (3) les endogés (Figure 7).



**Fig. 7 :** Catégories écologiques des vers de terre (Anonyme 7)

Les *épigés* sont des vers pigmentés (une coloration rouge foncé), de petite taille et fortement mobiles qui vivent dans les premiers centimètres du sol et dans la litière. Ils se nourrissent des matières organiques en décomposition et de toute autre matière organique résiduelle à la surface du sol. Ils participent activement au fractionnement de la matière organique (MO). Ces vers de terre creusent peu ou pas de galeries.

La classe des *anéciques* sont des vers à pigmentation brune et de grande taille qui vivent dans des galeries verticales permanentes et ouvertes en surface. Ils se nourrissent de matière organique (la litière) qu'ils viennent chercher à la surface la nuit et enfouissent dans leur galerie. Ces vers de terre sont caractérisés par une forte activité dans le sol. Ils

rejettent des déjections à la surface du sol (turricules), généralement plus riches en matière organique (C, N) et phosphore.

Les *endogés* sont des vers non pigmentés, de taille moyenne, vivant généralement dans les premiers centimètres de sol et ne remontent rarement à la surface. Ils creusent des galeries temporaires, horizontales à sub-horizontales très ramifiées. Ils se nourrissent de matières organiques plus ou moins dégradées (racines mortes, humus). Ces vers de terre créent une structure grumeleuse qui joue un rôle sur la rétention et l'infiltration de l'eau dans le sol.

Par leurs modes de vie, les vers de terre agissent sur les propriétés du sol (capacités de rétention et d'infiltration de l'eau ...), interviennent sur le recyclage des matières organiques et favorisent les activités biologiques (minéralisation).

En milieu cultivé, les populations de vers subissent des agressions directes ou indirectes liées aux pratiques culturales chimiques et/ou mécaniques comme le labour, l'application de pesticides ou le tassement du sol.

#### **II.4. La microflore (microorganismes)**

La microflore du sol est constituée par l'ensemble des communautés de champignons, de bactéries, d'actinomycètes et d'algues qui jouent un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et d'autres éléments, exercent également des effets *bénéfiques* ou *délétères* sur la croissance et la santé des plantes.

Parmi les microorganismes bénéfiques, il ya les champignons mycorrhiziens, qui entretiennent des associations symbiotiques avec les racines des végétaux. Ils apportent à la plante des éléments nutritifs, essentiellement le phosphore, utiles à sa croissance, et d'autre part ils renforcent ses défenses naturelles vis-à-vis de stress d'origine biotique ou abiotique.

Le champignon filamenteux *Trichoderma* crée une barrière physique et stimule le développement racinaire par libération d'éléments nutritifs et minéraux. Il est antagoniste contre les champignons pathogènes par production d'enzymes cellulosiques et grâce à la production de molécules à activité biocide.

Les actinomycètes font un groupe de bactéries appartenant à la microflore du sol, qui joue un rôle important dans la décomposition des matières organiques.

Au niveau de la rhizosphère, les bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique comme le *Rhizobium* des Légumineuses et les algues bleues (Cyanophycées) en rizières. Cette faculté permet d'accorder à la microflore un rôle utile.

D'autres microorganismes, en particulier les bactéries du genre *Bacillus* ou *Pseudomonas* qualifiées de « PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria », sont également capables de stimuler la croissance des plantes et de s'opposer à l'activité d'agents phytopathogènes.

La rhizosphère regroupe aussi des microorganismes à effets délétères qui peuvent engendrer des dégâts considérables.

### III. Interactions biologiques

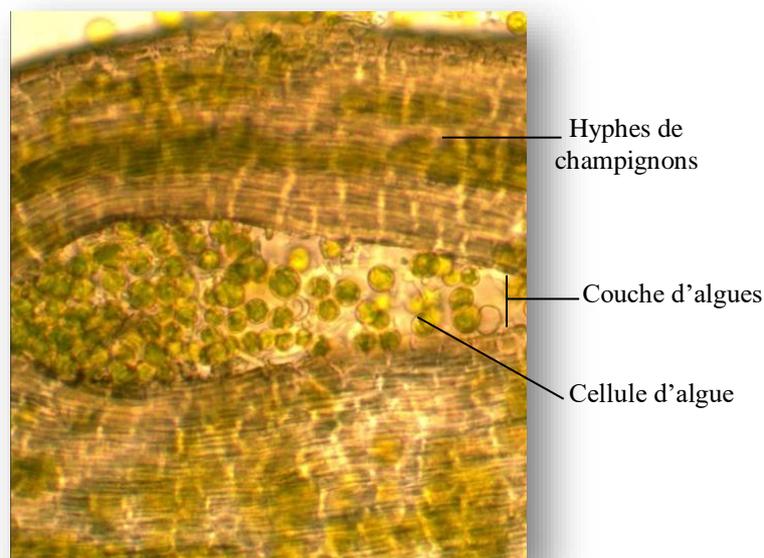
#### III.1. Interactions synergétiques

##### III.1.1. Mutualisme

C'est un phénomène d'association dans laquelle les deux partenaires trouvent un avantage et sont capables de vivre indépendamment l'un de l'autre mais peuvent tirer un profit mutuel d'un éventuel voisinage. Le mutualisme peut être facultatif ou obligatoire. L'association obligatoire et indispensable entre deux espèces est une forme de mutualisme à laquelle on réserve le nom de *symbiose*. Dans cette association, chaque espèce ne peut survivre, croître et se développer qu'en présence de l'autre.

La symbiose est la forme la plus évoluée des interactions positives entre espèces et représente le type de mutualisme le plus achevé.

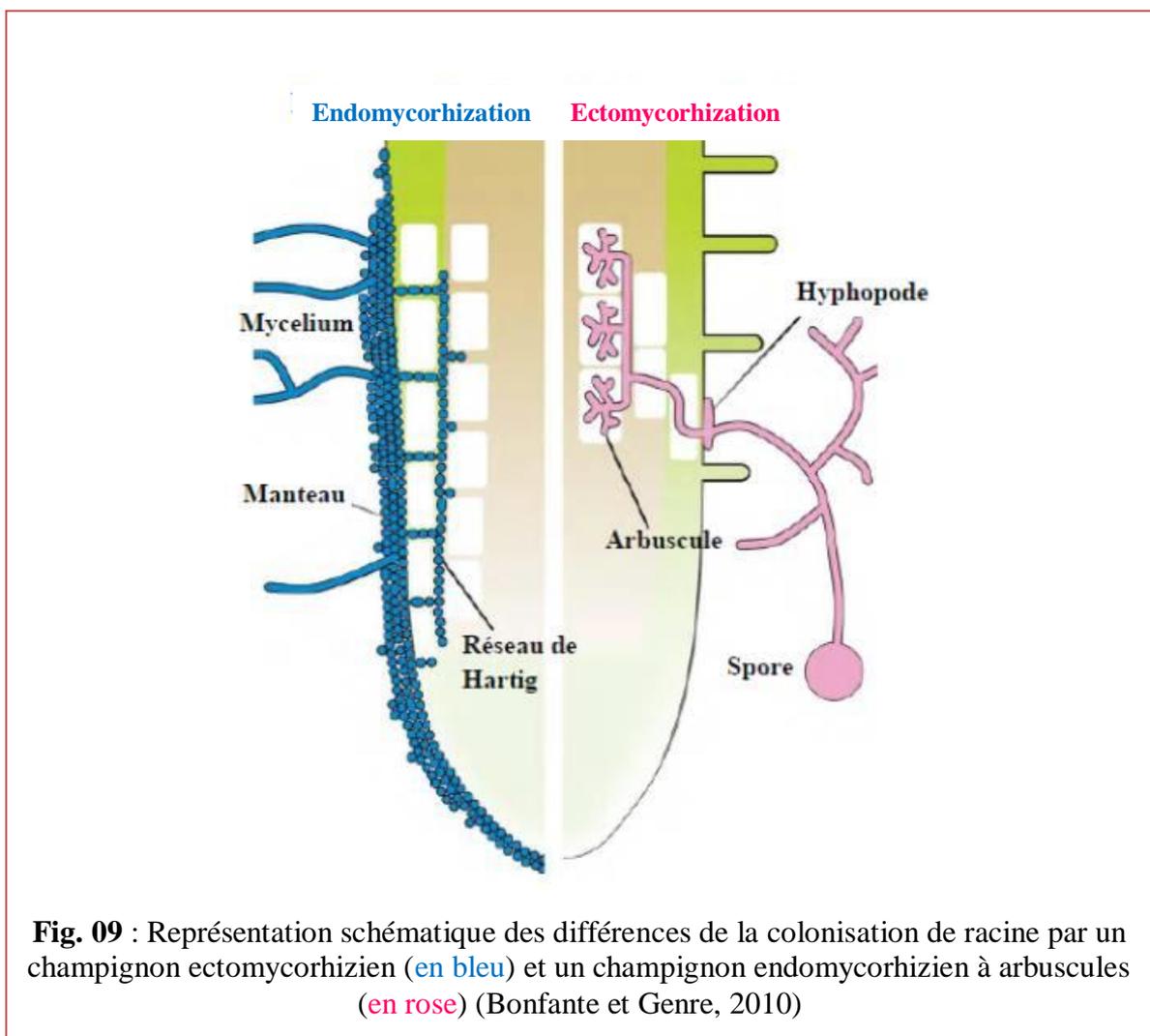
Les lichens représentent un exemple de symbiose d'importance écologique très considérable. Ils résultent de l'association obligatoire d'un champignon et d'une algue (Figure 8).



**Fig. 8** : Préparation microscopique de lichen montrant l'association entre les hyphes du champignon et une algue verte. Grossissement x400. (Anonyme 8)

Au niveau du sol, certains champignons sont également capables de former des symbioses mutualistes avec des plantes, plus particulièrement avec leurs racines. On parle d'endomycorhize ou d'ectomycorhize selon la localisation interne ou externe du champignon aux cellules racinaires (Figure 9). Cette symbiose se traduit par un échange entre les deux partenaires.

Un autre exemple des plus notoires est celui des bactéries fixatrices de l'azote du genre *Rhizobium* qui sont associées aux légumineuses vivant dans des nodosités qui se forment sur les racines de ces plantes (Figure 10). Les nodosités sont des organes d'échange métabolique entre les bactéries et les plantes. Elles vont permettre aux bactéries de bénéficier d'un habitat protecteur et d'un apport en substrats carbonés. En échange, les bactéries vont fixer et réduire l'azote atmosphérique en ammonium, directement assimilable par les plantes hôtes.



**Fig. 09** : Représentation schématique des différences de la colonisation de racine par un champignon ectomycorhizien (en bleu) et un champignon endomycorhizien à arbuscules (en rose) (Bonfante et Genre, 2010)



**Figure 10** : Présence de nodules sur une plante de pois chiche (Zaim, 2016)

### III.1.2. Commensalisme

C'est une relation où un organisme tire profit de la présence d'un autre sans que ce dernier n'en tire ni avantage ni nuisance et ne soit affecté par la présence du premier. Les deux organismes exercent l'un sur l'autre des coactions de tolérance réciproque.

La plupart des cas de commensalisme concerne l'utilisation d'un produit secondaire du métabolisme d'une autre espèce.

Des cas de commensalisme existent au niveau de la rhizosphère notamment les changements dans les conditions environnementales (humidité, pH, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, le potentiel osmotique, etc.) par un micro-organisme rendant ainsi un climat favorable pour le développement d'un autre. Aussi, certains organismes dégradent ou neutralisent des substances toxiques favorisant ainsi la croissance des autres (Curl et Truelove, 1986).

### III.2. Interactions antagonistes

Le terme d'antagonisme désigne une inhibition ou une action défavorable d'un organisme vis-à-vis d'un autre à l'intérieur d'une population mixte (Curl et Truelove 1986). L'antagonisme se manifeste généralement soit par une compétition, un parasitisme, ou par une antibiose.

### III.2.1. Compétition

La compétition désigne la concurrence entre deux ou plusieurs organismes pour s'assurer un accès suffisant aux ressources du milieu. Elle concerne soit les éléments nutritifs, l'espace ou les autres facteurs environnementaux qui deviennent limitatifs pour la croissance. . On peut en observer deux types de compétition :

- la compétition *intraspécifique*, entre les organismes d'une même espèce, qui dépend de la densité des populations.
- La compétition *interspécifique*, met en concurrence (directe ou non) des espèces différentes, pour l'utilisation d'une ressource (alimentaire ou refuge).

Dans la rhizosphère, l'effet sélectif des exsudats racinaires sur la microflore serait le résultat de la compétition qui oppose les souches à croissance lente et les souches à croissance rapide.

### III.2.2. La prédation

Le prédateur est tout organisme libre qui se nourrit aux dépend d'un autre. Il tue sa proie pour la manger. Les prédateurs peuvent être polyphages (s'attaquant à un grand nombre d'espèces), oligophages (se nourrissant de quelques espèces), ou monophages (ne subsistant qu'au dépend d'une seule espèce).

La prédation joue un rôle significatif dans la régulation des effectifs des populations et l'organisation des peuplements. En effet, les prédateurs limitent l'abondance de leurs proies, éloignant d'autant celles-ci de leur densité de saturation. De ce fait, ils peuvent contribuer à diminuer la compétition intra- et interspécifique.

Dans les agro-écosystèmes, on considère la prédation comme la consommation et le contrôle des ravageurs par les auxiliaires. Elle concerne pourtant l'ensemble des communautés présentes dans le système. On observe ainsi certains prédateurs consommer d'autres prédateurs ou des détritivores en plus des ravageurs. La rupture des équilibres biologiques due aux traitements insecticides provoque une explosion des populations de ravageurs.

### III.2.3. Le parasitisme

Le parasite est un organisme qui vit au dépend de son hôte : il est au moins, à un stade de son développement, lié à la surface (ectoparasite) ou à l'intérieur (endoparasite) de

son hôte dans un but nutritionnel. L'hôte fournit au parasite l'habitat et les ressources dont il a besoin pour vivre.

On peut considérer le parasitisme comme un cas particulier de la prédation. Cependant, le parasite n'est pas vraiment un prédateur car il n'a pas pour but de tuer l'hôte. Le parasite doit s'adapter pour rencontrer l'hôte et survivre au détriment de ce dernier. L'hôte doit s'adapter pour ne pas rencontrer le parasite et s'en débarrasser si la rencontre a eu lieu. Tout comme les prédateurs, les parasites peuvent être polyphages, oligophages ou monophages.

La rhizosphère qui héberge une large variété de populations microbiennes, constitue un milieu favorable pour l'apparition du parasitisme. Exemple, le parasitisme chez les champignons (mycoparasitisme) où un champignon est parasité par un autre champignon. Le champignon antagoniste *Trichoderma* parasite les champignons phytopathogènes comme le *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii* et d'autres.

#### III.2.4. Antibiose

L'antibiose est un phénomène par lequel diverses substances sécrétées par un organisme présentent un effet antagoniste sur les organismes d'une autre espèce. La microflore tellurique renferme des microorganismes capables de synthétiser ces substances aux propriétés antifongiques et/ou antibiotiques.

L'antagonisme par antibiose est un mode d'action très répandu chez le champignon *Trichoderma* qui repose sur la production de métabolites secondaires de nature diverse, exerçant un effet inhibiteur voire létal sur des agents pathogènes (Vinale *et al.*, 2007). Certaines souches rhizosphériques de *Bacillus* agissent par antibiose contre les champignons phytopathogènes (Zaim *et al.*, 2013).

### IV. Implications des organismes du sol dans la nutrition et la croissance des plantes

Certains microorganismes rhizosphériques exercent des effets bénéfiques sur la croissance de la plante en influençant avantageusement l'hôte végétal par **la stimulation directe de la croissance** (fixation de l'azote, la solubilisation d'éléments nutritifs facilitant leur absorption par la plante comme le phosphate, et production des phytohormones) ou/et en le **protégeant contre l'infection par des phytopathogènes** (Westover *et al.*, 1997).

## IV.1. Fixation de l'azote

### IV.1.1- Le cycle d'azote

Le cycle de l'azote est complexe en raison du grand nombre de transformations de l'azote dans l'environnement et de la difficulté pour les êtres vivants à l'incorporer.

Les différentes formes azotées sont réparties dans trois compartiments principaux constitués par l'atmosphère, le sol et l'eau associée et la biomasse. L'atmosphère terrestre est composée à près de 80% de  $N_2$ . L'azote est un élément nutritif important dont les plantes ont besoin en grande quantité pour la croissance, la photosynthèse et la reproduction. Il est un élément essentiel de la structure des protéines et dans la constitution de nombreuses molécules organiques. La force du triple liaison, qui relie les deux atomes de N, rend ce composé indisponible pour la plupart des êtres vivants.

L'azote du sol, dont la source principale est l'atmosphère, présente plusieurs voies d'évolution: La fixation biologique, La minéralisation (ammonification et nitrification), la dénitrification, la volatilisation ammoniacale et immobilisation.

La fixation biologique de l'azote est la transformation du  $N_2$  de l'atmosphère en ammoniac par des microorganismes spécialisés libres ou symbiotiques et son intégration directe dans le métabolisme de la plante. Après fixation, l'azote moléculaire aboutit à la formation de substances azotées organiques qui, une fois au sol, subissent la minéralisation.

Le sol joue un rôle clé dans le cycle d'azote des écosystèmes terrestres en tant que réservoir principal. Dans le sol, l'azote est présent sous différentes formes : l'azote organique et minéral.

L'azote sous forme organique résulte de la matière organique du sol à laquelle s'agrège des résidus de culture ou des déjections animales. Il est converti en même temps par hydrolyse et désamination en acides aminés ou en azote ammoniacal.

L'azote minéral se produit en trois étapes : l'ammonification, l'oxydation de l'ammonium et l'oxydation du nitrite ; les deux dernières étapes sont combinées dans ce qu'on appelle la nitrification.

L'azote minéral provient de la décomposition correspondante à la dépolymérisation de la matière organique azotée sous l'action des enzymes extracellulaires de bactéries et de champignons. Ce processus s'appelle la minéralisation de l'azote du sol. Les microorganismes nitrificateurs transforment l'azote organique sous forme des ions de nitrates ( $NO_3^-$ ) et d'ammonium ( $NH_4^+$ ) lors de l'ammonification. Les plantes utilisent ces

ions puisés par leurs racines pour fabriquer de la matière organique azotée. Et le cycle recommence.

La nitrification est un processus aérobie strict qui se réalise en deux étapes par des bactéries autotrophes et certains champignons (Costa *et al.*, 2006) :

- (i) Oxydation par les bactéries nitrosantes (*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*) réalisant la nitrosation :



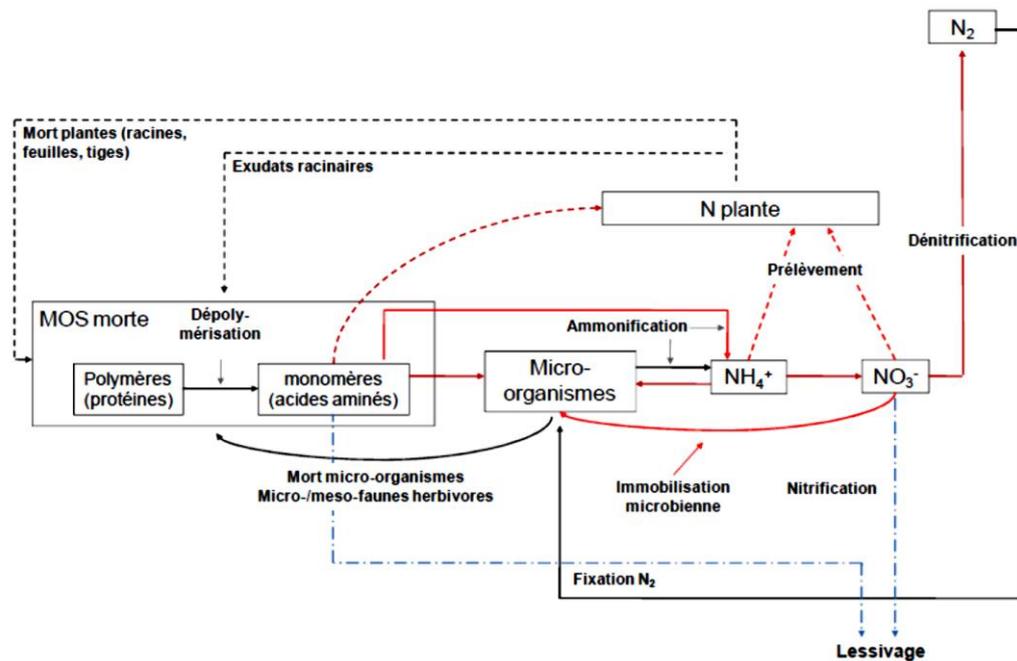
- (ii) Oxydation par des bactéries nitrifiantes (*Nitrobacter*, *Nitrococcus*) réalisant la nitrification :



Les pertes d'azote peuvent avoir lieu sous forme réduite, lors de la volatilisation de  $\text{NH}_3$ , et sous forme oxydée, puisque les produits de la nitrification de  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NO}_3^-$ , sont susceptibles d'être perdus par réduction en gaz, via la dénitrification, ou par lixiviation (Figure 11).

La dénitrification est un processus bactérien de respiration alternatif qui s'opère sous l'action de bactéries spécifiques, satisfaisant leur besoin en oxygène par une désoxygénation des ions nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) comme accepteur final d'électrons sous l'effet des enzymes nitrate réductase dans lequel les nitrates sont réduits en une forme gazeuse azotée,  $\text{N}_2\text{O}$  ou  $\text{N}_2$  (Figure 11).

La lixiviation des nitrates se produit lors de l'écoulement vertical de l'eau de pluie à travers le sol vers les eaux souterraines et constitue ainsi une source potentielle de pollution de la nappe phréatique. Ils peuvent également, s'ils n'ont pas migré à trop grande profondeur, remonter dans le profil du sol par capillarité, en période sèche (Figure 11). La faculté des nitrates à être lixiviés est due à leur charge négative, qui ne leur permet pas d'être retenus par les colloïdes du sol chargés négativement. Ainsi, la capacité d'échange anionique du sol est faible. Grâce à sa charge positive  $\text{NH}_4^+$  se fixe sur le complexe argilo-humique du sol, ce qui limite le risque d'entraînement en profondeur mais aussi la disponibilité instantanée pour les plantes.



**Fig. 11 :** Schéma des processus majeurs du cycle de l'azote au sein de l'écosystème, incluant les voies de rétention interne: les processus pilotés par les plantes (flèches en pointillés), par les microorganismes (flèches pleines), les processus compétitifs entre plantes et microorganismes (flèches rouges), et les transferts hydrologiques (flèches bleues). MOS : matière organique du sol (Rennenberg *et al.*, 2009).

#### IV.1.2- Les microorganismes fixateurs d'azote atmosphérique

Les microorganismes fixateurs d'azote sont regroupés sous l'appellation « diazotrophes » présentent une large diversité. Parmi eux, certains sont des anaérobies stricts comme les archaebactéries des genres *Methanosarcina* et *Methanococcus* et les procaryotes vivant à l'état libre dans le sol du genre *Clostridium*. Certains procaryotes fixateurs sont des anaérobies facultatifs comme les genres *Klebsiella* et *Erwinia* ou des aérobie stricts comme les membres du genre *Azotobacter* sans être en contact avec les plantes. Les cyanobactéries cyanophycées dépourvues de plastes et les cyanobactéries photosynthétiques des genres *Anabaena* ou *Nostoc* associées à des fougères aquatiques (*Azolla*) et à des gymnospermes (*Cycadales*) sont aussi capables d'effectuer une fixation symbiotique de l'azote au sein de cellules spécialisées appelées hétérocystes sans provoquer la formation des nodules (Reddy et Ladha, 1995). La quantité totale d'azote fixée annuellement par les bactéries libres représente environ 50 MT, mais elle ne couvre que 16 à 20% du besoin total de la plante en azote (Paul et Clark, 1989).

Toutes les bactéries diazotrophes vivant en étroite association avec la rhizosphère de la plante hôte et fixant directement l'azote sans être transformées en bactéroïde, le cas de l'espèce *Azospirillum brasilense* qui colonise les rhizosphères de plantes telles que les céréales cultivées et diverses monocotylédones tropicales. Elles sont également qualifiées de fixateurs non symbiotiques où elles peuvent atteindre des niveaux de fixation de l'ordre de 50 à 100 kg N/ha/an (Tilak *et al.*, 2005).

Par contre, Les bactéries diazotrophes vivant avec les deux groupes de végétaux: les légumineuses qui s'associent aux rhizobia et les plantes actinorhiziennes du genre *Casuarina* et *Alnus*, dont les partenaires symbiotiques sont des bactéries Actinomycètes du genre *Frankia* ; forment des symbioses nodulaires. La symbiose *Rhizobium*-légumineuses serait à elle seule responsable de la fixation d'environ 50% d'azote fixé biologiquement par an (Trinchant *et al.*, 1997).

#### **IV.1.3- Les fixateurs symbiotiques d'azote**

##### **IV.1.3.1- Rhizobia**

Certaines bactéries gram négatif appelées rhizobia appartiennent à la classe des  $\alpha$ - et  $\beta$ - protéobactéries et à la famille des Rhizobiaceae sont capables d'établir des associations symbiotiques avec les plantes de la famille des légumineuses (Leguminosae ou Fabaceae). Ils se répartissent au sein de 12 genres bactériens: *Ralstonia*, *Burkholderia*, *Devosia*, *Azorhizobium*, *Methylobacterium*, *Bradyrhizobium*, *Blastobacter*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium*, *Ensifer*, *Rhizobium* et *allorhizobium* (Doyle et Luckow, 2003). Ces genres regroupant 44 espèces dont la capacité à noduler a été démontrée (Sawada *et al.*, 2003).

##### **IV.1.3.2- La symbiose légumineuse/*Rhizobium***

La symbiose légumineuse/*Rhizobium* est un processus indispensable à la plante pour acquérir l'azote sous forme réduite, mais aussi aux *Rhizobium* pour obtenir les nutriments nécessaires à leur développement. Le végétal fournit des matières nutritives à la bactérie, celle-ci capte l'azote de l'air et le donne à son hôte (Raven *et al.*, 2000).

La présence d'une seule bactérie peut conduire à la formation d'une nodosité fixatrice d'azote contenant plus de  $10^8$  cellules bactériennes sur les racines des légumineuses (Chen *et al.*, 2008).

Grâce à cette symbiose une importante économie d'engrais azotés peut être réalisée où ces bactéries symbiotiques peuvent fixer jusqu'à 50-100 kg/ha (Mazid et Khan, 2014). Au Brésil l'inoculation du soja (*Glycine max* L.) aux champs fournit jusqu'à 300 kg N/ha, ce qui entraîne des économies d'engrais azotés estimés à 3 milliards de dollars (Santos *et al.*, 2006).

#### IV.1.3.3- La nodulation

La nodulation est considérée comme la première caractéristique de l'association symbiotique qui est sous contrôle génétique à la fois du génome bactérien et celui de la plante hôte par des mécanismes d'autorégulation interne (Lohar *et al.*, 2009).

#### IV.1.3.4- Les étapes de la nodulation

##### a- Pré-infection (Echange de signal d'infection)

Le processus de nodulation se commence par un dialogue moléculaire (un échange de signaux) entre les deux partenaires (Figure 12):

- (i) La plante produit des exsudats racinaires, spécifiques de l'hôte, dans la rhizosphère. Parmi ces exsudats, on retrouve des substances qui ont des effets attracteurs sur certains microorganismes du sol. Certaines d'entre elles appartiennent au groupe des flavonoïdes tels que les flavones, isoflavones, flavonone (Rasanen, 2002).
- (ii) Les flavonoïdes attirent les *Rhizobium* par chimiotactisme. Ce signal, une fois perçu par le *Rhizobium*, induit la production de facteurs Nod (Oldroyd, 2001). Les facteurs Nod sont, à la base, des lipochitoooligosaccharides. Ceux-ci sont des signaux de nodulation ciblant le programme organogénétique de la plante (Patriarca *et al.*, 2004).

##### b- Infection

Les bactéries s'attachent à la surface des poils absorbants par l'intermédiaire des fibrilles des rhizobia et des protéines qui s'appellent rhicadhésine ainsi que d'autres protéines spécifiques localisées à la surface des cellules (Dardanelli *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2004). Il a été proposé que des lectines produites par les plantes à la surface des poils absorbants sont responsables de cet attachement en liant des polysaccharides de surface des rhizobia (Laus *et al.*, 2006). Les facteurs Nod émis par les *Rhizobium*, induisent une dépolarisation de la membrane plasmique accompagnée d'une oscillation du flux de  $Ca^{2+}$ . Cette étape se poursuit par une induction de l'expression de gènes spécifiques et une

modification de la croissance polaire des poils absorbants formant une structure dite en « crosse de berger » qui enferme les *Rhizobium* (Esseling *et al.*, 2003; Gage, 2004). Seuls les poils entrés dans le début de leur phase de terminaison de croissance sont capables de produire une courbure en crosse de berger « root hair curling » pouvant conduire ultérieurement à la formation d'un nodule (Figure 12).

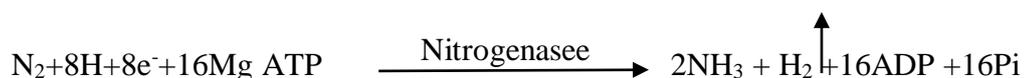
**c- Développement du nodule et maturation des bactéroïdes**

L'infection s'accompagne d'une dégradation de la paroi cellulaire du poil racinaire à l'intérieur de la courbure et par conséquent une structure tubulaire appelée le cordon d'infection est formée suite d'une invagination de la membrane plasmique du poil absorbant et formation d'une nouvelle paroi. Le centre du tube est une glycoprotéine contenant quelques produits bactériens et quelques glycoprotéines de la plante hôte (Gage, 2004).

Les bactéries prolifèrent à l'intérieur du cordon et vont se libérer dans le cytoplasme des cellules du cortex moyen forment le méristème nodulaire, dont son développement centrifuge poussant le nodule vers l'extérieur de la racine, dans laquelle les bacilles libérées dans le cytoplasme des cellules de l'hôte se différencient irréversiblement en bactéroïdes ou endosymbiose fixateurs d'azote (Figure 12). Ces dernières, de forme irrégulière, ont un volume supérieur à celui des formes libres. Ils ne se divisent plus et ne synthétisent plus de protéines Nod, par contre les bactéroïdes se concentrent dans la production des nitrogénases indispensables à la fixation de l'azote atmosphérique (Lindström *et al.*, 2002).

Les bactéroïdes sont entourées d'une membrane péri-bactéroïdienne appelée membrane du symbiosome servant de plaque d'échange entre les bactéries et les cellules de la plante hôte.

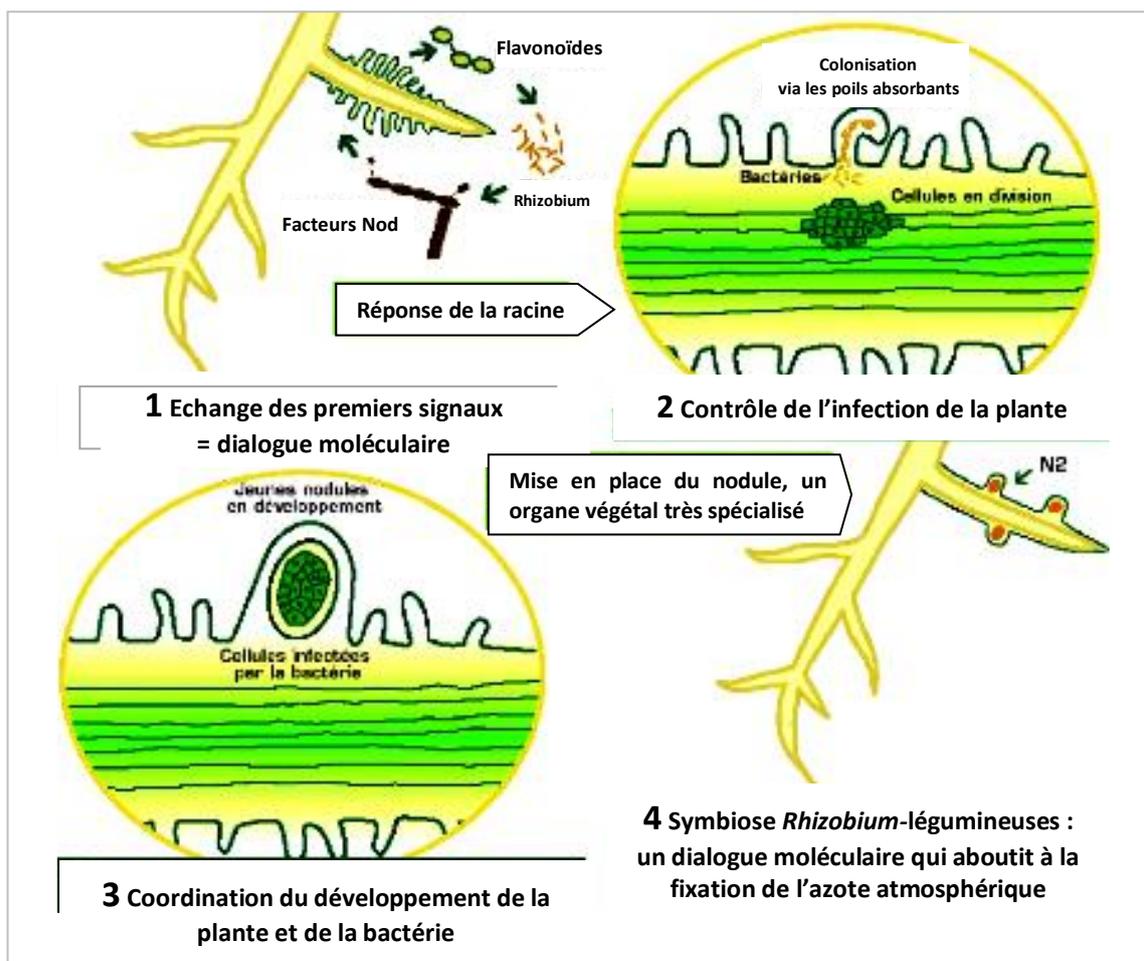
Au centre des nodosités, les bactéroïdes fixent le diazote via le complexe enzymatique de la nitrogénase, sous laquelle elle est capable de réduire l'azote atmosphérique (N<sub>2</sub>) en ammoniac (NH<sub>3</sub><sup>+</sup>) assimilable par la plante selon la réaction catalysée suivante :



Le premier produit stable de la fixation de l'azote, NH<sub>3</sub>, est protoné aux pH physiologiques pour former NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.

L'énergie nécessaire à cette réaction est fournie sous forme de composés carbonés (sucres, acides organiques, hormones, vitamines et substances phénoliques) produits par la plante hôte au cours de la photosynthèse qui, en contrepartie reçoit l'azote réduit.

Le nodule prend forme avec la multiplication des cellules du cortex. Il se charge de pigments appelés leghémoglobine dont la partie « globine » est synthétisée par la plante et la partie « hème » par le *Rhizobium*. Cette hémoprotéine est synthétisée à l'intérieur du cytoplasme des cellules de la plante et qui n'a pu être détectée dans les organes végétaux autres que des nodules fixateurs d'azote (Corbière, 2002). C'est une chromoprotéine soluble responsable de la coloration en rouge du contenu nodulaire. Le rôle essentiel de la leghémoglobine est de maintenir l'oxygène à faible concentration dans l'environnement de l'enzyme, compatible avec le fonctionnement de la fixation de l'azote (Simms et Taylor, 2002).



**Fig. 12:** Dialogue moléculaire entre la plante et la bactérie lors de la mise en place d'une association symbiotique fixatrice de l'azote (Journet, 2004).

## IV.2. Mycorhizes

La symbiose mycorhizienne est une relation symbiotique mutualiste entre les racines la plante hôte et les champignons telluriques appartenant aux Basidiomycètes, aux Ascomycètes et aux Gloméromycètes jouant un rôle majeur dans l'adaptation des plantes à leur environnement.

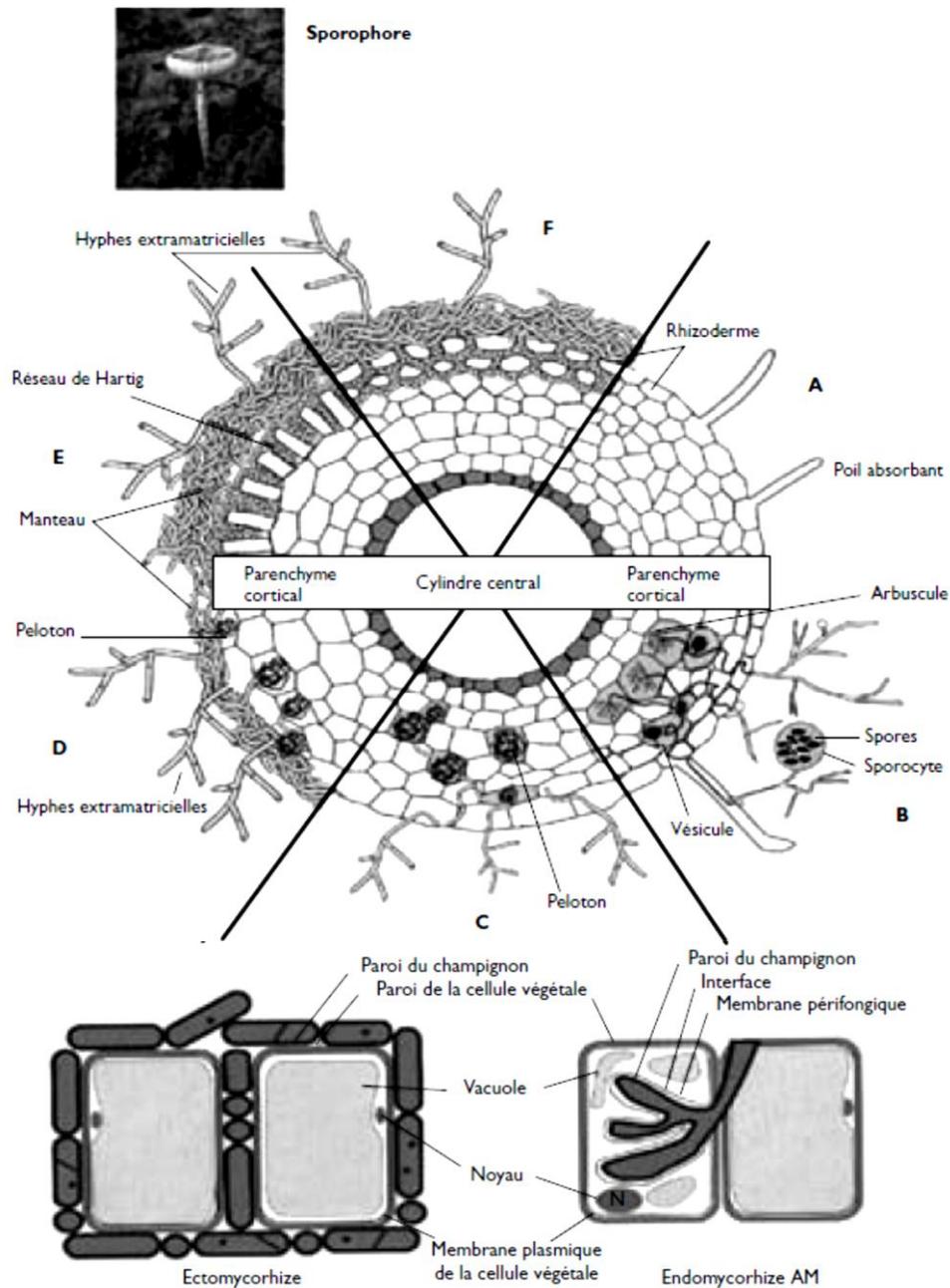
### IV.2.1- Les différents types de symbioses mycorhiziennes

Les structures fongiques formées par les associations mycorhiziennes ont permis une classification sur la base de critères écologiques, morphologiques et physiologiques. On distingue trois classes principales : les ectomycorhizes, les endomycorhizes à arbuscules et les ectendomycorhizes.

Les endomycorhizes représentent la symbiose fongique la plus répandue chez 80% des espèces végétales hôtes avec une répartition écologique dans toutes les zones terrestres (Smith et Read, 2008). Ils se rencontrent dans toutes les familles d'angiospermes ainsi que les gymnospermes (sauf les Pinaceae), la majorité des arbres fruitiers et la plupart des essences forestières qui ne sont pas ectomycorhizées (Girard *et al.*, 2005). Cette interaction consiste en une association entre les racines des plantes et des champignons mycorhiziens à arbuscules (MA) (Figure 13). Ces champignons microscopiques du sol font partie au Gloméromycète qui a été subdivisé en quatre ordres (Glomérales, Archaéosporales, Paraglomérales et Diversisporales) regroupant entre 150 et 200 espèces (Schüsseler *et al.*, 2001). Le mycélium se développe intensément dans le cortex radiculaire, puis pénètre dans les cellules corticales où il forme des haustoria endo-cellulaires.

Les ectomycorhizes sont caractérisées par la présence d'un manteau ou manchon fongique feutré de filaments très abondants autour de la racine, elles concernent quelques familles comprenant surtout des arbres des zones tempérées comme les pins (Pinaceae), le hêtre (Fagaceae), d'autres espèces ligneuses des forêts boréales, méditerranéennes et certaines forêts tropicales (Hopkins, 2003). Ces champignons appartiennent principalement aux classes des Ascomycètes (ex : truffes) et des Basidiomycètes (ex : agarics, amanites, chanterelles, cortinaires). Le mycélium se développe entre les cellules du rhizoderme, mais ne pénètre pas dans les cellules vivantes, formant ainsi "le réseau intercellulaire de Hartig" (Figure 13).

Les ectendomycorhizes sont des associations intermédiaires entre les deux précédentes : manteau externe avec des hyphes mycéliens qui pénètrent à l'intérieur des cellules racinaires. Elles concernent essentiellement les Ericaceae et les Pyrolaceae.



**Fig.13** : Schéma d'une coupe transversale montrant les principaux types d'associations symbiotique entre des champignons du sol et des racines de végétaux ;  
 (A) racine sans mycorhize, (B) endomycorhize à vésicules et à arbuscules,  
 (C) endomycorhize à pelotons, (D) ectoendomycorhizes, (E) ectomycorhizes chez les angiospermes, (F) ectomycorhizes chez les Gymnospermes (Duhoux et Nicole, 2004).

#### IV.2.2- Cycle de vie des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA)

La mise en place de la CMA se déroule en trois étapes (Figure 14):

##### - La phase asymbiotique (sans contact ni échange entre les deux partenaires)

Dans des conditions favorables, les spores peuvent germer spontanément même en absence d'une plante hôte en formant de courts hyphes et produire un ou plusieurs tubes germinatifs (Figure 14A). Cette croissance mycélienne ne dure que quelques jours sans même avoir besoin de puiser dans les réserves lipidiques et glucidiques des spores.

Si une racine hôte est présente, les phases pré-symbiotique puis symbiotique se mettent en place.

##### - La phase pré-symbiotique

Au cours de la symbiose mycorhizienne à arbuscules, la plante permet à un micro-organisme fongique de pénétrer ses racines jusqu'aux cellules corticales. Ce phénomène nécessite une reconnaissance spécifique entre les deux partenaires, la plante devant notamment s'assurer que le champignon est bien un hôte potentiel et non un pathogène tentant de pénétrer ses racines. Un dialogue moléculaire entre les champignons mycorhiziens et leurs plantes hôtes est donc nécessaire pour permettre cette reconnaissance mutuelle des deux partenaires (Gianinazzi-Pearson, 1996).

La phase pré-symbiotique voit les deux partenaires échanger de signaux d'origine végétale et fongique avant tout contact physique (Figure 14B). Des molécules de la famille des strigolactones présentes dans les exsudats racinaires de la plante hôte permettent l'induction de la ramification des hyphes, augmentant ainsi la probabilité d'un contact direct entre les deux symbiotes. A son tour, le champignon libère des lipochitoooligosaccharides diffusible appelés Facteur Myc-LCOs qui stimule la croissance des racines et leur ramification.

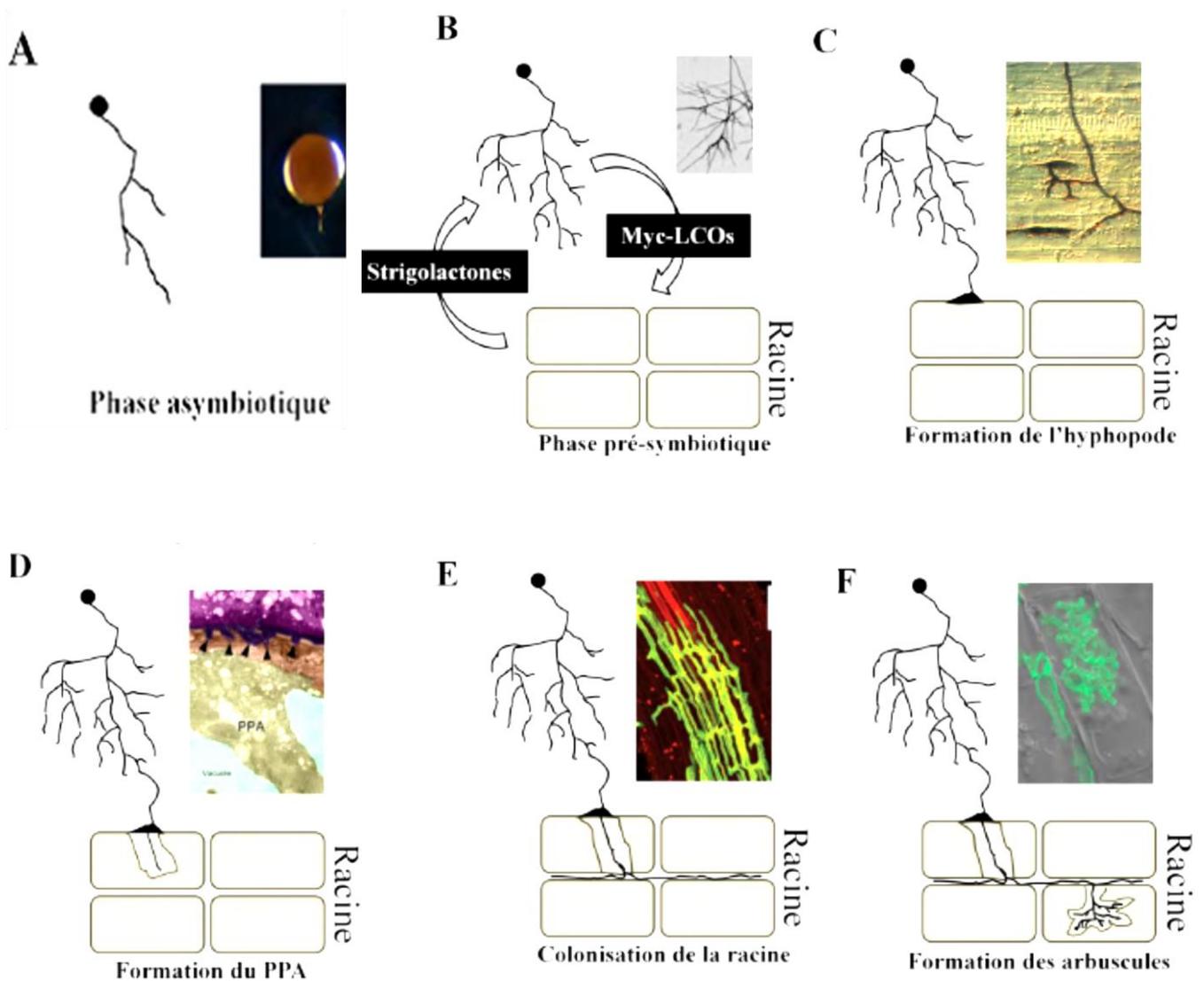
Cette phase se termine une fois que les hyphes sont en contact avec l'épiderme racinaire.

##### - La phase symbiotique

Après contact de l'hyphes fongique avec la surface de la racine de l'hôte, le champignon forme de petits gonflements ; ils correspondent à des appressorium (ou hyphopode) à partir desquels les hyphes vont pénétrer dans la partie externe de la racine en passant entre les cellules de l'épiderme et du cortex ; les hyphes vont alors pouvoir se développer, se ramifier, coloniser la racine (Figure 14C et 14E). Dans la cellule

épidermique située sous l'hyphopode, un appareil de pré-pénétration (PPA) est mis en place qui correspond à un réarrangement polarisé du cytoplasme et du cytosquelette (Genre *et al.*, 2008). Quelque jour après la pénétration initiale dans la racine, le champignon forme les premiers arbuscules dans les cellules corticales (Figure 14D et 14F). L'arbuscule occupe la plus grande partie de la cellule hôte mais reste séparé de son cytoplasme par la membrane pré-arbusculaire qui est en contact avec la membrane plasmique de la cellule végétale. Le développement de l'arbuscule et la sécrétion de la membrane pré-arbusculaire (MPA) créent un espace préarbusculaire apoplastique (EPA) entre la MPA et la membrane fongique, qui est le site d'échanges réciproques de nutriments entre les deux symbiotes (Délano-Frier et Tejeda-Sartorius, 2008).

Parallèlement à la croissance intracellulaire, les CMA forment un réseau d'hyphes extraracinaire qui se développe dans le sol, ce réseau augmente la zone d'exploration du sol par les racines des plantes à la recherche de l'eau et des nutriments minéraux supplémentaires. Le cycle de vie des CMA est complété quand le mycélium extraracinaire produit une nouvelle génération de spore qui à leur tour peuvent générer de nouveaux hyphes et initier un nouveau cycle.



**Fig.14 :** Les différentes étapes de l'établissement de la symbiose endomycorhizienne à arbuscules

(A) Durant la phase asymbiotique la spore germe et développe quelques hyphes primaires.

(B) La phase pré-symbiotique voit les deux partenaires échanger des signaux, strigolactones et lipochitoooligosaccharides (Myc-LCOs).

En croissance activée le champignon entre alors en contact avec la racine de la plante et forme un hypopode (C), puis s'immisce dans l'appareil de pré-pénétration (PPA) développé par la plante (D). Enfin le champignon colonise la racine de façon intercellulaire (E) et forme des structures intracellulaires hyper ramifiées, les arbuscules (F).

#### IV.2.3- Rôles des mycorhizes

Le contact étroit créé entre les racines de la plante et le champignon par le biais du réseau filamenteux constitue le siège d'échanges nutritifs permettant la survie et le développement du champignon tout en améliorant la croissance de la plante hôte (Marschner et Dell 1994).

Les mycorhizes jouent un rôle majeur dans l'acquisition et la mobilité des éléments nutritifs présents en quantités limitantes dans la rhizosphère (Figure 15) (Arvieu *et al.*, 2003). Il en résulte une meilleure assimilation et translocation de plus de nutriments que les plantes non mycorhizées: en premier lieu celle du phosphore (P), et les taux de N, Mg, Ca, K, S, Zn, Cu, B peuvent être multipliés par deux ou trois lorsque la plante est mycorhizée (Smith et Read, 2008 ; Guo *et al.*, 2010).

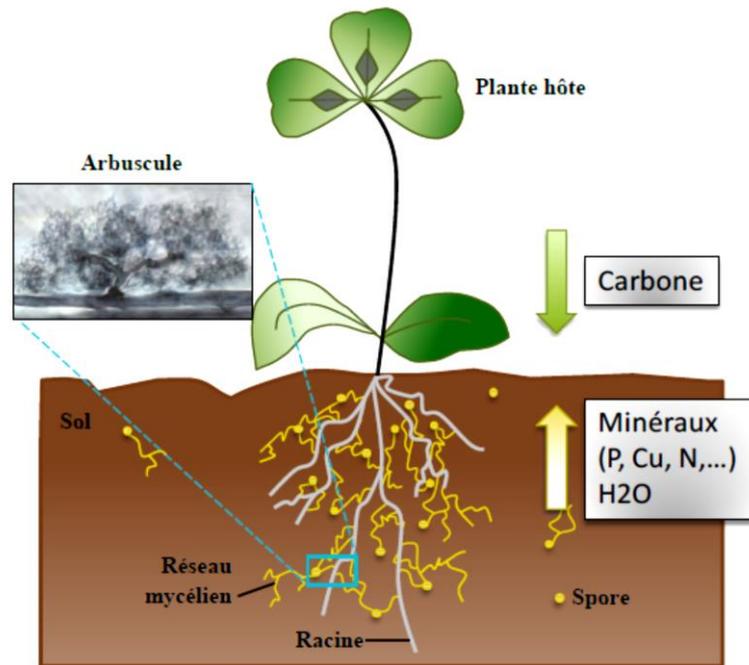
En effet, ils jouent aussi un rôle important dans la stabilité et l'amélioration des propriétés physiques du sol.

Cette association peut également assurer une bioprotection contre divers stress biotique et abiotique.

Il a été également montré que la symbiose mycorhizienne peut augmenter la défense de la plante vis-à-vis de différents stress édaphiques, comme la toxicité métallique, la déficience en eau, le faible pH et la température élevée du sol (Augé, 2001 ; Smith et Read, 2008 ; Schützendübel et Polle, 2002). Ils améliorent la performance de leurs hôtes sur les sol pollués, sous le stress de la sécheresse et à des concentrations élevées du sel (Ruiz-Lozano et coll, 1996 ; Augé, 2001 ; Aloui *et al.*, 2009).

Cependant, la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens peut conduire à la protection des plantes contre une large gamme de champignons phytopathogènes telluriques tels que *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Pythium* et contre des nématodes parasites comme *Paratylenchus* et *Meloidogyne* (Wipps, 2004 ; de la Noval *et al.*, 2007 ; Gallou *et al.*, 2011).

La présence des endomycorhizes dans les tissus stimulerait les réactions de défense contre les attaques des agents pathogènes, ce phénomène est appelé « Résistance induite par les mycorhizes.



**Fig.15** : Représentation schématique de l'établissement de la symbiose endomycorhizienne, du réseau mycélien et des échanges de ressources entre les partenaires (Formey de Saint Louvent, 2012).

### IV.3. Autre rôles des organismes du sol

#### IV.3.1- Solubilisation du Phosphate

Le phosphore est le second macronutriment requis pour la croissance des plantes après l'azote (Nautiyal, 1999). Malheureusement dans les sols agricoles, environ 95 à 99% de la teneur totale en phosphate se présente sous une forme insoluble et donc non assimilable par les plantes (Vassileva *et al.*, 1998).

Alors que l'engrais de phosphate représente un coût non négligeable aux agriculteurs, plus que les  $\frac{3}{4}$  du phosphore apporté par les fertilisants appliqués au sol précipitent en des formes insolubles par des métaux cationiques du sol ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Fe}^{++}$ ,  $\text{Al}^{++}$ ), augmentant ainsi le besoin des cultures en cet élément. Sous ces formes insolubles ( $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  dans les sols alcalins et  $\text{FePO}_4$  et  $\text{AlPO}_4$  dans les sols acides), elles peuvent se lessiver et contaminent les nappes phréatiques et les cours d'eaux (Gyaneshwar *et al.*, 2002).

Dans de telle situation, plusieurs recherches ont été effectuées pour développer des méthodes alternatives à l'utilisation des fertilisants chimiques et de s'orienter vers des microorganismes du sol ayant la capacité à solubiliser le P afin de les utiliser comme inoculum pour la mobilisation de phosphore dans des sols pauvres (Yasser *et al.*, 2014).

Les microorganismes solubilisant le phosphate ont attiré l'attention d'agronomes en les utilisant comme inoculum du sol pour améliorer la croissance et le rendement des plantes (Fasim *et al.*, 2002).

Cependant, la solubilisation du P est un phénomène complexe, qui dépend de plusieurs facteurs : nutritionnel, physiologique ainsi que les conditions de croissance de la culture (Reyes *et al.*, 1999). D'ailleurs plusieurs protocoles expérimentaux ont mis en évidence le rôle d'acides organiques dans la solubilisation du phosphate minéral (Halder *et al.*, 1990). Dans la plupart des cas rapportés, le processus de la solubilisation des phosphates inorganiques par les microorganismes du sol implique vraisemblablement la sécrétion d'acides organiques et de phosphatases en détruisant ainsi les liaisons ioniques fortes existantes entre le calcium (ou autre ion constitutif) et le phosphate (Aseri *et al.*, 2009).

Parmi les champignons solubilisateurs de phosphates, nous citons les genres : *Penicillium*, *Aspergillus* et *Trichoderma* (Coutinho *et al.*, 2012 ; Resende *et al.*, 2014). Aussi, les deux genres bactériens *Bacillus* et *Pseudomonas* regroupent des espèces solubilisatrices du phosphate.

Les *Trichoderma* influencent sur la croissance des plantes en améliorant le contenu du sol en nutriments par la solubilisation du phosphate et d'autres éléments nutritifs comme le  $\text{Fe}_3^+$ ,  $\text{Cu}_2^+$ ,  $\text{Mn}_2^+$  et Zn qui peuvent être non disponibles dans certains sols ou bien existent sous forme non assimilable pour les plantes (Rudresh *et al.*, 2005).

#### **IV.3.2. Production des phytohormones**

Au niveau de la rhizosphère, plusieurs espèces microbiennes ont la capacité de produire des phytohormones qui jouent un rôle important dans la régulation de la croissance des plantes (Hamill, 1993).

Il existe cinq catégories de régulateurs de la croissance végétale AIA (Acide Indole Acétique), produites particulièrement par les rhizobactéries et certains champignons du sol: les auxines, les gibbérellines, les cytokinines, l'éthylène et l'acide abscissique (Zahir *et al.*, 2004). L'acide indole-3-acétique est la phytohormone la plus répandue, il joue un rôle très important dans l'élongation des racines et dans la prolifération des poils absorbants (Spaepen *et al.*, 2007). L'éthylène est une phytohormone capable de lever la dormance des graines. Elle favorise également la maturation des fruits et déclenche l'abscission des feuilles (Bleecker et Kende, 2000).

## V. Implications des organismes du sol dans la protection des cultures (lutte biologique)

### V.1. Quelques rappels concernant les organismes pathogènes du sol

Il existe une grande diversité de maladies parasitaires causées par l'action d'agents pathogènes parasites du sol (champignons, bactéries, virus, ... etc. Les nématodes sont inclus traditionnellement parmi les causes de maladies chez les plantes) ; ces parasites sont généralement *infectieux* (ils envahissent l'hôte et s'y multiplient) et *contagieux* (ils se transmettent d'une plante infectée à une plante saine). Ils sont responsables de pertes économiquement importantes chez la majorité des cultures. Ils constituent un des principaux facteurs limitant le développement de la plante.

Au niveau racinaire, les extrémités fonctionnelles (coiffe, zone pilifère) sont peu protégées vis-à-vis les agents pathogènes. Les parasites introduits au niveau de cette zone peuvent soit altérer l'ensemble du tissu racinaire, soit pénétrer dans le xylème ou le phloème et gagner les parties épigées de l'hôte sans provoquer de dégâts significatifs aux racines.

Les dégâts infligés aux racines se traduisent par des fontes de semis, des pourritures racinaires, des tumeurs, des flétrissements ou des dépérissements des organes aériens.

Les *champignons* (mycètes) représentent environ 85 % des maladies des plantes, suivis par les virus, les bactéries et les nématodes.

Les champignons phytopathogènes telluriques sont des eucaryotes, hétérotrophes et ubiquistes, appartiennent à l'embranchement des thallophytes.

L'incidence économique des mycètes en tant qu'agents pathogènes est la plus importante. Certains agents phytopathogènes sont polyphages, tandis que d'autres sont spécialisés. Les extrémités des racines représentent la zone privilégiée d'infections par certains champignons du sol appartenant aux genres *Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora* et *Rhizoctonia*.

Les *phytovirus* sont des macromolécules infectieuses porteuses d'information génétique, parasites obligatoires des cellules vivantes d'une plante hôte. Ces molécules pathogènes sont multipliées par les cellules végétales contaminées en provoquant généralement des perturbations métaboliques conduisant à l'expression de symptômes (des mosaïques, marbrures, jaunissement des feuilles, rabougrissement, malformations des plantes et des nécroses). La plupart des virus sont transmis par des vecteurs invertébrés tels que nématodes, pucerons et aleurodes. Certaines viroses économiquement importantes

(Rhizomanie de la betterave, mosaïque jaune de l'orge ou mosaïque du blé) sont transmises par les champignons du sol.

Les *bactéries* phytopathogènes sont des procaryotes et généralement unicellulaires. La quasi-totalité d'entre-elles ont été regroupées dans les six genres suivants : *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Clavibacter* (*Corynebacterium*), *Pseudomonas*, *Xanthomonas* et *Streptomyces*.

## V. 2. Méthodes de lutte

La production végétale mondiale connaît chaque année des pertes de récolte très importantes dues aux agents pathogènes en réduisant le rendement, la productivité et la croissance de plusieurs cultures (Strange et Scott, 2005).

Pour contrôler ces organismes pathogènes, parfois difficiles à atteindre, une série de stratégies a été proposée, dont la rotation des cultures, l'utilisation de variétés résistantes ou le traitement phytosanitaire, ce sont les principales approches pratiques utilisées mais à une efficacité limitée (Correa et Soria, 2011).

Cependant, les traitements phytosanitaires à base de produits chimiques de synthèse suscitent une méfiance de plus en plus grande et de nombreuses inquiétudes au niveau de la santé humaine et de l'environnement. L'accumulation des résidus dans l'environnement et les récoltes représente un danger qu'on ne peut plus négliger.

Le contrôle de certain pathogène du sol reste toujours limité à des mesures prophylactiques. La désinfection du sol n'est jamais complète en raison d'une part, de la difficulté de sa réalisation et d'autre part, à l'induction de souches résistantes (Arunodhayam *et al.*, 2014).

Dans les dernières années, on accorde une attention spéciale aux méthodes de contrôle biologique des maladies de plantes, dans les différents agroécosystèmes, par l'utilisation ou l'exploitation de la microflore tellurique non pathogène, ce qui pourrait réduire de façon significative l'impact négatif des pesticides chimiques sur l'environnement. L'utilisation des microorganismes s'avère primordiale et une alternative prometteuse à l'emploi des pesticides, de part l'ubiquité de ces microorganismes, leur grande diversité et leur dissémination dans les sols rhizosphériques ; et d'autre part salvatrice de la santé des producteurs et des consommateurs (Berg *et al.*, 2005).

### V.2.1. Lutte biologique contre les maladies des plantes par l'utilisation des microorganismes antagonistes du sol

D'après la définition de Cook et Baker (1983), la lutte biologique consiste à réduire la densité d'un agent pathogène et/ou l'activité de celui-ci (le potentiel infectieux) en mettant en œuvre un ou plusieurs organismes autres que l'homme.

Dans le sens écologique strict, l'application de la lutte biologique peut être considérée comme une stratégie pour restaurer la biodiversité dans les agro-écosystèmes par l'addition des antagonistes naturels (parasite ou prédateur) (Nautiyal *et al.*, 2000).

La lutte biologique a une efficacité relative et demande plus de connaissances et d'observations, mais à long terme, elle est beaucoup plus intéressante sur le plan environnemental et économique. En effet, la possibilité de rendre un sol suppressif à une maladie en y introduisant des organismes s'avère très prometteuse, surtout à une époque où les traitements phytosanitaires à base de produits chimiques de synthèse suscitent une méfiance de plus en plus grande. Les traitements chimiques donnent de bons résultats à court terme, mais à long terme leur accumulation ou l'accumulation de leurs résidus dans l'environnement représente un danger qu'on ne peut plus négliger (Toussaint, 1996).

En plus de son rôle dans la restauration de la biodiversité dans les écosystèmes, la lutte biologique présente un rôle important dans le contrôle des maladies phytopathogènes. Emmert et Handelsman (1999) affirment que la lutte biologique peut être aussi efficace dans le contrôle des maladies phytopathogènes que l'utilisation des traitements phytosanitaires à base des produits chimiques.

La réussite de la lutte biologique nécessite l'application d'un agent de biocontrôle efficace. L'efficacité est notamment liée à l'utilisation de plusieurs modes d'action et à la capacité de l'agent de lutte biologique à coloniser et à s'installer dans le milieu rhizosphérique des plantes (Singh *et al.*, 2003).

Ce paramètre correspond à la compétence rhizosphérique (Whipps, 2001). Cette dernière réside dans l'adaptation de l'agent antagoniste aux conditions biotiques et abiotiques du sol. L'agent aussi doit être doté d'une capacité à coloniser les racines de la plante hôte (Nautiyal, 2000 ; Whipps, 2001). En plus de cette compétence, l'agent de biocontrôle doit disposer de divers mécanismes de lutte biologique lui permettant d'inhiber le développement de l'agent phytopathogène et de réduire ainsi l'incidence de la maladie qu'il provoque (Errakhi, 2008).

Ces dernières années, l'exploration et l'introduction des agents de contrôle biologiques dans les systèmes de production des cultures est en hausse continue. La recherche et l'isolement de ces agents de lutte biologique se fait généralement à partir de la rhizosphère qui est le lieu d'interaction entre le sol, la plante et les microorganismes. La recherche de ces agents potentiels de contrôle biologique doit cibler les microorganismes qui colonisent cette rhizosphère (Standing *et al.*, 2008).

### V.2.2. Quelques exemples de microorganismes antagonistes du sol

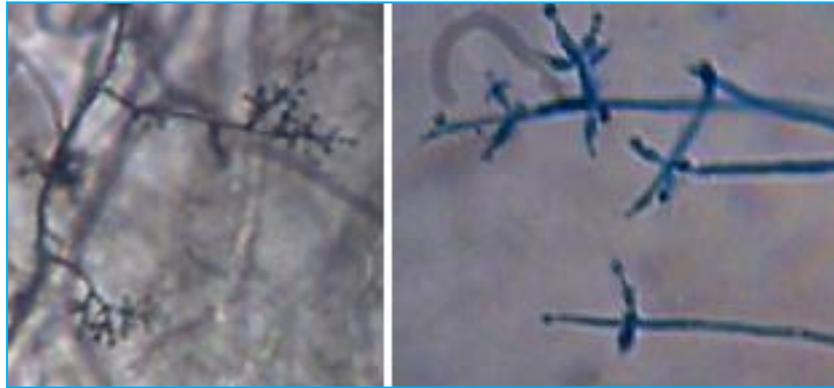
Les relations d'antagonisme peuvent limiter le développement d'un agent phytopathogène via la *compétition* (pour les facteurs nutritifs, l'oxygène, l'espace), l'*antibiose* ou le *parasitisme*. Nombreux sont les microorganismes antagonistes liés au sol agissant par ces modes d'action.

Les *Trichoderma* spp. et *Gliocladium* spp. sont parmi les champignons du sol qui ont un potentiel antagoniste significatif contre une large gamme de champignons et bactéries phytopathogènes (Tondje *et al.*, 2007).

La plupart des souches bactériennes exploitées comme biopesticides appartiennent aux genres *Agrobacterium*, *Bacillus* et *Pseudomonas*. Beaucoup de recherches se sont concentrées sur ces deux derniers types de bactéries parce qu'ils sont des habitants communs de la rhizosphère et possèdent une grande activité dans le contrôle biologique des maladies d'origines telluriques. Ils ont aussi la capacité de produire de nombreux antibiotiques, et ils sont facilement manipulables. De plus, les *Bacillus* offrent un avantage par rapport aux autres bactéries en raison de leur capacité à former des endospores résistantes aux conditions défavorables du milieu (Raaijmakers *et al.*, 2002).

#### - Le champignon *Trichoderma* (Figure 16)

Les *Trichoderma* sont déjà commercialisés pour le contrôle biologique de nombreux agents pathogènes des plantes. Ils sont caractérisés par une croissance rapide, une aptitude importante à la compétition et à la stimulation des systèmes de défense. Ils sont capables de persister dans le sol et de coloniser les racines des plantes (Vinale *et al.*, 2008).

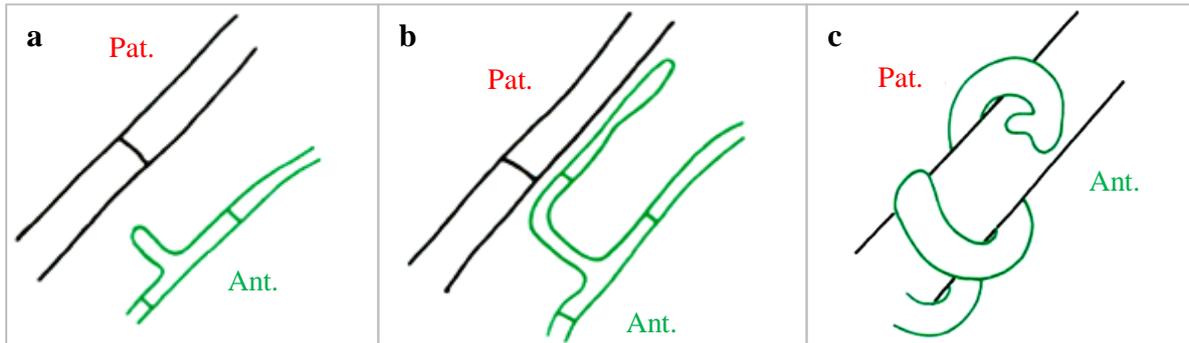


**Fig. 16 :** Aspect microscopique de *Trichoderma sp* (Zaim, 2007) :  
**A-** Conidiophores (x 10), **B-** Conidiophores (x 40)

L'antagonisme par *antibiose* est un mode d'action très répandu chez les espèces de *Trichoderma* qui repose sur la production de métabolites secondaires de nature diverse, exerçant un effet inhibiteur voir létal sur l'agent pathogène (Vinale *et al.*, 2007).

Le *parasitisme* des champignons phytopathogènes par les *Trichoderma* est un phénomène complexe qui se déroule en plusieurs étapes. La figure 17 illustre le mécanisme du mycoparasitisme exercé par *Trichoderma*.

Le mycoparasitisme implique comme une première étape une reconnaissance de l'agent pathogène par l'agent de lutte. Le *Trichoderma* perçoit la présence de son hôte et commence à développer des hyphes en direction de ceux du pathogène par chimiotropisme (Figure 17a). La reconnaissance se manifeste par une adhésion de *Trichoderma spp* aux parois de son hôte (Figure 17b) suivie par l'enroulement des hyphes du mycoparsite sur ceux de l'agent phytopathogène (Figure 6.c et Figure 7). Par la suite, une pénétration à l'intérieur des hyphes du pathogène se fait suite à des sécrétions d'enzymes de dégradation de la paroi de l'hôte comme les chitinases et les glucanases. Ce phénomène est suivi par une dissolution du cytoplasme. Le contenu cellulaire de l'hôte est rapidement lysé par la mise en jeu d'enzymes extracellulaires telles que la protéase et la lipase (Dubey *et al.*, 2007).



**Figure 17** : les étapes du mycoparasitisme (Davet, 1986) :  
**Pat.** : pathogène ; **Ant.** : antagoniste  
**a-** reconnaissance ; **b-** adhésion ; **c-** Enroulement et pénétration



**Fig.18** : Enroulement du mycélium de *Trichoderma spp.* sur celui du *Fusarium oxysporum*, grossissement 40x (Zaim, 2007)

L'**induction de la résistance** chez la plante hôte fait partie du mécanisme de biocontrôle de *Trichoderma* contre les agents phytopathogènes. Cette résistance est soit localisée ou systémique. La reconnaissance entre la plante et le *Trichoderma* aboutit à la synthèse des phytoalexines (molécules fongitoxiques) (Shoresh *et al.*, 2005). Yedidia *et al.* (2000) ont prouvé que l'association de *Trichoderma* avec les racines réduit les maladies des racines par l'activation de la réponse de la défense des plantes. Le rôle des *Trichoderma* antagonistes rhizosphériques est donc de mettre la plante « en état d'alerte ».

#### - La bactérie *Bacillus*

Certain nombre de souches de *Bacillus* sont développées dans le commerce en tant que des promoteurs de la croissance des végétaux (**PGPR** : Plant Growth Promoting Rhizobacteria) et des agents de lutte biologique. *Bacillus thuringiensis*, utilisé spécifiquement pour le contrôle des insectes parasites, représente plus de 70 % des ventes totales. Quant au reste, des produits à base de *Bacillus*, comme *Bacillus subtilis*, *Bacillus licheniformis* et *Bacillus pumilus*, représentent environ la moitié des agents bactériens de lutte biologique disponible dans le commerce (Ongena et Jacques 2007).

Certains composés volatiles, comme l'acide cyanhydrique HCN, libérés par des PGPR, constituent un moyen efficace dans la lutte biologique contre les microorganismes phytopathogènes. La production de HCN est une activité très commune chez *Pseudomonas* et *Bacillus* dans le sol rhizosphérique (Ahmad *et al.*, 2008).

La résistance systémique peut être induite par des souches spécifiques de *Bacillus* : *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. mycoides*, *B. pasteurii*, *B. cereus*, *B. pumilus* et *B. sphaericus* où des réductions significatives de l'incidence ou de la gravité de diverses maladies ont été obtenues sur des hôtes diverses (Kloepper *et al.*, 2004, Jourdan *et al.*, 2008).

## Références bibliographiques

## Références bibliographiques

- Ahmad F.**, Ahmad I., Khan M. S., **2008**. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiol. Res.* 163: 173-181.
- Ann M. H.**, Dietz B. W., David B. M., Julie C., Brett T. and John I. Y., **2003**. Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecological Society of America* 84 (4), pp. 858- 868.
- Anonyme 1.** <http://hortidact.eklablog.com/le-sol-profil-texture-et-structure-a57617763>
- Anonyme 2** *Leptomyxa reticulata*.  
<http://institut.inra.fr/en/layout/set/print/media/detail/171642/private>
- Anonyme 3** *Dermamoeba granifera*.  
<http://institut.inra.fr/en/layout/set/print/media/detail/171666/private>
- Anonyme 4**enkys. <http://institut.inra.fr/en/layout/set/print/media/detail/171636/private>
- Anonyme 5.** <http://4.bp.blogspot.com/-oHsOiUXnrRY/TpVVtoSp8II/AAAAAAAAAc8/rb90nnR4lQE/s1600/meloidogyne.jpg>
- Anonyme 6.** <http://www.collembola.org/key/fkfr.htm>
- Anonyme 7.** <http://www.supagro.fr/ress-pepites/OrganismesduSol/res/VDT-categoriecarte.png>
- Anonyme 8.** [http://www2.ac-lyon.fr/enseigne/biologie/photossq/images/Lichen\\_microscope2.jpg](http://www2.ac-lyon.fr/enseigne/biologie/photossq/images/Lichen_microscope2.jpg)
- Aragno M.** et Tarnawski S., **2002**. Microbial communities in the rhizosphere: structures and process. *Bulletin de la société Suisse de Pédologie* 26: 21-25.
- Arunodhayam K.**, Eswara Reddy N. P. and Madhuri V., **2014**. Pathogenicity and management of Fusarium wilt of chickpea, *Cicer arietinum* L. – A review *Current Biotica* 7(4): 343-358.
- Aseri G.K.**, Jain N., Tarafdar J. C., **2009**. Hydrolysis of organic phosphate forms by phosphatases and phytase producing fungi of arid and semi-arid soils of India. *Am-Eurasian J Agric Environ Sci* 5:564–570.
- Bais H. P.**, Weir T. L., Perry L. G., Gilroy S., Vivanco J. M., **2006**. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 233–266.
- Berg G.**, Krechel A., Ditz M., Sikora R.A., Ulrich A., Hallmann J., **2005**. Endophytic and ectophytic potato-associated bacterial communities differ in structure and antagonistic function against plant pathogenic fungi. *FEMS Microbiol Ecol*, 51: 215–229.
- Bertrand H.**, Plassard C., Pinochet X., Touraine B., Normand P., et Cleyet-Marel J.C., **2000**. Stimulation of the ionic transport system in *Brassica napus* by a plant growth-promoting rhizobacterium (*Achromobacter* sp.). *Can. J. Microbiol.*, 46:229 – 236.
- Bleecker A. B. et Kende H.**, **2000**. Ethylene: A gaseous signal molecule in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 16: 1-18
- Bonfante P.** et Genre A., 2010. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications* 1, 48.

- Bouché, M.B.** 1971. Lombriciens de France: écologie et systématique. Institut national de la recherche agronomique.
- Chiarini L, Bevivino A, Dalmastrri C, Nacamulli C. Tabacchioni S., 1998.** Influence of plant development, cultivar and soil type on microbial colonization of maize root. *Appl Soil Ecol.*;8:11–18.
- Coleman DC., Crossley DA., Hendrix PF. , 2004.** Fundamentals of Soil Ecology 2nd edition. Academic Press. USA : Elsevier Science & Technology Books, 408p.
- Cook R.J., and K.F. Baker., 1983.** The Nature and Practice of Biological Control of Plant Pathogens. Amer. Phytopathol. Soc., St. Paul, Minnesota. 539 pp.
- Correa S.O. and Soria A.M., 2011.** Potential of Bacilli for biocontrol and its exploitation in sustainable agriculture. In D.K. Maheshwari (ed.), *Plant Growth and Health Promoting Bacteria*, Springer, Heidelberg, Berlin, pp. 197–209.
- Coutinho F.P., Felix W.P., Melo A.M.Y., 2012.** Solubilization of phosphates *in vitro* by *Aspergillus* spp. and *Penicillium* spp. *Ecol. Eng.* 42: 85-89.
- Curl, E. A. et Truelove B., 1986.** The Rhizosphere. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg. 288pp.
- Davet P. (1996).** Vie Microbienne Du Sol Et Production Végétales, (Edn) Inra. Paris.
- Dubey S.C., Suresh M., Singh B., 2007.** Evaluation of *Trichoderma* species against *Fusariumoxysporumf.sp.ciceris* for integrated management of chickpea wilt. *BiolCont*, 40: 118-127.
- Emmert E.A.B. et Handelsman J., 1999.** Biocontrol of plant disease: a (Gram-) positive perspective. *FEMS. Microbiol. Lett.* 171, 1-9.
- Errakhi R., 2008.** Contribution d'actinomycètes (Actinobactéries) à la lutte biologique contre *Sclerotium rolfsii* et rôle de l'acide oxalique dans l'induction des mécanismes de défense. Thèse de Doctorat. Université Cadi Ayyad, Marrakech Maroc.
- Fasim F., Ahmed N., Parson R., Gadd G.M., 2002.** Solubilization of zinc salts by a bacterium isolated from air environment of a tannery. *FEMS Microbiol. Lett.* 213: 1–6.
- Gobat JM., Aragno M., Matthey W., 2003.** Le sol vivant Bases de Pédologie Biologie des sols. Deuxième édition, Presses polytechniques et universitaires romandes, 568 p.
- Gobat, J.-M., Aragno, M. & Matthey, W., 2010.** *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*: PPUR Presses polytechniques.
- Gyaneshwar P., Kumar G.N., Parekh L.J. and Poole P.S., 2002.** Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant Soil*, 245:83-93.
- Halder A.K., Mishra A.K., Bhattacharya P., Chakrabarthy P.K., 1990.** Solubilization of rock phosphate by Rhizobium and Bradyrhizobium. *J. Gen. Appl. Microbiol*, 36: 81–92.
- Hamill J. D., 1993.** Alterations in auxin and cytokinin metabolism of higher plants due to expression of specific genes from pathogenic bacteria: a review. *Aust. J. Plant Physiol.* 20, 405–423.

- Hartwig U. A.,** Joseph, C. M., and Phillips, D. A., **1991.** Flavonoids released naturally from alfalfa seeds enhance growth rate of *Rhizobium meliloti*. *Plant Physiol.* 95:797-803.
- Heywood V.H,** **1995** - Global Biodiversity Assessment. United Nations Environment Programme. Cambridge University Press(ed.), Cambridge, pp. xi + 1140.
- Heywood V.H.,** (ed.). **1995** - Global Biodiversity Assessment. United Nations Environment Programme. Cambridge University Press, Cambridge, pp. xi + 1140.
- Hiltner, L. (1904).** Über neuere Erfahrungen und Problem auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Grundungung und Branche. *Arbeits und Deutsche Landwirtschaft Gesellschaft*, **98**: 59-78.
- Hopkin SP.,** 2002. Biology of the springtails Insecta : collembola. United States: Oxford University Press, 340p.
- Jourdan E.,** Ongena M. and Thonart P., **2008.** Caractéristiques moléculaires de l'immunité des plantes induite par les rhizobactéries non pathogènes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 12, 437-449.
- Kloepper JW.,** Ryn CM. et Zhang S., **2004.** Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* sp. *Phytopathol.*, 94: 1259-1266.
- Lavelle P. et Spain A.V.,** **2001** - Soil ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 654 p.
- Lesuffleur F.,** Paynel F., Bataille M. P., Deunff E., and Cliquet J. B., **2007.** Root amino acid exudation: Measurement of high efflux rates of glycine and serine from six different plant species. *Plant and Soil* 294: 235–246.
- Lévêque C.,** **2001.** Ecologie : De l'écosystème à la biosphère. Paris, Dunod.
- Morel R.,** **1989.** Les sols cultivés. Lavoisier, Paris.
- Nautiyal C.S.,** **2000.** Biocontrol of plant diseases for agricultural sustainability. In: Biocontrol potential and its exploration in sustainable agriculture. Upadhyay R.K., Mukherji K.G., Chamola B.P. (Eds). Kluwer Academic/Plenum Publishers, USA. 9-23.
- Nautiyal C.S.,** **1999.** An efficient microbiological growth medium for screening phosphorus solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiol. Lett*, 170: 2017-2021.
- Ongena M.,** Jacques P., **2007.** *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Cell* 16:115–125
- Raaijmakers J. M.,** Vlami M. et De Souza J. T., **2002.** Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 537-547.
- Recourt K., Schripsema J.,** Kijne J. W., Vanbrussel A. A. N., Lugtenberg B. J. J., **1991.** Inoculation of *Vicia sativa* Subsp Nigra Roots with *Rhizobium leguminosarum* Biovar *Viciae* Results in release of Nod gene activating flavanones and chalcones. *Plant Molecular Biology* 16: 841-852.

- Resende M.P., Jakoby I.C.M.C., dos Santos L.C.R., Soares M.A., Pereira F.D., Souchie E.L., and Silva F.G., 2014.** Phosphate solubilization and phytohormone production By endophytic and rhizosphere *Trichoderma* Isolates of Guanandi (*Calophyllum brasiliense* Cambess). *Afr.J.Microbiol*, 27:2616-2623.
- Reyes I., Bernier L., Simard R., Antoun H., 1999.** Effect of nitrogen source on solubilization of different inorganic phosphates by an isolate of *Pencillium rugulosum* and two UV-induced mutants. *FEMS Microbiol. Ecol.* 28, 281–290.
- Rudresh, D.L., M.K. Shivaprakash et R.D. Prasad. 2005.** Effect of combined application of *Rhizobium*, phosphate solubilizing bacterium and *Trichoderma spp.* on growth, nutrient uptake and yield of chickpea (*Cicer aritenium L.*). *Applied Soil Ecology*, 28: 139-146.
- Shoresh M., Yedidia I. & Chet I., 2005.** Involvement of jasmonic acid/ethylene signaling pathway in the systemic resistance induced in cucumber by *Trichoderma asperellum* T203. *Phytopathology*, 95: 76–84.
- Singh H.B., kalra A., Patra N.K., kumar S., Pandey R., Khanuja S.P.S. and Shasany A.k., 2003.** Process for the preparation of novel growth media from distillation and other plant wastes for mass multiplication of bio-control fungi. *US Patent*, 6: 511-821.
- Somers E, Vanderleijden J, Srinivasan M., 2004.** Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit Rev Microbiol* 30:205–240
- Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R., 2007.** Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol Rev* 31:425–448
- Standing D., Banerjee S., Rangel-Castro J. I., Jaspars M., Prosser J. I., Killham K., 2008.** Novel Screen for Investigating In Situ Rhizosphere Production of the Antibiotic 2, 4-Diacetylphloroglucinol by Bacterial Inocula. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 39 (11-12): 1720-1732.
- Strange, R.N. and Scott P.R., 2005.** Plant disease: a threat to global food security. *Annu. Rev. Phytopathol*, 43: 83–116.
- Tondje, P.R., Roberts, D.P., Bon, M.C., Widner, T., Samuels, G.L., Ismaiel, A., Begoude, A.D., M., Bateman, R., Fontem, D. and Hebbbar, K.P., 2007.** Isolation and identification of mycoparasitic isolates of *Trichoderma asperellum* with potential for suppression of black pod disease of cacao in Cameroon. *Biol. Control*, 43: 202–212.
- Toussaint V., 1996.** Caractérisation d'un antibiotique produit par la souche d'actinomycète EF-76 antagoniste à *Phytophthora Fragariae* var. *rubi* causant le pourridié des racines du framboisier. Mémoire de Maîtrise ès science. Université de Sherbrooke, Québec, Canada.
- Vassileva M., Azcon R., Barea J.M., Vassilev N., 1998.** Application of encapsulated filamentous fungus in solubilization of inorganic phosphate. *J Biotechnol*, 63:67–72
- Vinale F. et al., 2007.** *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, pp. 1-10.

- Vinale F.**, Sivasithamparam K., Ghisalberti L.E., Marra R., Woo L.S. and Lorito M., **2008**. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. *Soil. Biol. Biochem*, 40: 1-10.
- Westover K. M.**, Kennedy A. C. and Kelley S. E., **1997**. Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with Co-occurring plant species. *J. Ecol.* 85, 563-873.
- Whipps JM.**, **2001**. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 52:487–511.
- Yang C. H.**, Crowley D. E., **2000**. Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 345-351.
- Yasser M.M.**, Mousa A.S.M., Massoud O.N., Nasr S.H., **2014**. Solubilization of inorganic phosphate by fungi isolated from Egyptian soils. *J Biol Earth Sci*, 4(1): B83-B90.
- Yedidia I.**, Benhamou N., Kapulnik Y., Chet I., **2000**. Induction and accumulation of PR proteins activity during early stages of root colonization by the mycoparasite *Trichoderma harzianum* strain T-203. *Plant Physiol. Biochem*, 38: 863–873.
- Zahir Z.A.**, Arshad M. and Frankenberger W.T., **2004**. Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. In *Advances in Agronomy*, pp. 97-168.
- Zaim S.**, **2007**. Contribution à l'étude de *Trichoderma* spp. agent antagoniste de *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* et *Fusarium oxysporum* f. sp. *lentis* agents du flétrissement vasculaire du pois chiche et de la lentille. Mémoire de magister, université de Mascara, 103p.
- Zaim S.**, **2016**. Essai de lutte biologique contre le *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* à l'aide des microorganismes de la rhizosphère de la culture du pois chiche. Thèse de doctorat, université de Mostaganem, 201p.
- Zaim S.**, Belabid L., Bellahcene M. **2013**. Biocontrol of chickpea *Fusarium* wilt by *Bacillus* spp. rhizobacteria. *J. Plant Prot. Res*, 53 (2): 177–183.