Chapitre 3 : La microbiologie du sol

Le sol est un environnement extrêmement complexe, et les scientifiques ne connaissent que 1 % de la communauté spécifique du sol, qui fournit une variété de micro habitats. C'est une des raisons pour lesquelles la diversité microbienne dans le sol est bien plus importante que celle des milieux aquatiques.

La microbiologie est importante pour de nombreuses raisons : la contribution des micro-organismes et terrestres aux cycles biogéochimiques de la terre et de l'agriculture et le maintien d'un environnement de haute qualité.

Dans les écosystèmes terrestres, la production primaire est assurée par les plantes, mais le cycle des nutriments via la boucle microbienne est également essentiel. Chaque climat et chaque sol possède une communauté microbienne spécialement adaptée.

1. Spécificité de l'écosystème tellurique

La complexité du sol est déterminée par deux composants : l'architecture abiotique du sol et sa diversité biotique qui est entraînée et soutenue par de grandes quantités d'énergie du soleil par le biais de la photosynthèse. Intégrés ensemble, ces composants se traduisent par une étonnante hétérogénéité physique, chimique et biologique.

1.1. Composition

La partie abiotique de tous les sols est constituée de particules inorganiques de différentes tailles, notamment des sables, des limons et des argiles.

La gamme de 0,1-2 mm de diamètre sont appelés sable, celles comprise entre 0,002 et 0,1 mm du limon, et celles de moins de 0,002 mm de l'argile. Un sol dans lequel aucune des particules ne domine est appelé sol limoneux.

Les sols sont composés d'au moins quatre composantes :

- ✓ La matière inorganique minérale, typiquement 40% ou plus du volume du sol,
- ✓ La matière organique, habituellement d'environ 5%,
- ✓ L'air et de l'eau, plus ou moins 50%,

Des micro-organismes et des macro-organismes, environ 5%.

2. Formation

Les sols ont été formés, et continuent de l'être, dans une grande variété d'environnements. Les sols peuvent être divisés en deux grands groupes :

- ✓ les sols minéraux sont issus de l'altération des roches et autres matériaux inorganiques,
- ✓ les sols organiques sont dérivés de la sédimentation dans les tourbières et les marais.

La plupart des sols sont un mélange de ces deux types. Bien que les sols minéraux prédominent dans la plupart des environnements terrestres, il y a un intérêt croissant pour le rôle que jouent les sols organiques dans le stockage du carbone.

3. Oxygène dans le sol

La diffusion de l'oxygène dans le sol se produit environ 4000 fois plus rapidement que celle à travers l'eau.

Les concentrations d'oxygène et les taux de flux dans les pores et les canaux sont élevés, alors que dans les zones remplies d'eau, le taux de flux d'oxygène est beaucoup plus faible.

Même dans les zones saturées en oxygène, des environnements microbiens aquatiques peuvent être créés. En effet, dans les sols gorgés d'eau, le seul oxygène présent est celui dissous dans l'eau, ce qui peut être consommé rapidement par la microflore résidente. Ces sols deviennent alors anoxique, et montrer de profonds changements dans leur activités biologiques.

4. Autres gaz

L'eau dans le sol contient des substances dissoutes et ce mélange est appelé solution du sol. Dans les sols bien drainés, où l'air pénètre facilement, la concentration d'oxygène dans la solution du sol peut être très élevée, similaire à la concentration d'oxygène à la surface du sol. Les modifications de la teneur en eau et des flux de gaz affectent également les concentrations de CO₂, de CO et d'autres gaz dans l'atmosphère du sol. Ces changements seront plus importants dans les pores plus petits où se trouvent de nombreuses bactéries. À des profondeurs inférieures, il y a moins d'oxygène, en particulier dans les sols humides et moins perméables.

Les racines des plantes sont un autre facteur qui affecte les niveaux d'oxygène et de dioxyde de carbone dans le sol. En fait, lorsqu'elles sont cultivées dans un sol aéré normal, elles consomment de l'oxygène et libèrent du dioxyde de carbone, affectant la concentration de ces gaz dans l'environnement racinaire.

5. Température

La température du sol et des eaux souterraines changent de façon saisonnière à une profondeur d'environ 10 m, en dessous de laquelle la température de l'eau souterraine est déterminée en grande partie par la température moyenne annuelle de la région.

La température est un facteur clé qui influe sur la croissance microbienne et les taux de biotransformation. En général, les taux de biodégradation diminuent avec la température, cependant, les effets de température peuvent être complexes.

6. **pH**

Dans les zones à fortes précipitations, les sols ont des concentrations plus élevées de matière organique, qui contiennent des composants acides et des résidus. Ainsi, ces sols ont tendance à avoir des valeurs de pH réduites (5,5) et sont de nature acide. Les sols des zones arides ne subissent pas un lessivage aussi important et les concentrations de matière organique sont plus faibles. De plus, l'eau a tendance à s'évaporer dans ces zones, permettant aux sels de s'accumuler. Ces sols sont donc alcalins, avec des valeurs de pH plus élevées (8,5). Les sols neutres varient de pH 6 à 8.

7. **L'eau**

La teneur en eau du sol dépend de la composition du sol, des précipitations, du drainage et la couverture végétale.

L'eau est retenue dans le sol de deux manières : soit par adsorption sur des surfaces ou libre entre les particules du sol. Il y a également de l'eau dans les canaux du sol, où les flux de masse sont important pour le transport rapide des micro-organismes leurs substrats et leurs produits.

8. **La matière organique**

La matière organique dans le sol est définie comme une combinaison de : (i) la biomasse vivante, y compris les animaux, les micro-organismes et les racines des plantes ; (ii) matière biologique morte et en décomposition reconnaissable ; (iii) les substances humiques, qui sont des polymères hétérogènes formés au cours du processus de décomposition et de dégradation de la biomasse végétale, animale et microbienne.

La teneur en matière organique du sol varie de moins de 1% dans les climats chauds et arides qui ont de faibles apports de résidus végétaux, à 5% dans les zones plus fraîches et plus humides avec de grands apports végétaux. En revanche, les environnements souterrains ne contiennent généralement que de très petites quantités de matière organique, 0,1 %. Cela est dû à une absence de résidus végétaux et d'autres macro-organismes ainsi qu'à un plus petit nombre de micro-organismes.

9. **La microflore du sol : principaux groupement microbiens**

Le comportement et les réactions de la microflore tellurique sont désignés sous le terme environnement édaphique global, et conditionnés énergétiquement, physiquement, chimiquement et biologiquement par les conditions qui règnent dans le sol.

La plupart des procaryotes du sol sont localisés à la surface des particules. Ils ont besoin d'eau et de nutriments qui doivent être dans leur voisinage immédiat. On trouve le plus souvent

les procaryotes sur les surfaces, dans les pores du sol (2 à 6 μm de diamètre). Là il risque probablement moins d'être mangé par les protozoaires, que ceux qui se trouvent exposés à la surface externe d'un grain de sable ou d'une particule de matière organique.

La population microbienne est très dense. Dans un sol de surface, la population bactérienne, mesurée au microscope, peut approcher les 10^9 à 10^{10} cellules par gramme de poids sec de terre. Les champignons peuvent développer jusqu'à plusieurs centaines de mètres de hyphes par gramme de sol.

Les producteurs primaires prédominants sont les végétaux et non les algues bien que celles-ci et les cyanobactéries soient capables de se développer à la surface des sols.

9.1. Les bactéries

Dans un sol **organique**, la population bactérienne diminue avec la profondeur, et elle est parfois plus grande à 160 cm qu'à la surface du sol. Dans un sol **ombragé de forêt**, la population la plus importante se trouve fréquemment dans le premier ou les deux premiers centimètres du sol ; dans le sol **des champs**, au contraire, elle se situe à plusieurs centimètres sous la surface de la croûte supérieure du sol. Dans la plupart des sols, la biomasse bactérienne est inférieure à la biomasse fongique, mais supérieure à la somme des biomasses des algues, protozoaires et nématodes.

Les bactéries du sol sont en majorité des chimioorganotrophes, c'est-à-dire des organismes tirant leur énergie de la dégradation de la matière organique. Le groupe des bactéries chimiolithotrophes est aussi important, parce qu'un grand nombre des processus qu'accomplissent ces bactéries sont essentiels pour la production des récoltes.

Diverses bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique et de le rendre ainsi disponible pour les plantes. Certaines vivent pour cela en symbiose avec des plantes : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Frankia*, etc, alors que d'autres vivent librement dans le milieu, comme *Azotobacter*, *Azospirillum* et les Cyanobactéries dans les rizières. D'autres bactéries jouent également des rôles prépondérants dans les cycles de certains éléments fertilisants, comme les bactéries nitrifiantes *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* ou les bactéries acidifiantes du cycle du soufre *Thiobacillus*.

Certaines bactéries sont pathogènes et peuvent causer de gros dégâts aux cultures : *Erwinia carotovora* sur carottes, *Xanthomonas fragariae* sur fraisiers, *Pseudomonas syringae* sur cucurbitacées, etc. D'autres bactéries protègent par contre les plantes contre des agents pathogènes.

Les facteurs influençant la nature et les activités biochimiques de la flore bactérienne du sol, sont en particulier l'humidité, l'aération, la température, le pH, la matière organique et les éléments inorganiques.

9.2. Les champignons

Les champignons filamenteux du sol établissent des ponts dans les zones entre les particules du sol ou des agrégats, ce qui les expose à des niveaux élevés d'oxygène. Ces champignons ont tendance à former des structures imperméable à l'oxygène, comme les sclérotés et des cordes hyphales. Ce qui est particulièrement indispensable pour le fonctionnement des basidiomycètes, qui forment des structures étanche à l'oxygène. Dans ces structures, les champignons filamenteux déplacent les éléments nutritifs et l'eau sur de grandes distances, y compris à travers les espaces aériens. Ces polymérisations oxydatives ne se produisent habituellement pas chez les champignons aquatiques.

- Les genres le plus souvent retrouvés dans le sol sont : *Penicillium*, *Fusarium*, *Mucor*, *Aspergillus*. La microflore des champignons apparaît comme étant beaucoup plus variée.

La croissance et la multiplication des champignons dans le sol sont influencées par les facteurs externes : la matière organique, le pH, l'humidité, la température, les saisons, l'aération, les fertilisants organiques et inorganiques, etc.

Les champignons sont hétérotrophes, c'est-à-dire que ni la lumière solaire ni l'oxydation des substances inorganiques ne peuvent leur fournir l'énergie nécessaire à leur croissance. Ils ont donc besoin de substrats organiques oxydables.

Les phycomycètes décomposent rarement la cellulose et la lignine ; alors que certains basidiomycètes décomposent cette dernière.

Certains phycomycètes et deutéromycètes attaquent les amibes (protozoaires) et les nématodes (vers), ce qui contribue à limiter l'activité de ces organismes dans le sol.

Il existe des espèces qui peuvent dégrader la cellulose, l'hémicellulose, l'amidon et la lignine. Les champignons filamenteux peuvent transformer une grande variété de composés organiques et inorganiques.

A l'exception de quelques espèces, les champignons, contribuent à la dégradation de la matière végétale et animale et participent à la formation de l'humus à partir de résidus organiques bruts.

9.3. Les actinomycètes

Les actinomycètes sont des micro-organismes unicellulaires et filamenteux que l'on classe entre les bactéries et les champignons dont ils sont voisins.

Venant après les bactéries dans l'ordre d'abondance des micro-organismes, les actinomycètes sont présents partout dans la nature. Ils représentent une portion importante de la population microbienne normale des sols et des boues des lacs et des rivières. Dans les endroits alcalins et secs, leur population peut être spectaculaire. Les recherches signalent par exemple que les actinomycètes représentent 95 % des organismes dans certaines localités en raison probablement de l'alcalinité du sol.

Les actinomycètes sont plus encouragés par les milieux secs qu'humides. Leur nombre est plus élevé dans les champs et pâturages que dans les sols cultivés. Ils sont défavorisés par un milieu à pH acide. Les sols des régions de climat chaud sont plus favorables à la croissance et à la reproduction des actinomycètes que ceux des régions de climat plus froid.

La majorité des actinomycètes du sol sont aérobies. Ils peuvent utiliser le carbone à partir de molécules simples ou complexes telles que : acides organiques, sucres, polysaccharides, lipides, protides et hydrocarbures aliphatiques. Plusieurs espèces décomposent la cellulose, plusieurs autres dégradent l'amidon, l'inuline, la chitine et la lignine. L' NH_4^+ , les NO_3^- , les acides aminés, les peptones et un certain nombre de protéines sont utilisés comme source d'azote.

Les actinomycètes sont représentés par les formes saprophytes qui sont essentielles dans le processus de dégradation de résidus organiques complexes. Possédant la capacité de produire des substances odoriférantes, le plus souvent d'odeur terreuse, ils en imprègnent fréquemment l'eau. De nombreux actinomycètes produisent des antibiotiques.

9.4. Les algues

Dans le sol, les algues sont moins nombreuses que les bactéries, les actinomycètes ou les champignons. Elles sont présentes en grand nombre là où la lumière accède et où l'humidité et le pH sont adéquats. C'est à cause du besoin de lumière solaire que l'on trouve les algues surtout dans les 5 à 10 premiers centimètres du sol ; en dessous, la population d'algues diminue rapidement avec la profondeur.

Les *Chlorophyceae* (algues vertes) et les *Cyanophyceae* (algues bleues) sont moins sensibles à la sécheresse que les diatomées. Les fleurs d'eau se produisent surtout en saison fraîche, humide, durant laquelle l'intensité lumineuse n'est pas nécessairement à son maximum.

Chaque espèce d'algues possède un pH optimal de croissance. Les *Cyanophyceae* (algues bleues) se trouvent dans les sols neutres ou alcalins ; on ne les trouve pas dans les sols dont le pH est inférieur à 5, et quelques-unes seulement sont présentes dans les sols dont le pH se situe entre 5 et 6. Les diatomées fréquentent peu les sols acides, mais elles sont nombreuses dans les sols calcaires. Les *Chlorophyceae* (algues vertes) sont moins limitées par le pH, et elles dominent dans la flore d'algues des lieux acides, du fait de l'absence d'autres formes.

9.5. Insectes et d'animaux

Les insectes du sol et d'autres animaux tels que les nématodes et les vers de terre contribuent également aux transformations de la matière organique dans les sols. Ces organismes procèdent à la décomposition, entraînant souvent la libération de minéraux et « réduisant » physiquement la taille des particules organiques telles que la litière végétale. Cela augmente la surface et rend les matières organiques plus disponibles pour les bactéries et les champignons.

Les vers de terre mélangent également des substrats avec leur microflore intestinale interne et leurs enzymes et en les rejetant par la suite dans le sol ; cela contribue considérablement à la décomposition et à des effets majeurs sur la structure du sol et la communauté microbienne

Dans les zones forestières, qui n'ont pas autant de vers de terre, une couche plus distincte de la matière organique sera formée, et qui sera séparée de la couche inorganique sous-jacente.

10. Interactions avec le milieu, la faune, et les végétaux

10.1. Interaction micro-organismes-milieu

Les micro-organismes fonctionnent à tous les niveaux de leur environnement. Ils jouent un rôle important dans le cycle biogéochimique des nutriments et la formation de l'humus. Ils sont également essentiels, par exemple, pour la biodégradation des produits xénobiotiques (non naturels, comme les pesticides). Ainsi, certaines matières actives de synthèse utilisées pour la protection des plantes peuvent compromettre leur efficacité réelle en raison d'une biodégradation accélérée due à une utilisation répétée.

L'influence des micro-organismes du sol sur la structure du sol est également importante. Grâce aux liants qu'ils produisent et aux hyphes fongiques qui agissent comme une sorte de maillage, la structure du sol peut être considérablement améliorée et stabilisée. Cela a un effet positif sur l'aération du sol et l'équilibre hydrique, et d'autre part protège le sol de l'érosion.

Enfin, certains micro-organismes sont également capables de modifier le pH du sol, ce qui influence la solubilité de certains éléments nutritifs. D'un autre part, les micro-organismes sont

fortement dépendants et influencés par la régulation des disponibilités en eau et en oxygène du sol ainsi que par la température et le pH de leurs milieux et même la présence des xénobiotiques.

10.2. Interactions des micro-organismes- faune

Il existe de nombreuses relations symbiotiques et même pathogènes entre les micro-organismes et les invertébrés. Par exemple :

- *Buchnera* est une bactérie endosymbiotique des pucerons (Pucerons). Il vit à l'intérieur des cellules des insectes et leur fournit des acides aminés essentiels.
- La bactérie *Wolbachia* est présente dans les organes reproducteurs de certains insectes, comme les moustiques. Cette bactérie contrôle la capacité de l'hôte à se reproduire.
- Les bactéries sont associées aux termites et leur fournissent une source d'azote et de carbone.
- D'autres bactéries qui habitent le rumen (flore intestinale) des herbivores qui permettent à ces animaux de digérer la cellulose, de même certaines bactéries qui habitent les cultures d'oiseaux foliaires (folivores) Hoazin (*Opisthocomys hoasin*) supérieur. Ces bactéries peuvent digérer la cellulose.

10.3. Interactions des micro-organismes-végétaux

Les plantes sont la principale source de matière organique dont dépendent la plupart des micro-organismes du sol ; de plus, les plantes sont fortement colonisées par ces derniers, dont beaucoup ont développé des relations étroites (symbiotiques, pathogènes) avec les plantes.

Différents types de micro-organismes sont associés aux feuilles, aux tiges, aux fleurs, aux graines et aux racines. Les communautés microbiennes affectent directement ou indirectement les plantes. Cette communauté comprend des micro-organismes qui se développent à la surface des plantes ou des épiphytes et à l'intérieur des cellules végétales ou des endophytes.

Il existe également des micro-organismes de la phyllosphère (présents à la surface et dans les parties aériennes des plantes) et des micro-organismes de la rhizosphère et du plan racinaire (la rhizosphère est représentée par le volume de sol entourant les racines. La surface des racines des plantes est appelée rhizoplan).

10.3.1. Les interactions conflictuelles

Une partie d'innombrables micro-organismes de la rhizosphère peut directement attaquer les racines et leur causer des dégâts pouvant conduire jusqu'à la mort de la plante. Ces agents

pathogènes appartiennent à toutes les familles de champignons et de bactéries, ces dernières jouent un rôle dans les situations très humides et chaudes. Certaines bactéries pénètrent les racines, principalement par des blessures, et se développent ensuite dans les vaisseaux de la plante, pouvant causer sa mort (*Xanthomonas fragariae* sur fraisiers). D'autres peuvent causer de gros dégâts aux plantes en créant une macération des tissus végétaux avec des enzymes (comme *Erwinia carotovora* sur carotte). Souvent, la plante n'est pas attaquée par un seul pathogène mais par un complexe parasitaire. On distingue :

- a. **Les pathogènes facultatifs** peuvent vivre aussi de manière saprophyte, en se maintenant et se développant sur des débris organiques en absence de la plante hôte. tels les *Pythium* présent dans la plupart des champs cultivés et ne causent d'importants dégâts aux plantes que lorsque les conditions sont défavorables à ces dernières.
- b. **Les pathogènes obligatoires** ne peuvent se développer qu'en présence de leur plante hôte, sont souvent très agressifs et peuvent causer des dégâts très importants. En absence de l'hôte, ils peuvent demeurer dans le sol pendant une certaine période grâce à des formes de résistances. Un exemple typique de cela est la hernie du chou: l'agent pathogène, *Plasmodiophora brassicae* (champignon), se développe sur les racines des crucifères et cause des excroissances importantes sur les racines.
- c. **Les pathogènes mineurs** peuvent réduire la production végétale sans causer véritablement de symptômes typiques sur les plantes, mais en les affaiblissent ou en les stressant un peu. certains de ces pathogènes peuvent également devenir des «pathogènes typiques» selon les conditions environnementales ou l'état physiologique de la plante, Exemple, le champignon *Pythium ultimum* peut causer de très gros dégâts aux très jeunes plantes et causer la fonte des semis. A partir d'un certain âge, la plante devient cependant résistante et peut se développer malgré la présence de ce champignon. Celui-ci continue tout à influencer négativement la croissance de la plante et, sans causer de véritables symptômes, et réduire le rendement des plantes.

10.3.2. Les interactions bénéfiques

a. Mutualisme et symbiose

Les plantes interagissent étroitement avec les micro-organismes aussi bien par leurs racines que par et la surface des feuilles ; et même plus au niveau de leur tissu vasculaire ou encore au niveau de leurs cellules. La plupart des mutualismes entre les plantes et les micro-organismes accroissent la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes ou augmentent leurs défenses contre les agents pathogènes. Parmi ces phénomènes mutualistes on peut citer :

➤ **Micro-organismes antagonistes**

Beaucoup de micro-organismes coopèrent pour la santé des plantes et les protègent contre les agents pathogènes. Ces micro-organismes bénéfiques, champignons ou bactéries, appartiennent en partie aux mêmes familles que certains micro-organismes pathogènes : *Fusarium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*. Ces organismes utiles, sont appelés **antagonistes**. Les mécanismes de protection des antagonistes comprennent des phénomènes de compétition (pour le fer, pour les sites d'infection, pour les nutriments), le parasitisme, la production de cyanide ou d'antibiotiques, production de substances de croissance de la plante, induction de résistance dans la plante, dégradation des toxines du pathogène. Exemple ; La souche Fo47 de *Fusarium oxysporum*, protège par exemple diverses plantes contre des fusarioses vasculaires et les *Trichoderma* font partie des champignons antagonistes, ils habitent la plupart des sols et montrent une action contre un grand nombre de champignons parasites. Ils produisent une grande variété d'antibiotiques jouant un rôle important dans la protection des plantes.

➤ **Les mycorhizes**

Ce sont des associations symbiotiques entre des champignons filamenteux du sol et les racines des plantes. On trouve deux principaux types, les ectomycorhizes (externes aux racines) et les endomycorhizes (internes aux racines). La mycorhization des racines améliore l'alimentation hydrique et minérale de la plante.

➤ **Actinorhizae**

Des relations actinorhiziennes, sont formées par l'association de souches de *Frankia* avec huit familles de plantes non légumineuses. Elles fixent l'azote et sont importantes, en particulier pour les arbres et les arbustes. Les membres du genre *Frankia* sont à croissance lente.

➤ **Micro-organismes formant des nodules racinaires : Rhizobia**

Les bactéries dites *Rhizobia* développe une symbiose avec des plantes légumineuses au niveau des nodules sur les racines ou les tiges, ces bactéries fixent à l'intérieur de ces nodules l'azote atmosphérique utilisé par la plante et en échange des sucres, les acides aminés et les vitamines issus de la photosynthèse.

11. **La fixation d'azote : symbiose légumineuses-Rhizobium**

C'est une interaction de grand intérêt pour l'homme, les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote jouent un rôle encore plus important dans la croissance des plantes pour la production agricole, peuvent se développer librement dans le sol ou infecter les plantes portant un nom générique « Rhizobia » et appartiennent à plusieurs genres. Les genres *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, et d'autres.

Les Rhizobia infectent les racines de légumineuses telles que : le soja, les haricots, les pois, les arachides, la luzerne, le trèfle etc. *Rhizobium* sont spécialement adaptés pour certaines espèces de légumineuses, où ils forment des nodules racinaires. L'azote est ensuite fixé par un procédé symbiotique de la plante et des bactéries. La plante fournit des conditions anaérobies et des nutriments de croissance pour les bactéries, les bactéries fixent l'azote qui peut être incorporé dans des protéines végétales.

Rhizobium infecte et nodule spécifiquement les légumineuses. La bactérie possède un grand plasmide qui est vital pour l'infection et la nodulation de la plante hôte.

11.1.Processus de nodulation

La formation de nodules racinaires sur les légumineuses par *Rhizobium* est un processus complexe qui produit la symbiose fixatrice d'azote.

- ✓ La racine de la plante libère des flavonoïdes (molécules de signalisation d'oligosaccharides) qui stimulent la croissance d'une communauté microbienne diversifiée de la rhizosphère et la production de divers métabolites Nod par *Rhizobium*. Il existe différents facteurs Nod qui contrôlent la spécificité de l'infection. Si les rhizobiums inoculés sont spécifiques.
- ✓ L'attachement de *Rhizobium* aux poils racinaires implique des protéines bactériennes spécifiques appelées rhicadhésines (présente sur les surfaces des cellules de rhizobium) et lectines et des récepteurs spécifiques (présent sur la membrane cytoplasmique des plantes de hôte) qui simulent le schéma d'attachement et l'expression du gène nod, par la structure d'un facteur Nod typique.
- ✓ Le courbement des poils racinaires et la division des cellules corticales végétales. Les facteurs Nod pénètrent dans les poils des racines et migrent vers leurs noyaux à travers un tube cellulosique, appelé canal d'infection. Les cellules adjacentes sont ensuite infectées par les rhizobiums.
- ✓ Les bactéries changent morphologiquement et grossissent environ 7 à 10 fois en volume.
- ✓ Le rhizobium se multiplie rapidement dans les cellules végétales et se transforme en cellules gonflées, difformes, et ramifiées appelées bactéroïdes entourés de membranes péribactéroïdes d'origine végétale. Ainsi la différenciation des bactéroïdes en symbiosomes fixateurs d'azote.
- ✓ La division cellulaire bactérienne et celle de la plante continue et on observe la formation du nodule mature.

Lorsque la plante meurt, le nodule se détériore, libérant les bactéroïdes dans le sol. Bien que les bactéroïdes soient incapables de se diviser, un petit nombre de cellules de rhizobium dormants reste toujours présents dans le nodule. Ces cellules prolifèrent, en utilisant certains des produits de la dégradation du nodule comme nutriments. Les bactéries peuvent ensuite déclencher l'infection de la prochaine saison de croissance ou de maintenir une existence libre dans le sol.

11.2.Régulation de la fixation d'azote par la Leghémoglobine

Rhizobia fixe le N_2 pour la légumineuse quand il est cultivé en culture pure dans des conditions de microaérophilie (les nitrogénases sont inactives par la forte concentration de O_2). L'interaction de la plante et les partenaires bactériens induit la production de la protéine leghémoglobine (contenant du fer) qui fonctionne comme un " tampon d'oxygène " entre la forme oxydée (Fe_{3+}) et la forme réduite de fer non lié (Fe_{2+}) pour garder un niveau bas d' O_2 dans le nodule.

Une espèce de rhizobium particulière est capable d'infecter certaines espèces de légumineuses, mais pas les autres. Si les légumineuses sont inoculées avec la souche spécifique de rhizobium, ceci implique une abondance en leghémoglobine, alors des nodules fixateurs d'azote se développent sur les racines.

11.3.La fixation de l'azote

La fixation de N_2 commence juste après la formation du symbiosome et nécessite la nitrogénase.

La nitrogénase des bactéroïdes présente les mêmes propriétés biochimiques que l'enzyme des bactéries fixatrices d' N_2 vivant en liberté.

Les bactéroïdes dépendent de la plante pour le donneur d'électrons pour la fixation de l' N_2 , les acides organiques en C4 succinate, malate, et fumarate sont les principaux composés organiques transportés à travers la membrane du symbiosome et dans les bactéroïdes et sont les intermédiaires du cycle de l'acide citrique

Le produit de la fixation de l' N_2 est l'ammoniaque (NH_3), qui est assimilé majoritairement par la plante par formation de composés d'azote organiques. Et cela grâce à la glutamine synthétase, présente en grande quantité dans le cytoplasme de la cellule végétale et peut convertir le glutamate et NH_3 en glutamine. Ceci est un exemple de transport de composés d'azote organique par les bactéries fixatrices d'azote dans la plante.

11.4. Nodulation des tiges

Même si la majorité des légumineuses ont des nodules fixateurs d' N_2 - sur leurs racines, certaines espèces de légumineuses forment des nodules sur leurs tiges. Ces légumineuses sont très communes dans les régions tropicales où les sols manquent d'azote par lixiviation et l'activité biologique intense. *Sesbania*, une légumineuse aquatique tropicale, est le meilleur exemple, cette légumineuse est infectée par *Azorhizobium caulinodans*. Les nodules se forment souvent sur la tige immergée d'eau ou juste au-dessus, avec le même processus de nodulation racinaires.