

# UTILISATION DES MICROORGANISMES DU SOL POUR ACCROÎTRE LA PRODUCTIVITÉ AGRICOLE

## MANUEL DE L'APPRENANT

**ADJANOHOUN Adolphe**, *Directeur de Recherche*  
**BABA-MOUSSA Lamine Saïd**, *Professeur Titulaire des Universités*  
**DAGBENONBAKIN Gustave**, *Maître de Recherche*  
**SAÏDOU Aliou**, *Professeur Titulaire des Universités*  
**TOUKOUROU Fatiou**, *Professeur Titulaire des Universités*

# **Utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole**

## **MANUEL DE L'APPRENANT**

**ADJANOHOUN Adolphe**, Directeur de Recherche

**BABA-MOUSSA Lamine Saïd**, Professeur Titulaire des Universités

**DAGBENONBAKIN Gustave**, Maître de Recherche

**SAÏDOU Aliou**, Professeur Titulaire des Universités

**TOUKOUROU Fatiou**, Professeur Titulaire des Universités

Dépôt légal N° 9644 du 27 septembre 2017, Bibliothèque Nationale (BN) du Bénin, 3<sup>ème</sup> trimestre

ISBN : 978-99919-819-1-8

## Comité d'édition

ADJANOHOOUN Adolphe, Directeur de Recherche  
ADÉGBOLA Ygué Patrice, Maître de Recherche  
AHOYO ADJOVI Nestor, Maître de Recherche  
DJINADOU IGUE Kouboura Alice, Chargée de Recherche  
DOSSOU Romuald A.

## Diffusion : où trouver ce document ?

Centre National de Spécialisation sur le Maïs (CNS-Maïs) de l'Institut National des Recherches Agricoles du Bénin (INRAB) - 01 BP 884 Recette Principale, Cotonou 01, République du Bénin - Tél. : (+229) 21 30 02 64, Email : [inrabdg1@yahoo.fr](mailto:inrabdg1@yahoo.fr)

## Comment citer ce document ?

Adjanohoun A., Baba-Moussa L.S., Dagbénonbakin G., Saïdou A. & F. Toukourou. 2017. Utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole : Manuel de l'apprenant. CNS-Maïs/INRAB/SNRA. 76 p. Dépôt légal N° 9644 du 27 septembre 2017, Bibliothèque Nationale (BN) du Bénin, 3<sup>ème</sup> trimestre, ISBN : 978-99919-819-1-8

## Réalisation et impression de l'ouvrage

Imprimerie COCO NEW TECH Cotonou, Bénin  
Tél. +229 97 68 24 24 • Email : [cocomensah@yahoo.fr](mailto:cocomensah@yahoo.fr)

## Droits d'utilisation

Cette création est mise à disposition selon le Contrat Creative Commons Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Partage des Conditions Initiales à l'Identique 2.0 France disponible en ligne : <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.0/fr/> ou par courrier postal à Creative Commons, 171 Second Street, Suite 300, San Francisco, California 94105, USA.

- Paternité (BY) : vous devez citer les noms de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation.
- Pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales.
- Partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci.

**Paternité  
Pas d'Utilisation Commerciale  
Partage des Conditions Initiales à l'Identique**



**Première édition**

Dépôt légal N° 9644 du 27 septembre 2017, Bibliothèque Nationale (BN) du Bénin, 3<sup>ème</sup> trimestre  
ISBN : 978-99919-819-1-8

## Table des matières

<b>Avant-propos .....</b>	<b>6</b>
<b>Préface .....</b>	<b>7</b>
<b>Remerciements .....</b>	<b>8</b>
<b>Module 1 : Le sol et sa fertilité .....</b>	<b>9</b>
Chapitre 1 : Le sol et sa composition .....	9
Définition du sol.....	9
Composition du sol.....	9
Chapitre 2 : Quelques propriétés physiques du sol déterminant sa fertilité.....	10
Texture du sol .....	11
Classification texturale des sols .....	12
Structure du sol.....	12
Classification du sol selon la morphologie et le degré de développement de sa structure .....	13
Chapitre 3 : Le complexe absorbant du sol .....	14
L'argile .....	14
La matière organique .....	16
Que retenir ? .....	16
Chapitre 4 : Acidité du sol et sa correction .....	16
Concept de pH .....	16
Rôle du pH dans le développement des plantes.....	17
Acidité du sol.....	18
Comment le sol s'acidifie-t-il ? .....	18
Influence de l'acidité du sol sur le développement des plantes.....	18
Corrections de l'acidité du sol.....	19
Chapitre 5 : Alcalinité du sol et sa correction.....	20
Types de sols alcalins .....	20
Corrections de l'alcalinité du sol .....	21
<b>Module 2 : La microbiologie des sols : un champ prometteur pour l'agroécologie.....</b>	<b>22</b>
Chapitre 1 : Organismes vivants du sol.....	22
Faune du sol .....	22
Flore du sol .....	23
Chapitre 2 : Les bactéries .....	23
Structure de la cellule bactérienne .....	23

Éléments constants de la cellule bactérienne .....	24
Éléments inconstants de la cellule bactérienne .....	25
Aperçu sur les grands groupes de bactéries .....	26
Chapitre 3 : Les champignons.....	26
Importance des champignons .....	26
Structure des champignons.....	27
Chapitre 4 : Quelques constats et besoins de connaissances sur le fonctionnement du sol .....	27
Rôles des microorganismes dans le sol et importance de leur étude .....	28
Enjeux de la recherche : nouveaux outils à maîtriser pour accéder à la diversité des fonctions microbiennes du sol.....	30
Apports de la microbiologie pour une agriculture durable .....	31
Chapitre 5 : Quelques thématiques porteuses à explorer pour une meilleure utilisation des sols pour leur gestion en milieux cultivés ou industriels .....	32
Thèmes de recherche .....	32
Pilotage de la microflore naturelle au travers des pratiques culturales .....	33
Chapitre 6 : Recherche de bio-indicateurs de la qualité des sols.....	36
<b>Module 3 : Les influences des microorganismes sur le cycle du carbone,     de l'azote et du phosphore dans le sol .....</b>	<b>38</b>
Chapitre 1 : Cycle de carbone .....	38
Carbone .....	38
Description du cycle de carbone.....	38
Chapitre 2 : Cycle de l'azote.....	39
Azote.....	39
Description du cycle de l'azote .....	40
Chapitre 3 : Cycle du phosphore .....	41
Phosphore.....	41
Description du cycle du phosphore.....	41
Chapitre 4 : Influences des microorganismes sur les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore .....	42
Influences des microorganismes sur le cycle du carbone .....	42
Influences des microorganismes sur le cycle de l'azote .....	42
Influences des microorganismes sur le cycle du phosphore .....	42

<b>Module 4 : L'utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole</b>	<b>44</b>
Chapitre 1 : Utilisation des rhizobactéries promotrices de la croissance végétative pour accroître la productivité agricole	44
Contexte et concepts	44
Groupes de PGPR	45
Mécanismes d'action des PGPR	46
Chapitre 2 : Utilisation des champignons mycorhiziens à arbuscules pour accroître la productivité agricole	47
Contexte	47
Symbioses végétales et leurs structures	48
Lichens	48
Mycorhizes	50
Physiologie des mycorhizes	57
Gestion des champignons mycorhiziens au champ	59
Utilisation des mycorhizes dans les systèmes de culture	60
Impact de la fertilisation minérale sur les champignons mycorhiziens à arbuscules	60
Symbiose mycorhizienne et prolifération de <i>Striga</i> spp en zone tropicale	61
Champignons mycorhiziens et bactéries fixatrices d'azote	64
Symbiose mycorhizienne et protection des plantes contre les maladies	64
Conditions de l'expression du phénomène de protection contre les agents pathogènes	67
Mécanismes contribuant à la protection contre les agents pathogènes	68
Symbiose mycorhizienne et valorisation des ressources naturelles en phosphate naturel des sols tropicaux	68
Stratégies culturales et amélioration du potentiel mycorhizien des sols	69
Gestion durable du potentiel infectueux mycorhizogène des sols	71
Effet des pratiques agricoles et des propriétés du sol sur la densité des champignons mycorhiziens dans le sol	72
<b>Références bibliographiques</b>	<b>73</b>

## **Avant-propos**

La Communauté Economique des Etats de l'Afrique de l'Ouest (CEDEAO), dans le cadre de la concrétisation des engagements pris à travers, le Nouveau Partenariat pour le Développement de l'Afrique (NEPAD), s'est dotée en janvier 2005, d'un Programme Détaillé du Développement Durable de l'Agriculture de l'Afrique (PDDAA) dont l'objectif est de «contribuer de manière durable à la satisfaction des besoins alimentaires de la population, au développement économique et social et à la réduction de la pauvreté dans les Etats membres». Ainsi, le Conseil Ouest et Centre Africain pour la Recherche et le Développement Agricoles (CORAF/WECARD) a été identifié comme agence technique de coordination de la recherche agricole dans la sous-région Ouest Africaine. De ce fait, il est chargé de la mise en œuvre du volet "Recherche" du Projet de Productivité Agricole en Afrique de l'Ouest (PPAAO) dont l'objectif est d'accroître de façon efficiente et durable, la productivité des spéculations prioritaires en Afrique de l'Ouest.

Le Centre National de Spécialisation sur le maïs (CNS-Maïs), composante 2 du PPAAO du Bénin, a pour objectif de renforcer la conformité des priorités du Bénin en matière d'amélioration de la productivité du maïs avec celles des pays de la sous-région en vue de contribuer efficacement à la sécurité alimentaire. Ceci permettra à la sous-région de tirer profit des acquis des recherches et de la riche expérience accumulée par le Bénin dans le domaine.

Le renforcement des capacités des acteurs occupe une place prépondérante dans le PPAAO. Ceci se justifie par le fait que la génération et la diffusion d'innovations technologiques agricoles ainsi que leur adoption par les producteurs pour améliorer la productivité et la compétitivité des filières prioritaires, repose en grande partie sur la compétence des acteurs du secteur agricole, en général, et de la recherche-développement, en particulier.

Le présent manuel constitue un document de référence pour les chercheurs, les enseignants, les étudiants et tous acteurs du secteur agricole, dans le domaine de l'utilisation des microorganismes du sol, notamment les bactéries promotrices de la croissance des plantes et les champignons mycorhiziens à arbuscules, pour améliorer la productivité agricole tout en améliorant la santé des sols. Véritable support pédagogique, il est le premier d'une série de manuels qu'il faut absolument enrichir. Aussi, toutes les contributions pour l'améliorer sont attendues.

## **Préface**

Déjà en 2002, l'Union Internationale des Sciences du Sol (IUSS) avait adopté une résolution proposant le 5 décembre comme la Journée Mondiale des Sols pour célébrer l'importance du sol comme élément crucial du système naturel et comme contributeur essentiel au bien-être humain. Aujourd'hui, la dégradation des sols est l'un des problèmes cruciaux auxquels est confrontée l'agriculture mondiale. La dégradation des sols est une préoccupation écologique dont les conséquences sont ressenties le plus fortement par les populations pauvres des pays en voie de développement. Les terres cultivables sont en diminution à un rythme d'environ 5 à 10 millions d'hectares par an, et ceci au moment où la croissance démographique globale est galopante et où la sécurité alimentaire des populations n'est pas assurée.

Dans le but d'attirer l'attention mondiale sur ce phénomène, la conférence de la FAO, en juin 2013, a approuvé à l'unanimité la Journée Mondiale des Sols. En décembre 2013, la 68<sup>ème</sup> session de l'Assemblée Générale de l'ONU a déclaré le 5 décembre comme la Journée Mondiale des Sols.

La conséquence de la dégradation des sols est la baisse de la fertilité des sols. Ainsi, des quantités de plus en plus grandes d'engrais minéraux sont utilisées pour accroître la productivité agricole, avec des effets plus en des néfastes sur la qualité des sols. Pour juguler cette situation, de nombreux travaux de recherche ont permis de mettre au point de technologies de gestion intégrée de la fertilité des sols. Malheureusement, très peu de ces technologies sont adoptées par les producteurs du fait, entre autres facteurs, des changements de comportement des producteurs qu'impose leur utilisation.

Il convient donc de rechercher des technologies performantes dont l'application par les producteurs, non seulement limite les changements de leurs comportements habituels, mais également permet de créer un équilibre entre la nature et l'agriculture. Dans cette perspective, une gestion des agroécosystèmes intégrant l'introduction de certains microorganismes participera au développement durable, en assurant une fertilité du sol à long terme et un accroissement de la productivité agricole.

Le présent manuel de l'apprenant, rédigé par des enseignants-chercheurs et des chercheurs de haut niveau du Système National de Recherche Agricole (SNRA) du Bénin, animateurs du Centre National de Spécialisation sur le Maïs (CNS-Maïs), est un précieux outil pour les enseignants, les chercheurs et les apprenants du domaine de l'agroécologie. Les concepts qui y sont développés sont clairs. Des illustrations permettent de fixer les idées.

J'adresse mes sincères compliments à toutes les personnes morales et physiques qui, à un titre ou à un autre, de près ou de loin, ont contribué à l'élaboration du présent manuel. Je garde l'espoir que ce manuel contribuera au renforcement des capacités scientifiques et techniques des cadres du développement rural et des étudiants, puis à la promotion de l'utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole tout en améliorant la santé du sol dans la sous-région ouest africaine en particulier et dans le monde en général.



**Dr Patrice Ygué ADÉGBOLA,**

Maître de Recherche (CAMES)  
Directeur Général de l'Institut National des Recherches  
Agricoles du Bénin (INRAB)



## **Remerciements**

Les auteurs remercient toutes les personnes physiques et morales qui ont contribué à la réalisation du présent ouvrage. Il s'agit, notamment, du Conseil Ouest et Centre Africain pour la Recherche et le Développement Agricoles (CORAF/WECARD) et du Projet de Productivité Agricole en Afrique de l'Ouest (PPAAO) pour avoir apporté leur appui financier, de l'Institut National des Recherches Agricoles du Bénin (INRAB) et en particulier son Directeur Général, pour la sollicitude permanente, des personnes ci-après : Madame AKANDO MIKINHOUESSE Marthe Assiba et Dr Ir. SOSSOU Comlan Hervé pour l'appui logistique.

## **Module 1 : Le sol et sa fertilité**

### **Chapitre 1 : Le sol et sa composition**

#### Définition du sol

Albert Demolon (1881-1954) a défini le sol comme étant la formation naturelle de surface, à structure meuble et d'épaisseur variable, résultant de la transformation de la roche mère sous-jacente sous l'influence de divers processus, physiques, chimiques et biologiques, au contact de l'atmosphère et des êtres vivants. Plus couramment, on définit le sol comme étant le résultat de la désagrégation des roches par leurs altérations mécanique et physicochimique sous l'effet des facteurs abiotiques (fissuration consécutive à la décompression, chocs thermiques, humidité, temps, frottements, vent) et biotiques (microorganismes).

#### Composition du sol

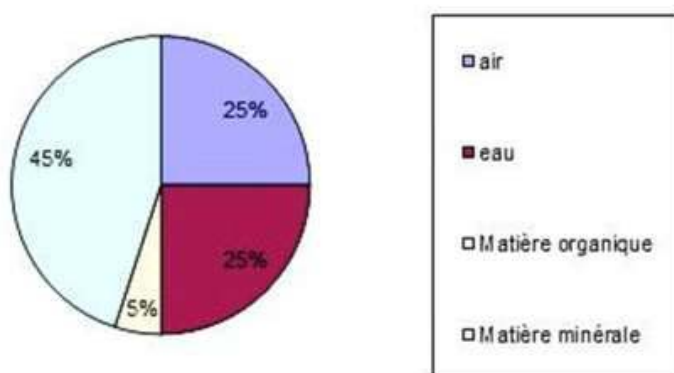
Le sol est conçu comme un système de trois phases avec un nombre indéfini de composants. Il existe certains groupes de constituants qui se retrouvent dans tous les sols. Les phases du sol sont : la phase solide, la phase liquide et la phase gazeuse. La phase solide du sol est constituée par les matières minérale et organique.

La phase solide est constituée de minéraux et de la matière organique. On distingue deux grands groupes de minéraux : ceux qui intègrent la roche originale et ceux qui sont le résultat de l'altération des minéraux de décomposition. Les particules du premier groupe sont les silices, les silicates d'aluminium et d'autres métaux, les silicates de magnésium, de calcium, de fer, etc. Les particules du second groupe sont produites au cours des périodes géologiques antérieures et sont mus par le vent et l'eau sur de grandes distances. Elles sont ensuite soumises aux cycles de déposition et d'altération. Les minéraux les plus importants sont les suivants :

- **Andalucite** : il provient de l'action des magmas granitiques sur les roches argileuses. Ces roches se transforment et libèrent du mica qui apparaît sur les surfaces des fragments ;
- **Kaolin** : il présente une couleur blanchâtre nonobstant son apparence parfois incolore. C'est un silicate d'alumine avec environ 14% d'humidité. Il est presque toujours sous une forme cristallisée ;
- **Feldspaths** : ce sont des silicates de sodium, de potassium et de calcium. On rencontre un ou plusieurs de ces éléments dans leur structure. Les roches hypogéniques contiennent un pourcentage élevé de feldspaths. Ces derniers font partie de l'écorce terrestre. Ils sont facilement attaqués par l'eau contenant de l'anhydride carbonique. C'est ce qui explique la facilité avec laquelle se dégradent les roches cristallines qui les contiennent ;
- **Micas** : ce sont des hydrosilicates d'alumine avec le potassium et quelques fois avec du fer, le magnésium et le sodium. Ils font partie des roches ignées comme le granite. Ils se présentent sous forme de couches très fines, brillantes, flexibles et élastiques.

La matière organique est le produit de la décomposition des végétaux et des animaux à la surface et dans le sol.

La phase liquide est représentée par l'humidité du sol. La phase gazeuse désigne l'air contenu dans les espaces poreux du sol. La phase liquide du sol est en équilibre avec les phases solides et gazeuses. L'équilibre peut varier selon la température, la teneur en eau, l'absorption des éléments nutritifs et les activités microbiennes dans le sol. Les phases liquide et gazeuse dépendent de la phase solide et changent constamment. Ainsi, la composition volumétrique approximative permanente d'un sol tropical pour le développement des plantes peut être celle qu'illustre la figure 1.



**Figure 1 :** Composition volumétrique idéale du sol  
Source : Hernandez, (1975)

## **Chapitre 2 : Quelques propriétés physiques du sol déterminant sa fertilité**

Les propriétés physiques déterminent, entre autres facteurs, la fertilité du sol. La connaissance des propriétés physiques du sol permet de mieux maîtriser les labours agricoles et les amendements en vue d'augmenter les rendements des cultures.

Le développement des techniques de l'étude physique du sol implique la connaissance des lois qui régissent la nature physique du sol au regard de la grande complexité, de l'hétérogénéité et du caractère triphasique (liquide, solide et gazeux) du sol. La détermination des propriétés physiques du sol permet de les modifier dans le but d'améliorer les conditions de croissance des plantes et d'utiliser de façon plus adéquate l'eau et les engrais. Les propriétés physiques du sol les plus importantes sont sa texture et sa structure.

## Texture du sol

La texture du sol constitue une mesure de la taille moyenne des particules qui le forment. En d'autres termes, la texture représente la teneur centésimale des particules constitutives du sol que sont le sable, le limon et l'argile. La texture du sol revêt une grande importance car elle permet de déterminer la facilité d'approvisionnement des plantes en nutriments, en eau et en oxygène, la facilité de labour, le rapport eau-air et la pénétration des racines.

Les éléments minéraux du sol se classifient, sur le plan international et selon leurs dimensions, en plusieurs fractions que sont : les pierres (diamètre supérieur à 2 centimètres), les graviers (diamètre de 2 à 0,2 centimètres), le sable fin (diamètre de 2 à 0,02 millimètre), le limon (diamètre de 0,02 à 0,002 millimètre) et l'argile (diamètre inférieur à 0,002 millimètre).

En général, on admet que les particules de grandes tailles (pierres et graviers) ont une influence réduite sur les propriétés agricoles du sol. Dans certains cas, elles peuvent constituer une réserve d'éléments nutritifs qui sont libérés par les phénomènes d'altération. Toutefois, compte tenu de la libération très lente des éléments nutritifs, on admet que les particules de grandes tailles réduisent le volume de terre fine à la disposition des cultures et diminuent, du fait, la capacité nutritive du sol.

Les sables fins sont constitués généralement par des minéraux libres dont les proportions sont en correspondance avec la composition minéralogique des roches qui leur ont donné naissance. Ils sont des minéraux assez résistants. Leurs propriétés physiques sont intermédiaires entre celles des particules de grandes tailles et des limons.

Le limon est souvent constitué des résidus très fins de quartz et parfois des fragments très petits de micas ou de feldspaths pulvérisés, des oxydes ou des hydroxydes de fer. Il est également constitué des concrétions fines de calcite. Ses propriétés physiques sont, du point de la fertilité du sol, meilleures à celles des sables fins. Les limons sont, en effet, la fraction du sol qui contribue à l'imperméabilité de ce dernier. Il convient de souligner que les propriétés physiques d'un sol, peu de fois, sont déterminées par les sables ou les limons directement.

L'argile constitue la fraction la plus fine des particules du sol. Elle lui confère des caractéristiques très importantes aussi bien du point de vue chimique que physique. De nombreuses propriétés physiques des argiles ont leur origine dans l'énorme superficie spécifique de leurs particules. A cause de son état colloïdal, l'argile absorbe un pourcentage considérable d'eau avec pour conséquence une augmentation notoire de son volume. Il se dégage alors ce qui est dénommé « chaleur d'expansion ». Lorsqu'elle se dessèche, elle récupère son volume initial et les calories restées libres avec l'apparition des grissettes produites par la contraction de la masse argileuse. L'argile possède une cohésion très élevée à cause de la tension superficielle de l'eau se trouvant dans les particules et qui cesse logiquement lorsque le sol se sèche, d'une part, et la tension superficielle conséquente des propriétés adhésives de la matière colloïdale d'autre part. Les argiles, à l'instar des composants de la terre fine, confèrent au sol, entre autres caractéristiques :

- une perméabilité et une aération très réduites ;

- une haute capacité de rétention d'eau ;
- une augmentation de la cohésion (difficulté de labour) ;
- une augmentation de la capacité d'échange cationique ;
- formation des complexes argilo-humiques.

### Classification texturale des sols

La classification texturale du sol permet de connaître en général les infinies modalités du sol engendrées par la taille des particules qui l'intègrent. Elle se base sur le pourcentage des différentes particules et leurs effets sur le sol. Souvent, on utilise le nom de sa classe texturale pour dénommer le sol. Dans le but de contribuer à l'étude de ces aspects, nous exposons les indicateurs généraux suivants pour chacune des classes de sol.

Sol sableux	sable : 70% ou plus
	argiles plus limon : moins de 30%
Sol limoneux	limon : 80% ou plus
	argile : moins de 12%
Sol argileux	sable : moins de 45%
	limon moins de 40%
	argile : 40% ou plus

Un sol idéal (loam ou franc) peut être défini comme étant le mélange de particules de sable, limon et d'argile qui permette d'obtenir un équilibre entre les propriétés d'un sol "léger" et celles d'un sol "lourd".

### Structure du sol

La structure du sol désigne la façon dont ses agrégats s'agencent entre eux. Elle se caractérise par **(i)** l'aspect des ensembles ou des agrégats établis, leurs formes et leurs dispositions et **(ii)** la stabilité de ces agrégats. L'agrégat est solide et est défini par des formes géométriques plus ou moins régulières. Il se forme dans le sol soit d'une façon naturelle ou sous l'effet des labours. Il conserve sa forme grâce à la cohésion du sol. Cette cohésion varie suivant l'effet de divers facteurs notamment la texture du sol et son humidité. Entre les agrégats, il existe des vides dénommés « pores » qui se divisent en micropores et macropores. Les pores du sol permettent le mouvement de l'eau et de l'air dans le sol. Ils contiennent la solution du sol. Ils sont l'interface entre les racines des plantes et le sol. C'est ce qui justifie que la structure du sol soit considérée comme l'un des principaux facteurs dont dépend la fertilité des sols. Contrairement à la texture qui ne change pas, la structure du sol est un état qui évolue dans le temps.

### Classification du sol selon la morphologie et le degré de développement de sa structure

La morphologie de la structure au champ dépend de plusieurs facteurs tels que la texture, le type d'argile, les cations prédominants (Ca, Mg, Na, Fe), la capacité d'absorption d'eau, la matière organique, les labours, etc. Suivant la morphologie de sa structure, le sol peut être classé en non structuré, structuré ou avec la structure détruite.

Les sols non structurés présentent les propriétés ci-après :

- grains simples : ce sont des sols sableux où chaque grain de sable, après dessèchement, apparaît séparé des autres ;
- sols massifs : les particules de ces sols sont soudées les unes aux autres grâce aux petites quantités d'argile et de matière organique. Il n'y existe aucune ligne de séparation définie.

Les sols structurés peuvent présenter des structures lamellaires, prismatiques, en blocs ou granulaires.

- Structure lamellaire : dans ce type de structure, les fissures naturelles du sol sont principalement horizontales. Les agrégats sont disposés en forme de plans très fins ou lamelles superposées comme les feuilles d'un livre. C'est pour cela que cette structure est encore dénommée foliaire ou filiforme. Elle est typique des horizons « A » des sols vierges et ceux des régions humides. Les axes horizontaux sont parallèles. Les dimensions horizontales sont beaucoup plus grandes que les verticales. C'est particulièrement la structure des argiles ou des mélanges d'argiles et de limons déposés par les inondations et qui se séchent « *in situ* ».
- Structure prismatique : le sol présente un système prédominant de fissures verticales. L'unité élémentaire s'allonge en sens vertical et très souvent sa taille est grande. Les côtés sont plats et lisses avec les arêtes fines. En général, c'est la structure des sols argileux, "lourds" et des sols hydromorphiques ainsi que des horizons moyens et inférieurs des sols salés.
- Structure en blocs : ce type de structure est généralement connu sous les noms de cubique, cuboïde ou polyédrique. Elle est en forme de blocs. Les fissures naturelles du sol se présentent bien développées verticalement et horizontalement de façon que les unités structurales montrent les axes horizontaux et les verticaux plus ou moins d'une même longueur.
- Structure granulaire : les agrégats sont plus ou moins arrondis et poreux. Ils sont appelés granules. Ces structures sont caractérisées par le fait que les agrégats soient petits (un millimètre à un centimètre) et forts. Elles sont typiques des sols humiques calcimorphiques et les ferrallitiques. Elles permettent une bonne aération. C'est la structure idéale pour le développement des plantes car elle garantit un excellent rapport air-eau.

### **Chapitre 3 : Le complexe absorbant du sol**

Le complexe absorbant du sol est la phase solide du sol composée de matières minérale et organique, et possédant des charges électriques. Grâce à ses charges électriques, le complexe absorbant du sol « garde » les nutriments des plantes provenant des minéraux issus des roches mères, de la décomposition de la matière organique et de la fertilisation minérale. Il les échange avec la solution du sol selon une relation très équilibrée c'est-à-dire un « donnant-donnant » équitable.

Le rôle du complexe absorbant du sol est très important dans la nutrition des plantes. En effet, sans le complexe absorbant du sol, les nutriments du sol disparaîtraient par lessivage dès les premières grandes pluies surtout dans les sols tropicaux souvent très profonds et bien drainés. Le complexe absorbant du sol constitue donc le garde-manger ou le réservoir de nutriments pour les plantes. Par ailleurs, la nutrition des plantes étant basée sur des échanges entre d'une part, les racines des plantes et la solution du sol puis d'autre part, entre la solution (phase liquide) du sol et la phase solide du sol, le complexe absorbant du sol assure ces échanges à travers le complexe argilo-humique. Le complexe argilo-humique est composé d'argiles et de matière organique.

#### **L'argile**

L'argile est le résultat du processus d'édaphisation de certaines roches, notamment les feldspaths et les micas. Les particules d'argile sont lamellaires, cristallines, poreuses et insolubles. Elles sont dispersées dans le système colloïdal du sol. Elles sont appelées « acidoïdes ». Cette dénomination est due au fait que bien qu'elles ne soient pas totalement assimilables aux acides, ces particules laminaires se comportent comme des acides du point de vue électrolytique. Elles sont formées de deux portions bien définies : le noyau et la ruhe cationique (figure 2).

La totalité de la superficie de l'acidoïde est chargée d'anions ; ce qui signifie que ces derniers se trouvent aussi bien dans l'interphase interne que sur les faces externes qui correspondent au reste de la superficie moléculaire. Par ailleurs, une ruhe de cations entoure chaque particule située très proche de l'interphase. Notons cependant que des cations accompagnent les particules dans leur déplacement au sein des milieux de dispersion. Ainsi, la particule argileuse peut apparaître chargée d'un potentiel électrique relativement élevé.

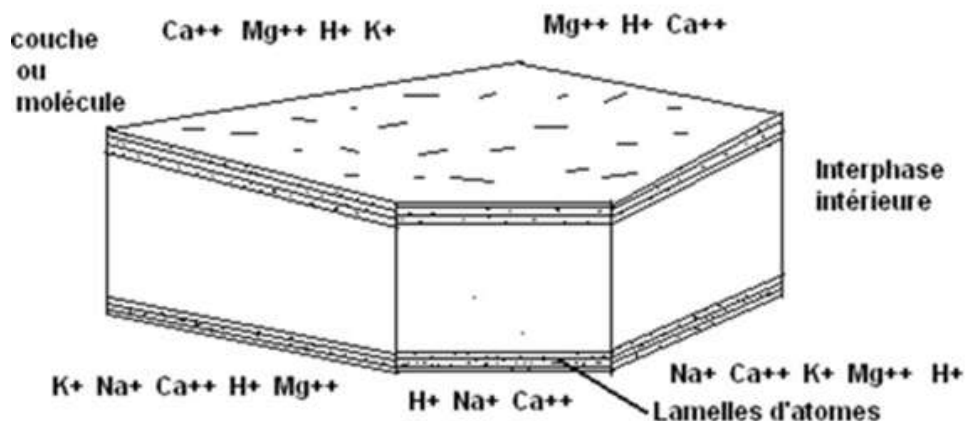


Figure 2 : Schéma d'un acidoïde et les cations échangeables  
Source : Hernandez, (1975)

Les argiles possèdent deux types de charges électriques : i) les charges permanentes produites par les remplacements de la silice par l'aluminium ou par le magnésium dans le réseau cristallin et ii) les charges induites engendrées principalement par des ruptures ou dissociations des ions  $\text{H}^+$  issus des groupes hydroxyles ( $\text{OH}^-$ ) situés sur les bordures du réseau cristallin. Les charges induites augmentent en fonction du type d'argile dans l'ordre suivant : montmorillonites < illites < kaolinites < argiles des hydroxyles. Au niveau des charges permanentes, l'ordre de croissance est le suivant : kaolinites < illites < montmorillonites. Les charges électriques de l'argile lui confèrent sa capacité d'échange cationique. La capacité d'échange cationique se classifie suivant ses valeurs comme le montre le tableau 1.

Tableau 1 : Classification de la capacité d'échange cationique du sol.

C.E.C. (cmol/kg de sol)	Classification
< 10	très basse
10-20	basse
20-30	moyenne
30-40	élevée
> 40	très élevée

Source : Hernandez, (1975)

Les sols tropicaux étant majoritairement constitués d'argiles kaolinitiques, il ressort que la capacité d'échange cationique du complexe absorbant de ces sols est inférieure à celle des sols des pays tempérés. En conséquence, il est important, dans les pays tropicaux de recourir



à des apports massifs et permanents de matières organique en vue de renforcer la capacité d'échange cationique du complexe absorbant du sol.

### La matière organique

La matière organique joue de nombreux rôles dans la qualité des sols. Elle contribue à la stabilité de la structure du sol de par l'activité microbienne du sol. En effet, les microorganismes du sol rendent possible l'agrégation des particules minérales dans le sol. Aussi, la matière organique permet-elle d'aérer le sol et d'y produire des agrégats de tailles plus grosses. La matière organique contribue à une meilleure minéralisation de l'azote. Les sols riches en matière organique se réchauffent plus vite car ils sont plus sombres et permettent de mieux retenir l'eau, ce qui est un avantage considérable pour les cultures.

### Que retenir ?

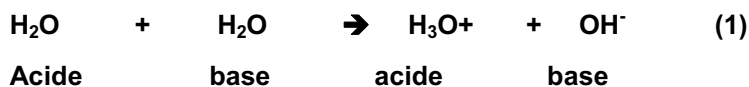
Le complexe absorbant du sol ou micelle argilo-humique est doté de capacités d'absorption des minéraux nutritifs. Il a des propriétés d'acides faibles, surtout lorsqu'il est saturé par les cations de poids atomiques élevés et déficitaires en électrons. Dans ces conditions, le complexe absorbant du sol joue un rôle tampon fondamental pour le maintien d'un pH stable dans les sols. En revanche, lorsque la proportion d'ions de poids atomiques faibles et peu déficitaires augmente, les colloïdes sont plutôt dispersés dans la solution du sol. Un sol idéal est un sol ni trop collant ni trop léger. On le reconnaît à sa structure grumeleuse facile à travailler.

## **Chapitre 4 : Acidité du sol et sa correction**

Le sol possédant un milieu aqueux est sujet à une réaction qui peut être acide ou basique. L'acidité du sol est souvent le résultat de mauvaises pratiques agricoles.

### Concept de pH

L'eau peut se comporter aussi bien comme un acide que comme une base selon le milieu.



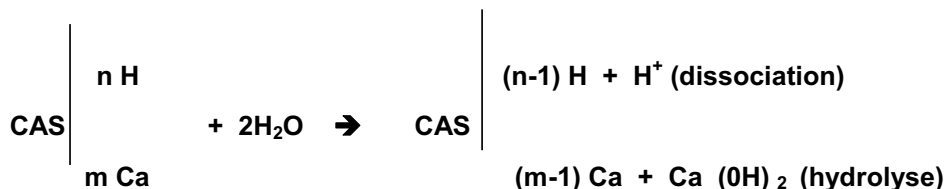
Dans le souci de simplifier les formules, nous adopterons désormais  $\text{H}^+$  au lieu de  $\text{H}_3\text{O}^+$  tout en tenant compte du fait que l'ion  $\text{H}^+$  n'existe pas en tant que tel dans les dissolutions aqueuses sinon plutôt comme l'ion  $\text{H}_3\text{O}^+$ .

L'équation (1) peut alors s'écrire de la manière suivante :



La réaction du sol a été l'une des parties de l'édaphologie qui ont fait l'objet de plus d'attention de la part des chercheurs, car son étude a révélé l'étroit rapport qui l'unit à l'échange ionique, à la rétention des composés chimiques, etc., et par conséquent avec les espèces végétales qui se développent mieux sur chaque type de sol.

Le pH du sol est le résultat des réactions chimiques complexes avec pour conséquences des dissociations ioniques. Puisque le sol est un mélange très complexe d'éléments dont les réactions sont variées, il résulte évident que la réaction du sol est en définitive la somme algébrique de ces réactions des éléments du sol. Cette somme algébrique dépend, en grande mesure, du complexe absorbant du sol qui peut être considéré comme un acide à cause des ions  $H^+$  qu'il retient ou comme une base à cause des éléments avec lesquels il réalise l'échange. En tant qu'acide, il expérimente une petite dissociation ionique et de par son caractère basique, il peut être hydrolysé. La réaction peut être représentée schématiquement de la manière suivante :



**Nota bene** : CAS = Complexe absorbant du sol

Le pH est probablement la propriété du sol la plus fréquemment déterminée. Les sols sont classés suivant la valeur de leur pH (tableau 2).

Tableau 2 : Classification des sols suivant la valeur du pH

pH du Sol	Réaction
Moins de 4	Très acide
4 - 6	Acide
6 - 7	Légèrement acide
7 - 8	Neutre
8 - 9	Légèrement alcalin
9 - 10	Alcalin
Plus de 10	Très alcalin

Source : Hernandez, (1975)

### Rôle du pH dans le développement des plantes

Le pH de la solution du sol est un élément déterminant pour une bonne dissolution des éléments nutritifs et par conséquent pour une absorption efficace de ces éléments nutritifs par les racines des plantes. Par exemple, les éléments minéraux tels que le phosphore et les oligoéléments ne sont plus absorbés si la valeur du pH est supérieure à 7. Ceci peut être à l'origine d'une baisse significative de la productivité et de la mauvaise santé des plantes. Par

ailleurs, le pH permet d'harmoniser les échanges électriques entre les racines et l'environnement dans lequel elles se développent. Les plantes possèdent un pH qui leur est propre et qui varie en fonction des espèces et des variétés. Le pH de la plante doit être le plus proche possible de celui de la solution nutritive et du substrat pour éviter tous risques de conflits électriques entre les racines des plantes et les ions contenus dans la solution nutritive.

### Acidité du sol

Un sol est acide lorsque son complexe absorbant est saturé en ions  $H^+$  et/ou  $Al^{3+}$ . L'acidité du sol influe négativement sur le développement des plantes susceptibles à l'acidité ainsi que sur la vie des microorganismes du sol. Il faut noter que l'aluminium est toxique pour de nombreuses plantes. Il existe trois types d'acidité du sol : acidité actuelle, acidité d'échange et acidité hydrolytique.

- **Acidité actuelle** : c'est l'acidité qui est mise en évidence lorsque le sol est traité avec des solutions de sels des acides faibles comme par exemple l'acétate de sodium ( $CH_3COONa$ ). Les cations  $Na^+$  déplacent les ions  $H^+$  du complexe absorbant du sol.
- **Acidité d'échange** : c'est l'acidité qui est mise en évidence lorsque le sol est ainsi traité avec des solutions de sels neutres comme par exemple le chlorure de potassium (KCl). Dans ce cas, les cations  $K^+$  déplacent les ions  $H^+$  et  $Al^{3+}$  les plus mobiles se trouvant collés au complexe absorbant du sol. Ainsi, les ions  $H^+$  passent à la solution du sol pour former l'acide chlorhydrique.
- **Acidité hydrolytique** : l'acidité hydrolytique représente l'acidité totale du sol et comprend l'actuelle et toute l'acidité potentielle. Elle est exprimée en milliéquivalent par 100 grammes de sol. Elle est beaucoup plus élevée que l'acidité d'échange.

### Comment le sol s'acidifie-t-il ?

Dans les zones tropicales, les précipitations sont souvent abondantes dépassant la capacité du sol à les contenir. L'excès d'eau s'infiltre dans les profondeurs du sol, emportant avec lui les bases collées au complexe absorbant du sol. Par ailleurs, les cultures extraient des bases qui ne sont plus retournées au sol. Les bases ainsi perdues sont remplacées par l'ion hydrogène ( $H^+$ ) provenant de l'hydrolyse de l'eau, des plantes lors de leur nutrition (pompe d'hydrogène), des acides solubles (acides carboniques produits par les microorganismes du sol et les plantes supérieures) et des précipitations. Il faut préciser que l'action de l'homme est l'une des causes les plus importantes de l'acidification des sols.

### Influence de l'acidité du sol sur le développement des plantes

L'influence de la réaction acide du sol sur les plantes est assez multiple. L'influence directe de la concentration excessive des ions  $H^+$  se combine avec l'influence indirecte de toute une série de conditions et facteurs accompagnant la réaction acide. Les conséquences de l'acidité du sol sur le développement des plantes sont les suivantes :

- faible croissance et ramification des racines ;

- difficulté de l'absorption des substances nutritives du sol par les plantes ;
- réduction de la synthèse des substances albumineuses et, par conséquent, la teneur en protéines et en azote total dans les plantes ;
- faible conversion des monosaccharides en d'autres composés organiques plus complexe ;
- fortes altérations dans le métabolisme des hydrates de carbone et des albumines ;
- retard dans le processus de la fécondation et la maturité provoquant une brusque et très profonde réduction de la production des graines ;
- élévation du degré de dispersion du calcium conduisant inexorablement à la destruction graduelle des particules colloïdales du sol (mauvaise texture, faible capacité d'absorption et faible capacité tampon) ;
- faibles activités des bactéries qui transforment les composés azotés en nitrates affectant ainsi la minéralisation de la matière organique ;
- combinaison dans les sols, des formes mobiles du phosphore avec les sesquioxides formant ainsi des phosphates d'aluminium et de fer insolubles et peu accessibles aux cultures ;
- apparition de maladies fongiques chez les plantes.

### Corrections de l'acidité du sol

La chaux ( $\text{CaCO}_3$ ) était utilisée comme de la fumure depuis les temps anciens. Son utilisation pour neutraliser l'acidité du sol n'a commencé qu'à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle. Dans les ouvrages de M.G. Pavlov intitulés « Chimie de l'Agriculture » publié en 1825 et « Cours d'Agriculture » (1857), les processus d'application de la chaux dirigés vers l'amélioration des propriétés des sols ont été étudiés puis présentés dans leurs moindres détails. Aussi, l'importance de la chaux dans la croissance normale des cultures est-elle soulignée dans la thèse de A. Stebut « Application de la chaux aux sols » (1865).

Le calcium, dans le sol, joue plusieurs rôles qui peuvent être résumés aux points suivants :

- coagulation des argiles disperses tout en transformant radicalement les propriétés physiques du sol ;
- augmentation du pouvoir de rétention des nutriments par les sols de faible capacité d'échange cationique ;
- réduction de l'acidité du sol avec un impact bénéfique sur la nutrition des plantes ;
- oxydation de l'humus qui se combine avec les acides organiques ;
- actions sur les phosphates de fer et d'aluminium insolubles pour former des phosphates de calcium dont la solubilité est maximale lorsque le pH oscille entre 5,5 et 6,5 ;
- intensification des processus microbiens et enzymatiques en favorisant la synthèse de l'humus et l'élimination des substances secondaires qui résulteraient toxiques aux plantes.

Le magnésium est également utilisé pour réduire l'acidité du sol. Les ions  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  sont, dans la pratique, les deux cations les plus adéquats pour diminuer l'acidité du sol car ils sont abondants et exercent des effets favorables sur la structure du sol.

### **Chapitre 5 : Alcalinité du sol et sa correction**

On considère qu'un sol est alcalin lorsque son pH est supérieur à 7. Ceci est dû au fait que le complexe absorbant du sol est saturé en bases. Les effets négatifs d'une alcalinité élevée se doivent ordinairement plus aux conséquences de l'alcalinité proprement dite qu'aux ions hydroxydes. La difficulté majeure que rencontrent les plantes qui se développent sur des sols alcalins est l'absorption des quantités insuffisantes de fer, du manganèse, du bore, des phosphates, due au fait que ces éléments se trouvent sous une forme d'autant plus insoluble que les racines des plantes n'arrivent pas à les dissoudre pour subvenir à leurs besoins. Ces effets sont observables le plus souvent lorsque les sols sableux riches en matière organique sont amendés avec la chaux.

#### **Types de sols alcalins**

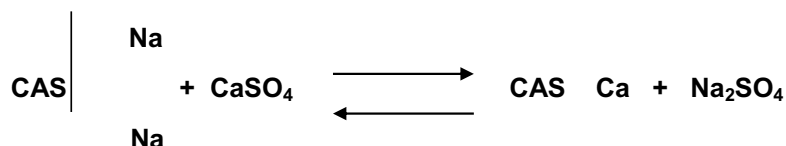
Les sols alcalins sont les suivants : sols calcaires et sols halomorphiques.

- **Sols calcaires** : le pH des sols calcaires peut atteindre la valeur 8,5. Dans les sols dont le pH est alcalin, il se présente des réactions chimiques différentes selon les cas suivants : (i) lorsque le pH est déterminé principalement et seulement par des cations  $\text{Ca}^{2+}$  échangeables ( $\text{pH} < 7,5$ ) et (ii) lorsqu'il est déterminé par des cations  $\text{Ca}^{2+}$  échangeables avec un excès de carbonate de calcium. Dans le premier cas, il est plus facile de diminuer le pH avec l'utilisation du soufre élémentaire bien qu'il soit préférable d'établir des cultures qui s'adaptent à ces conditions d'alcalinité afin de ne pas avoir à apporter des amendements.
- **Sols halomorphiques** : ce sont des sols salins, salino-alcalins ou salino-sodiques de même que les non salino-alcalins ou non salino-sodiques. De façon générale, ces sols possèdent une quantité de sels solubles assez élevée pour affecter la majorité des plantes cultivées. Le sodium échangeable représente moins des 15% de la somme des bases échangeables et le pH est inférieur à 8,5. Les principaux constituants cationiques des sels solubles sont, dans ce cas,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  tandis que les anioniques sont des sulfates, des chlorures et des bicarbonates.

Le problème principal de ces types de sols est l'excès des sels qui provoquent des toxicités. Il existe quelques évidences des effets spécifiques du sodium, du magnésium, du calcium, des chlorures, des bicarbonates et des sulfates. Parmi les cations, les effets spécifiques apparaissent le plus souvent avec le sodium et rarement avec le calcium. Au niveau des anions, les effets spécifiques se présentent plus fréquemment avec les chlorures et de façon beaucoup moindre avec les sulfates.

### Corrections de l'alcalinité du sol

Avec l'apport du sulfate de calcium au sol, les ions des sels adsorbés se déplacent et sont remplacés par les ions  $\text{Ca}^{2+}$  donnant lieu à un sel neutre de sulfate de sodium soluble suivant l'équation ci-dessous :



**Nota bene** : CAS = Complexe absorbant du sol

La petite quantité de  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  qui se forme dans la solution à l'issue de la réaction précédente n'affecte pas les plantes. Signalons cependant que l'application du sulfate de calcium dans des sols contenant du sodium en des quantités supérieures à 20% de leur capacité totale d'adsorption, génère la formation de grandes quantités de  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ . Ce sel devra être retiré des sols à l'aide de l'irrigation.

## **Module 2 : La microbiologie des sols : un champ prometteur pour l'agroécologie**

La microbiologie du sol est un chapitre de la microbiologie générale. On peut la considérer comme une science charnière entre la pédologie (Sciences des sols) et la Biologie (Microflore). Le terme pédobiologie employé à un moment a été vite délaissé parce que la Pédobiologie englobe l'action de toute la macro et la micro faunes du sol (insectes, acariens, vers de terre, rongeurs, bactéries, actinomycètes, champignons, algues, virus, protozoaires, etc.).

### **Chapitre 1 : Organismes vivants du sol**

Des milliards d'individus végétaux et animaux vivent dans le sol. Ils sont dénommés pédoflore pour les végétaux et pédofaune pour les animaux. En guise d'exemple, dans 1 g de sol on dénombre jusqu'à 1 milliard de bactéries et 1 à 3 m d'hyphes de champignons (Ranjard, 2013). On considère qu'un quart de la biodiversité mondiale réside dans les sols mais elle est encore insuffisamment connue.

A l'œil nu, on voit des vers de terre, des mille-pattes, des scarabées et des fourmis. Avec un microscope on peut observer des collemboles, des nématodes, des champignons et des bactéries.

#### **Faune du sol**

On peut classer la faune du sol par sa taille (figure 3). On distingue ainsi :

- **la mégafaune (> 8 cm)** qui comprend des petits vertébrés tels que les taupes et de nombreux rongeurs (mulot, campagnol, hamster, etc.) ;
- **la macrofaune (de 0,4 à 8 cm)** qui est représentée par des arthropodes, des mollusques et des annélides ou vers de terre ;
- **la microfaune (< 0,4 mm)** qui comprend des collemboles, des acariens et des nématodes.



**Lombriciens**



**Limace**



**Collemboule**

**Figure 3** : vue de quelques espèces de pédofaune  
Source : <http://ecosociosysteme.fr//pedoflore.html>

## Flore du sol

La flore du sol comprend les algues, les champignons, les actinomycètes, les bactéries et les archées (figure 4).

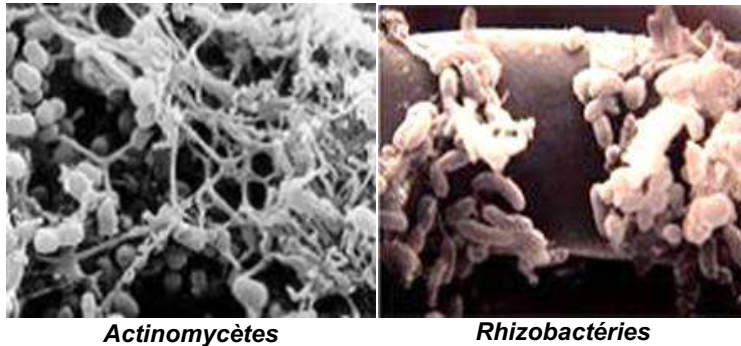


Figure 4 : vue de quelques espèces de pédoflore  
Source : <http://ecosociosysteme.fr//pedoflore.html>

## **Chapitre 2 : Les bactéries**

Les bactéries sont des protistes inférieurs ou procaryotes qui ont un chromosome unique sans membrane nucléaire et sans appareil de mitose, et une structure cellulaire élémentaire sans mitochondries ni appareil de Golgi. La bactérie est un être vivant unicellulaire, de petite taille, d'un micron de diamètre et de quelques microns de longueur. Elle est une cellule procaryote dépourvue d'un véritable noyau, avec un chromosome unique en général. La paroi de la bactérie est rigide, faite d'un constituant spécifique qui est le peptidoglycane.

### Structure de la cellule bactérienne

La structure de la cellule bactérienne est constituée des éléments ci-après : la paroi, la membrane cytoplasmique, le cytoplasme, le filament d'ADN, la capsule, les cils et flagelles, les pili communs ou fimbriae, les pili sexuels et les spores (figure 5). Ces constituants sont classés en deux groupes : éléments constants et éléments inconstants.

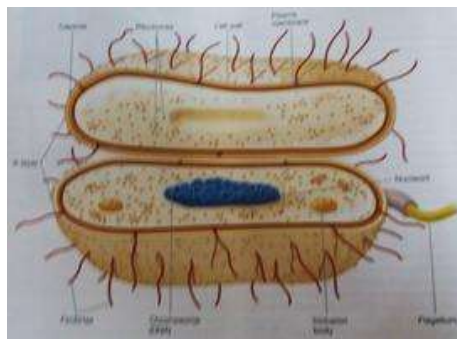


Figure 5 : Cellule bactérienne  
Source : <http://ecosociosysteme.fr//pedoflore.html>



## Éléments constants de la cellule bactérienne

Le cytoplasme des bactéries est plus simple que celui des cellules eucaryotes. Il ne contient pas de mitochondries. Les enzymes transporteurs d'électrons sont localisées dans la membrane cytoplasmique. En revanche, le cytoplasme des bactéries est particulièrement riche en acide ribonucléique (ARN) soluble et surtout en ARN particulaire ou ribosomal. Les ribosomes, au nombre 1.500 environ par bactérie, représentent 40% du poids sec de la bactérie et 90% de l'ARN. Ils sont la cible d'action de nombreux antibiotiques (aminosides, phénicoles, cyclines et macrolides). Ils sont constitués de protéines ribosomales et d'ARN. Les constituants cytoplasmiques sont placés dans un gel colloïdal qui contient 80% d'eau et des substances organiques et minérales à une pression de 5 à 20 atmosphères.

La membrane cytoplasmique assure les principales fonctions suivantes :

- perméabilité sélective et transport de substances solubles à l'intérieur de la bactérie ;
- respiration par le transport d'électrons et la phosphorylation oxydative dans les espèces bactériennes aérobies (rôle équivalent à celui des mitochondries chez les eucaryotes) ;
- excrétion d'enzymes hydrolytiques qui dégradent les polymères en sous-unités suffisamment petites pour traverser la membrane cytoplasmique et être importées dans la bactérie ;
- support d'enzymes et de transporteurs de molécules impliquées dans la biosynthèse des acides désoxyribonucléiques (ADN), des polymères de la paroi et des lipides membranaires.

Malgré la forte pression osmotique (5 à 20 atm) à l'intérieur du cytoplasme bactérien, la bactérie n'éclate pas grâce à l'existence d'une structure rigide appelée paroi et dont la nature est polymérique. Les polymères et leur mode de liaison varient selon les espèces bactériennes malgré la présence dans toutes les bactéries de la muréine, encore appelée peptidoglycane. C'est une substance de base spécifique des bactéries qui est un polymère complexe formé de trois éléments différents que sont :  
-i- une épine dorsale faite d'une alternance de molécules de N-acétylglucosamine et d'acide N-acétyl-muramique ; -ii- un ensemble de chaînes latérales peptidiques identiques composées de quatre acides aminés et attachés à l'acide N-acétyl-muramique ; -iii- un ensemble de « ponts interpeptidiques » identiques. La muréine constitue une barrière rigide, protectrice mécanique des bactéries contre les agressions externes. Elle donne à la bactérie sa forme. C'est sa composition qui est l'origine des différentes réactions de la coloration de Gram. La paroi contient la pression osmotique interne (en l'absence de la paroi, les bactéries prennent une forme sphérique appelée protoplaste [bactérie Gram+] ou sphéroplaste [bactérie Gram-]). Elle joue un rôle déterminant dans la coloration de Gram et la spécificité antigénique des bactéries. Elle est le support de l'action de certaines enzymes exogènes (lysozymes) ou endogènes (autolysines) et de certains antibiotiques notamment les bêta-lactamines (pénicillines) qui inhibent la synthèse du peptidoglycane.

Comme tous les procaryotes, les bactéries ont un appareil nucléaire constitué d'ADN. L'ADN chromosomique est constitué d'une double hélice d'ADN circulaire. Déplié, le chromosome bactérien a près de 1 mm de long (1.000 fois la longueur de la bactérie) et 3 à 5 nanomètres de large. Les deux chaînes de nucléotides se répliquent selon le schéma de Watson et Crick.

### Éléments inconstants de la cellule bactérienne

Les éléments inconstants de la cellule bactérienne se retrouvent seulement chez certaines bactéries. Il s'agit de la capsule, des cils et flagelles, des pili ou fimbriae et des spores.

La capsule est un enduit sécrété par certaines bactéries. Elle est souvent de nature polysaccharidique. Chez les espèces bactériennes capsulées, les mutations peuvent affecter la production de capsules. La capsule joue un rôle important dans le pouvoir pathogène de certaines espèces bactériennes comme *Streptococcus pneumoniae*, *Haemophilus influenzae*, *Klebsiella* et *Escherichia coli* K<sub>1</sub>, par son rôle anti-phagocytaire.

Les cils et flagelles sont des appendices filamenteux composés entièrement de protéines (flagellines) de 6 à 15 µm de long sur 12 à 30 nm d'épaisseur. Antigéniques, ils sont différents d'une espèce bactérienne à une autre. Les flagelles sont attachés dans le cyoplasme bactérien par une structure complexe et constituent les organes de locomotion pour bactéries qui en possèdent. Selon leur disposition, on distingue les bactéries monotriches (un seul flagelle polaire), les lophotriches (une touffe de flagelles polaires) et les péritriches (flagelles répartis sur toute la surface de la bactérie).

Les pili ou fimbriae sont des appendices de surface plus courts et plus fins que les flagelles. Ils sont présents chez de nombreuses bactéries à Gram négatif. Toutefois, des bactéries à Gram positif possèdent exceptionnellement des pili. On distingue les deux catégories de pili suivantes : -i- les pilis communs, qui sont des structures protéiques filamenteux de 2 à 3 µm de long, disposés régulièrement à la surface de la bactérie. Ils sont constitués par la polymérisation d'une même sous-unité polypeptidique, la piline, assemblée à des polypeptides mineurs dont l'adhésine. En tant que support d'une adhésine, les pili communs permettent la fixation de certaines bactéries sur les muqueuses, ce qui conditionne leur pouvoir pathogène (exemples : fixation de *Escherichia coli* sur la muqueuse vésicale, du gonocoque sur la muqueuse de l'urètre, du vibron du choléra sur les entérocytes) ; -ii- les pili sexuels, plus longs mais en nombre plus restreint (1 à 4) que les pili communs. Ils sont codés par des plasmides (facteur F) et jouent un rôle essentiel dans l'attachement des bactéries entre elles lors de la conjugaison. Ils servent également de récepteurs de bactériophages spécifiques.

La spore est une cellule bactérienne au repos, hautement résistante à la dessiccation, à la chaleur et aux agents chimiques. Replacée dans les conditions nutritionnelles favorables, elle germe et redonne une bactérie identique à celle qui lui a donné naissance. Elle est donc une forme de résistance aux conditions défavorables de vie, avec la conservation de toutes les aptitudes génétiquement déterminées. Les bactéries appartiennent à certains genres, notamment les genres *Bacillus* et *Clostridium* qui sont capables de former des endospores.

### Aperçu sur les grands groupes de bactéries

- **Les Deinococci et les Non-Protéobactéries Gram négatif** : suivant l'organisation générale et la perspective de la seconde édition du Manuel de Bergey, nous avons les grands groupes de bactéries suivants : -i- *Aquificae* et *Thermotogae* (Phyla), avec les bactéries thermophiles (*Phylum aquificae* qui contient les deux (2) genres *Aquifex* et *Hydrogenobacter*) ; -ii- *Deinococcus* - *Thermus* (Phylum) qui contient la classe *Deinococci* et les ordres *Deinococcales* et *Thermales*. Il y a trois (3) genres dans le Phylum et le genre *Deinococcus* est le mieux étudié ; -iii- Bactéries photosynthétiques, avec trois (3) groupes de bactéries photosynthétiques Gram – (les bactéries pourpres, les bactéries vertes et les cyanobactéries) ;
- **Les Proteobactéries** : dans la famille des rhizobiaceae, les genres *Rhizobium* et *Agrobacterium* diffèrent l'un de l'autre car le premier contenant du poly- $\beta$ -hydroxybutyrate évolue en symbiose avec les nodules des cellules des plantes légumineuses en qualité de fixatrices d'azote atmosphérique qui est converti en ammonium et rendu disponible à la plante tandis que *Agrobacterium* cause des tumeurs aux plants surtout *Agrobacterium tumefaciens* qui infecte la tomate (Crown gall tumor). Les bactéries nitrifiantes sont distribuées parmi les alpha, bêta et gamma protéobactéries. Le manuel de Bergey les place à l'intérieur de trois (3) classes et plusieurs familles (*Nitrobacter*, *Nitrosomonas*, *Nitrospira* et *Nitrococcus*, qui contribuent au cycle de l'azote). Le genre *Burkholderia* comprend plusieurs espèces utilisant le PHB (poly- $\beta$ -hydroxybutyrate) dans leur carbone de réserve. L'espèce la plus importante est *Burkholderia cepacia* qui peut dégrader plus de 100 molécules organiques et est très active dans le recyclage des matériaux organiques dans la nature. Les Actinomycètes sont une source de plusieurs antibiotiques utilisés en médecine et produisent plusieurs métabolites qui sont employés en tant qu'anti-cancer et anti-helminthes. Ils détiennent une importance écologique et sont au prime abord des habitants du sol. Ils peuvent dégrader un nombre important et de variétés de composés organiques et sont extrêmement importants dans la minéralisation de la matière organique.

### Chapitre 3 : Les champignons

Ils sont des organismes filamenteux (moisissures) ou unicellulaires (levures) capables de se développer en saprophytes ou parasites sur tous les milieux, comme et avec les bactéries. Ce sont des hétérotrophes dépourvus de chlorophylle, ce qui les différencie à la fois des algues et des végétaux.

#### Importance des champignons

Environ 90.000 espèces ont été décrites. Cependant, certaines estimations suggèrent que 1,5 millions d'espèces existent. Les fungi sont importants aux hommes dans les sens bénéfique et maléfique. Avec les bactéries et peu d'autres groupes d'organismes chemoorganotrophes, les fungi fonctionnent comme des décomposeurs, un rôle d'une grande importance. Ils dégradent les matériaux organiques complexes dans l'environnement à de simples composés

organiques et de molécules inorganiques. Dans cette voie, le carbone, l'azote, le phosphore et d'autres constituants critiques d'organismes morts sont libérés et rendus disponibles pour des organismes vivants.

Les fungi sont la cause majeure de maladies. Plus de 5.000 espèces de fungi attaquent aussi bien les récoltes, les plantes cultivées que des plantes sauvages. Les fungi causent également plusieurs affections chez les animaux et les hommes. En effet, environ vingt nouveaux pathogènes sont identifiés et documentés annuellement.

Les fungi spécialement les levures sont essentielles à plusieurs procédés industriels impliquant la fermentation. Les fungi jouent également un rôle majeur dans la fabrication de plusieurs acides organiques et de certains médicaments. Les fungi sont d'importants outils de recherche dans l'étude des procédés biologiques fondamentaux. Les cytologues, les généticiens, les biochimistes, les biophysiciens et les microbiologistes utilisent les fungi dans leurs travaux de recherche. La levure *Saccharomyces cerevisiae* est la cellule eucaryote la mieux étudiée.

### Structure des champignons

La structure végétative d'un fungi est appelée thallus. Elle varie en complexité et en taille, rangée de la cellule unique microscopique (levures) aux moisissures multicellulaires (champignons macroscopiques). La cellule fongique est enfermée dans une paroi cellulaire faite de chitine qui est solide et flexible contenant un polysaccharide azoté.

Une levure est un champignon unicellulaire qui possède un seul noyau et se reproduit soit asexuellement par bourgeonnement (passe à la division) ou par voie sexuelle à travers la formation de spores. Chaque bourgeon qui se sépare peut pousser à l'intérieur d'une nouvelle levure et des regroupements d'ensemble pour former des colonies. Généralement, les cellules levuriennes sont plus larges que celles des bactéries. Elles varient considérablement en taille et sont communément sphériques à ovoïdes. Elles ne possèdent pas de flagelle mais sont pourvues de plusieurs des autres organelles des eucaryotes. Le thalle d'une moisissure consiste en de longs filaments plus ou moins ramifiés appelés hyphes qui forment un mycélium.

## **Chapitre 4 : Quelques constats et besoins de connaissances sur le fonctionnement du sol**

De nos jours, l'augmentation très significative de la production végétale est due à l'amélioration de la fertilité du sol par l'utilisation des engrais minéraux, l'irrigation et le contrôle à l'aide de pesticides chimiques des nuisibles (mauvaises herbes, insectes, pathogènes fongiques, viraux et bactériens). Cette agriculture intensive est de plus en plus critiquée en raison des dégradations causées à l'environnement, particulièrement au sol (excès de nitrates ou pesticides et d'autres intrants à forte consommation d'énergie fossile non renouvelable).

Le sol est mieux connu aujourd'hui pour ces fonctions nutritives et épuratrices et son implication dans le stockage, la transformation ou la production de nitrates ainsi que la rétention ou la dégradation des composés xénobiotiques. Le sol est au cœur des questions environnementales qui dépassent sa seule implication dans la production végétale. Le sol est un réservoir de la biodiversité des bactéries qui est un enjeu majeur pour l'industrie pharmaceutique puisque 70% des antibiotiques et anticancéreux proviennent des microorganismes du sol et qu'il existe un fort potentiel de nouvelles découvertes. Une meilleure prise en compte du sol et de son fonctionnement est nécessaire pour évoluer vers une agriculture en harmonie avec l'environnement pour une production économiquement viable. Ces fonctions du sol dépassent la simple fonction de support pour la croissance de la plante (enracinement, réservoir d'éléments nutritifs et d'eau utile). C'est pourquoi le besoin de nouvelles connaissances sur le fonctionnement du sol est de plus en plus nécessaire aux acteurs des secteurs de l'agriculture et de l'environnement.

### Rôles des microorganismes dans le sol et importance de leur étude

Les nouvelles stratégies de développement agricole et environnemental nécessitent de porter plus d'attention au sol et en particulier à son fonctionnement biologique. La biologie du sol est une composante significative de la ressource du sol. Les microorganismes qui y vivent jouent un rôle essentiel dans sa fertilité et la production primaire. Ce sont, en particulier, les seuls décomposeurs ultimes de la matière organique ainsi que des acteurs nécessaires dans le recyclage des nutriments au sein des grands cycles biologiques (carbone, azote, phosphore et soufre). A ce titre, les microorganismes constituent le « moteur terrestre » catalysant tous les processus biogéochimiques connus. Les fonctions utiles des microorganismes du sol dans la rhizosphère sont les suivantes :

- décomposition des résidus de plantes, d'animaux, de microorganismes et de déchets organiques à travers la dégradation de sources carbonées (lignolyse, cellulolyse et minéralisation), la synthèse d'humus (matière organique stable et liée), la minéralisation et l'immobilisation de l'azote, du soufre et du phosphore puis l'amélioration de la structure du sol (stabilité des agrégats) ;
- nutrition à travers l'augmentation de la disponibilité de nutriments pour la plante (P, Mn, Fe, Zn, Cu), les associations mycorhiziennes symbiotiques, la production d'agents organiques utilisables et les réactions d'oxydoréduction ;
- fixation biologique d'azote par les bactéries libres ou associatives avec des plantes non-légumineuses et les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote ;
- amélioration de la croissance des plantes (effet sur la germination, le développement floral, la biomasse racinaire et aérienne) à travers la production d'hormones de croissance pour les plantes et la protection des plantes contre des pathogènes et autres organismes nuisibles ;

- amélioration de la santé des plantes à travers la lutte contre les nématodes, les insectes et les mauvaises herbes ainsi que la protection contre des pathogènes ou autres organismes nuisibles ;
- épuration des sols et de l'eau par la biodégradation des pesticides et de contaminants exogènes notamment les hydrocarbures et les métaux (bio-rémédiation), la réduction des nitrates et le recyclage des nutriments ;
- épuration de l'air par la réduction de la production de gaz à effet de serre ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$ ) ;
- structuration du sol par la production de substances adhésives et l'agrégation de particules par des champignons filamenteux ;
- régulation des populations microbiennes à travers la prédation des bactéries par des protozoaires, l'antibiose et la compétition/commensalisme ;
- adaptation de plantes à des environnements sous contraintes par la sélection des plantes résistantes/tolérantes aux stress hydriques et l'amélioration de la croissance des plantes en milieu contaminé (phyto-stabilisation/ phyto-rémédiation) ;
- conservation et enrichissement des réservoirs de biodiversité avec des organismes d'intérêt biotechnologique (enzymes en agroalimentaire et agroindustrie) et pharmaceutique (antibiotiques, anticancéreux).

Aussi, les champignons mycorhiziens arbusculaires étant des symbiotes obligatoires, nécessitent-ils impérativement une plante hôte pour se développer et se reproduire. Pour établir la symbiose, le champignon colonise la racine avec son mycélium. Il forme des organes de réserves (les vésicules) et du mycélium et des spores dans le sol adjacent. Toutes ces structures (spores, mycéliums, vésicules, racines colonisées) permettent la survie du champignon en l'absence de plante hôte et assurent la reproduction de la symbiose (figure 6).

Les plantes, au cours de leur évolution, ont développé des morphologies particulières et des organes adaptés aux conditions du milieu, afin de satisfaire leurs besoins en éléments nutritifs. Il est aisé de comprendre que les besoins d'une graminée de prairie ne sont pas les mêmes que ceux d'un arbre. Dans le sol, le réseau mycélien développé autour de la racine colonisée par le champignon, donc la mycorhize, est le lien essentiel entre le sol qui fournit les éléments minéraux et la plante qui les consomme. Le rôle de ce réseau est d'autant plus important que la plante possède un système racinaire grossièrement ramifié, avec peu de poils absorbants.

Le sol fournit aux plantes un support, de l'eau et des éléments nutritifs. Dans un écosystème naturel non perturbé par l'homme, constituant un système fermé, les éléments minéraux sont constamment recyclés. La quantité de biomasse produite s'avère proportionnelle à la mise en disponibilité d'éléments minéraux par l'altération des roches. Lorsque l'homme intervient dans un tel système, en cultivant des plantes souvent importées et donc peu adaptées au niveau de fertilité du sol, il y a nécessairement un appauvrissement du milieu avec perte de fertilité, car les plantes cultivées consomment bien plus que ce que le seul peut fournir. Le système devient ouvert et les échanges contribuent à une exportation d'éléments fertilisants.

En général, les mycorhizes constituent des partenaires essentielles dans la relation sol – plantes – microorganismes.

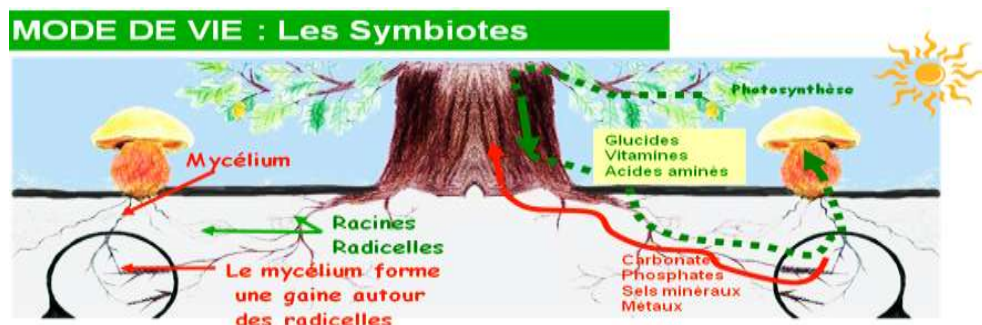


Figure 6 : Relation sol-plantes-microorganismes  
Source : Anonyme, 2013

### Enjeux de la recherche : nouveaux outils à maîtriser pour accéder à la diversité des fonctions microbiennes du sol

La recherche aujourd'hui, permet des approches génomiques qui donnent non plus accès à un seul gène ou à un seul marqueur, mais à l'ensemble de tous les gènes ou de tous les marqueurs qu'on peut retrouver dans le sol. Ainsi, le sol peut être analysé comme une seule entité biologique avec son propre et unique ADN qui sera étudié de manière globale : on parle alors de métagénome pour évoquer l'ensemble des génomes présents dans un écosystème pour une unité spatiale et temporelle.

L'approche métagénomique d'un sol devra permettre d'enrichir les connaissances des potentialités et d'accéder aux diverses fonctions microbiennes en un seul bloc. Dans ces conditions, les analyses doivent prendre en compte les méthodes moléculaires qui se sont développées depuis deux ou trois décennies et qui ont permis de démontrer l'existence incontestable d'une énorme diversité microbienne dans les sols. Des méthodes moléculaires ne nécessitant plus la culture des bactéries ont été mises au point et permettent d'avoir une image des communautés dominantes dans une situation particulière du sol. Ce sont les méthodes particulièrement utilisées en recherche pour tester les impacts de l'homme (pratiques culturales, écotoxicité des substances et pollution des sites) sur la structure des populations microbiennes. De nos jours, les chercheurs s'orientent davantage vers ces approches par :

- une automatisation et une miniaturisation des expériences pour obtenir en continu des données fiables et nombreuses ;
- une adaptation aux situations particulières des sols où la quantité de matériel génomique extraite ainsi que son niveau de purification sont particulièrement limitants, contrairement aux méthodes mises au point sur les eucaryotes et les procaryotes en conditions relativement pures.

Les méthodes quantitatives par Polymerase Chain Reaction (PCR) en temps réel ouvrent déjà quelques voies fructueuses. Ainsi, des analyses comparatives de génomes microbiens, offrent des perspectives pour déterminer les profils d'expression des gènes ainsi qu'un moyen de détecter de nouvelles voies métaboliques. Ces informations sont précieuses pour pister des gènes hautement exprimés en fonction des variations environnementales ou les gènes critiques des voies composant les cycles biogéochimiques. Il est aussi important (i) de comprendre comment les communautés microbiennes sont régulées en conditions différentes de fourniture en carbone, en énergie ou en accepteur d'électrons afin d'obtenir des informations sur leurs réponses selon les perturbations de leurs milieux et de tenter de les prédire, (ii) de tester l'intérêt biologique des matières organiques susceptibles d'être valorisées en agriculture et (iii) de comparer l'impact des différentes pratiques agricoles sur l'écologie et l'évolution de la microflore du sol.

### Apports de la microbiologie pour une agriculture durable

Les agricultures alternatives s'appuient sur la bonne santé des sols et en font un facteur clé du système de production. A ce titre, elles doivent ou devront vérifier le fonctionnement du sol et ajuster leurs pratiques pour en maintenir l'équilibre. Dans ce sens, des études sur la microflore du sol auront pour but de mieux renseigner l'agriculteur sur son activité biologique de façon à ce qu'il puisse intégrer cette composante dans sa prise de décision. Les objectifs de recherche qui présentent un intérêt direct pour l'agriculteur sont les suivants :

- identifier les propriétés microbiologiques inhérentes au sol afin de pouvoir gérer son potentiel. Certains sols sont naturellement plus fertiles avec une forte activité microbienne de minéralisation (sous condition d'apports conséquents de matières organiques). Ces sols conviendront à des cultures exigeantes en nutriments comme le maraîchage alors que des sols avec une faible activité microbienne conviendront mieux à des cultures peu exigeantes ;
- proposer comme alternative des microorganismes bénéfiques au sol pouvant agir comme biofertilisants et biostimulants, notamment les bactéries promotrices de la croissance des plantes plus connues sous le sigle PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria), des microorganismes bio-protecteurs des cultures (*Bacillus thuringiensis*), des microorganismes dégradant ou stabilisant des pesticides ou autres molécules indésirables, des microorganismes moins producteurs ou consommateurs de gaz à effet de serre ;
- aider au recyclage et à la transformation de déchets de l'agriculture à travers notamment le compostage pour renforcer la fertilité des sols ;
- tester l'écotoxicité de matières apportées au sol ainsi que l'absence de bactéries pathogènes ou nuisibles (risque pour la santé humaine et pour la santé des plantes).

Des études montrent que l'agriculture alternative augmente la fertilité et la diversité microbiologique des sols. Par ailleurs, de nombreuses recherches actuellement en microbiologie du sol s'intéressent à la biodiversité des communautés microbiennes, à leur fonction, à leur habitat, à leurs systèmes d'interactions et de régulation (mutualisme,



antagonisme et prédation), qui ont lieu en particulier dans des points privilégiés d'activités du sol comme la rhizosphère (sol sous influence de la racine), la mycorrhizosphère (sol sous influence des racines et des filaments mycorhiziens), la drilosphère (partie du sol influencée par les sécrétions des vers de terre), la litière ou l'agrégat de sol (qui contient de la matière organique à décomposer). Ces recherches contribuent à une meilleure compréhension du rôle des microorganismes du sol et donc à une meilleure connaissance des fonctions de fertilité biologique du sol.

Tout comme la recherche peut aider au développement pratique d'une agriculture durable, en sens inverse, les praticiens d'une agriculture plus écologique peuvent faire bénéficier les chercheurs de leurs observations et orienter leurs recherches sur les pratiques culturales pour stimuler la fertilité du sol, la santé des plantes et du milieu ainsi que les pratiques culturales pouvant être responsables de dysfonctionnements. Ces praticiens sont donc de précieux interlocuteurs des chercheurs s'intéressant au fonctionnement du sol. Leur travail est générateur d'hypothèses et de nouveaux questionnements, et offre des situations expérimentales pour une agroécologie appliquée.

## **Chapitre 5 : Quelques thématiques porteuses à explorer pour une meilleure utilisation des sols pour leur gestion en milieux cultivés ou industriels**

### **Thèmes de recherche**

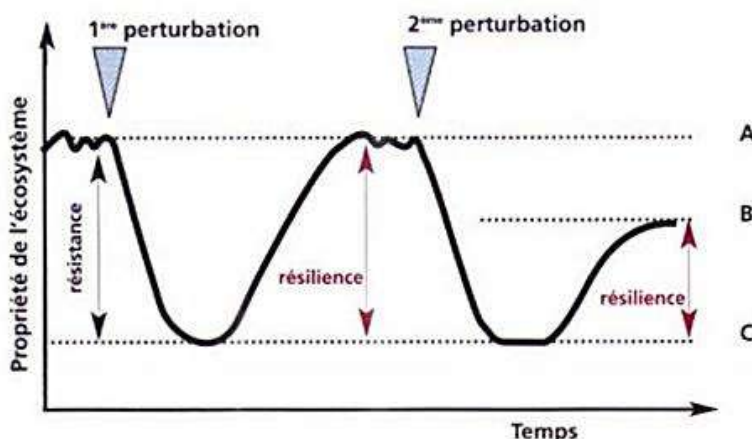
Dans le but de booster la promotion d'une meilleure utilisation des milieux cultivés ou industriels, des thèmes spécifiques doivent faire l'objet d'étude approfondie. Quelques-uns de ces thèmes sont les suivants :

- évaluation des interactions biotiques microorganismes/plantes, microorganismes/macroorganismes, et microorganismes/microorganismes afin de comprendre leurs bénéfices dans les propriétés du sol ;
- évaluation des interactions abiotiques avec une caractérisation fine de l'habitat tellurique, de la localisation des diverses sources nutritives, énergétiques ou toxiques en relation avec les communautés et leurs fonctions ;
- détermination de l'évolution des communautés et de leur diversité avec une adaptation génétique et physiologique des populations et leur aptitude à répondre à une modification de l'environnement ainsi que le mécanisme de ces réactions. Ces données seront utiles pour mesurer la stabilité des propriétés du sol au travers de sa résistance (capacité du sol à résister aux effets immédiats d'une perturbation) et de sa résilience (aptitude du sol à retrouver ses fonctions après une perturbation) ;
- évaluation des réseaux trophiques, avec les flux et stockages des éléments des cycles biogéochimiques à travers la maîtrise d'une synchronisation fine des entrées et des sorties, notamment entre la libération d'azote ammoniacal à partir des matières organiques, puis de sa transformation en nitrates par les microorganismes nitrifiants et des profils d'assimilation

par la culture, afin d'éviter le lessivage des nitrates dans les eaux souterraines tout en ajustant une nutrition convenable à la plante ;

- amélioration de la productivité végétale pour renforcer la résilience des milieux perturbés en vue de maintenir l'équilibre de l'écosystème (figure 7).

### Représentation graphique de la résilience en milieu perturbé.



Terme emprunté à la physique, la résilience désigne la propriété d'un matériau à reprendre sa forme après avoir été soumis à un stress. Appliqué à un écosystème, c'est la capacité de l'écosystème à retrouver son équilibre (A). La récupération peut être incomplète (B) en particulier après plusieurs perturbations. La résistance est liée au taux avec lequel une fonction est touchée par une perturbation par rapport au milieu non perturbé.

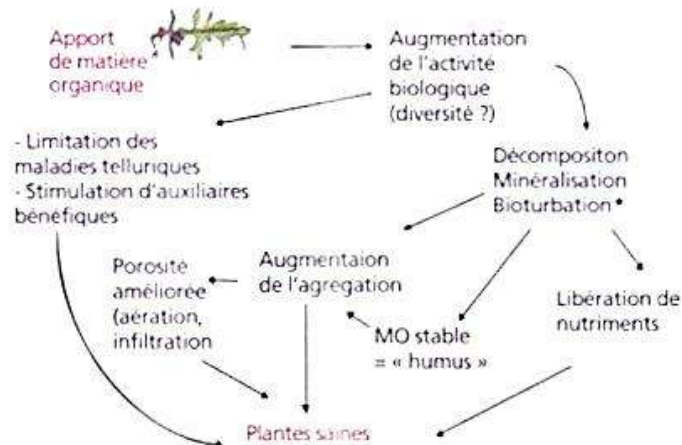
Figure 7 : Représentation graphique de la résilience en milieu perturbé

Source : <http://ecosociosysteme.fr/pedoflore.html>

### Pilotage de la microflore naturelle au travers des pratiques culturales

Le pilotage de la microflore naturelle peut se faire (i) en stimulant les populations naturelles du sol où la plante est cultivée et (ii) en introduisant des souches sélectionnées.

- **Stimulation des populations naturelles du sol où la plante est cultivée** : si on considère le sol comme un moteur, le meilleur moyen de faire tourner ce moteur est à travers des pratiques culturales et des apports ou non de la matière organique qui constitue l'énergie nécessaire pour faire tourner le moteur. Ce qui va activer la microflore minéralisatrice, la faune et leurs régulations et aider à former un sol structuré où l'aération, l'infiltration de l'eau et la pénétration des racines dans le sol seront facilitées ; l'ensemble étant bénéfique à l'alimentation de la plante et à la conservation de la qualité du sol qui continue d'assurer ses fonctions épuratrices pour lui-même, l'eau et l'air (figure 8).



▪ bioturbation : brassage de la terre par des organismes vivants (vers de terre, termites, ...)

Figure 8 : Pilotage des communautés du sol par les apports organiques exogènes ou non  
Source : <http://ecosociosysteme.fr//pedoflore.html>

- **Réduction d'intrants dans la production agricole** : le système agronomique qui tend vers un système à faible utilisation d'intrants doit se baser impérativement sur le fonctionnement des symbioses qui apportent les éléments fertilisants indispensables. Il s'agit en particulier de la symbiose rhizobia-légumineuses qui assure une des fixations les plus efficaces de l'azote atmosphérique (jusqu'à 200-300 kg d'azote par hectare pour des légumineuses fourragères ou des plantes à graines comme le soja). C'est aussi le cas de la symbiose mycorhizienne avec pour conséquence principale l'amélioration de l'absorption de phosphates, peu mobiles dans le sol, par les plantes hôtes. Les plantes symbiotiquement efficaces sont capables de transférer l'azote et le phosphore qu'elles ont incorporés aux autres cultures non légumineuses ou non mycorhizées comme les graminées. Le transfert est facilité par les systèmes de rotation, de cultures associées ou d'incorporation d'engrais verts de plantes symbiotiques. En même temps qu'il faudrait stimuler la productivité des plantes, il y a lieu de limiter l'activité de nématodes phytopathogènes et des microorganismes pathogènes par des pratiques culturales en alternant les cultures sensibles avec des cultures non sensibles, en stimulant les défenses des plantes (résistance acquise au contact d'un autre microorganisme non pathogène) et en utilisant l'antagonisme entre certains microorganismes (*Pseudomonas fluorescents*) qui existent naturellement dans certains sols qualifiés de « suppressseurs » ;
- **Introduction des souches sélectionnées** : une autre stratégie consiste à introduire un organisme voire un ensemble d'organismes capables de corriger les propriétés naturelles du sol, d'améliorer les transferts des éléments minéraux. Les inocula de type rhizobium font aujourd'hui l'objet de beaucoup de recherche. Des souches microbiennes intéressantes en serre, ne s'avèrent pas aussi efficaces à la parcelle. En effet, la souche introduite peut être inefficace lorsqu'elle est apportée dans un sol où elle entre en compétition avec les

populations microbiennes autochtones. C'est le cas en particulier des souches sélectionnées pour dépolluer des sites contaminés et qui perdent leurs capacités dans différents types d'environnements *in situ*. L'utilisation de ces souches nécessite plus de connaissances des mécanismes impliqués, de leurs relations avec d'autres communautés ainsi que de la technologie de l'inoculation (production, formulation et méthodes d'inoculation). Plusieurs types de microorganismes potentiellement utiles pour la fertilité du sol peuvent être sélectionnés à partir des progrès d'identification des microorganismes. Ce sont en particulier (i) des microorganismes solubilisant des nutriments minéraux comme le phosphore, le potassium et le soufre, (ii) des microorganismes améliorant la croissance de la plante (symbiotes, microorganismes phytostimulateurs et stimulateurs de réponse des défenses naturelles de la plante), (iii) des microorganismes inhibant un pathogène, (iv) des microorganismes améliorant la décomposition de matières organiques et (v) des microorganismes susceptibles de dépolluer des sols.

Les options de pilotages biologiques pour le maintien de la fertilité du sol sont schématisées dans la figure 9.

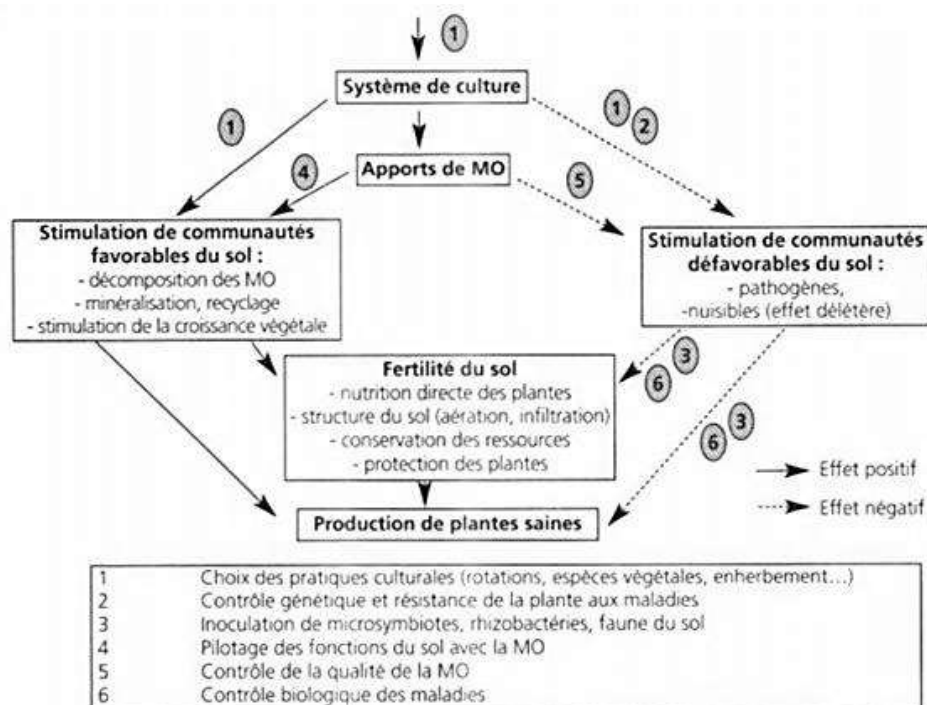


Figure 9 : Les options de pilotages biologiques pour le maintien de la fertilité du sol

Source : <http://ecosociosysteme.fr//pedoflore.html>

## **Chapitre 6 : Recherche de bio-indicateurs de la qualité des sols**

Afin de s'assurer du bon fonctionnement du sol et de garantir le choix des bonnes pratiques culturales pour la durabilité de l'agrosystème et l'accroissement de la productivité c'est-à-dire « un sol sain pour une plante saine et vigoureuse dans un environnement sain », il est nécessaire de définir des indicateurs biologiques d'alerte et de surveillance du sol.

Les indicateurs biologiques d'alerte et de surveillance du sol permettent d'évaluer les changements dans un agrosystème défini dans l'espace et dans le temps. Par exemple, il existe des bio-indicateurs pour déterminer la qualité de l'eau. Les critères à prendre en compte pour valider un bio indicateur du sol sont les suivants :

- la pertinence pour l'écosystème considéré et pour les objectifs ciblés ;
- la fiabilité c'est-à-dire la validation scientifique avec une base théorique pour l'utilité de la mesure ;
- la sensibilité suffisante pour indiquer une perturbation tout en étant assez robuste pour ne pas donner de fausses alertes ;
- l'interprétabilité du phénomène ;
- la facilité de prise de mesurables et le coût peu onéreux.

En résumé, un bio-indicateur est directement lié aux aspects les plus fondamentaux du but recherché, suffisamment sensible pour la question posée et utilisable pour corriger ou contrôler des actions. Les six indicateurs biologiques actuellement opérationnelles pour juger du bon fonctionnement biologique du sol sont les suivants :

1. la biomasse microbienne ;
2. la matière organique particulaire et fine ;
3. les activités globales du sol que sont la respiration et la minéralisation de la matière organique ;
4. les activités enzymatiques du sol ;
5. l'abondance de la pédofaune et de la pédoflore dans un agrosystème ;
6. les activités spécifiques d'intérêt notamment la nitrification, la méthanogenèse et la dégradation d'un pesticide.

De nos jours, des sociétés proposent des analyses biologiques du sol avec un bulletin classique. Par contre, les méthodes de diagnostic des communautés basées sur l'ADN total du sol affichent pour le moment un coût élevé pour les petits agriculteurs.

En conclusion, bien que majoritaire dans le monde du vivant, la composante microbiologique du sol est peu mesurée dans les analyses de sols car elle reste invisible en dépit de son impressionnante diversité et adaptabilité. Cependant dans des systèmes d'agriculture écologique qui ne cherchent plus à la contourner, elle reprend sa place centrale de moteur du sol. Son action est fondamentale pour construire des systèmes durables puisque le système

naturel s'appuie sur elle pour assurer la décomposition minérale des matières organiques, transmettre les flux d'énergie, recycler les éléments nutritifs ou toxiques, et nourrir la plante et l'animal. Des premiers outils de diagnostic, tels que la biomasse microbienne, les transformations de l'azote du sol, des activités enzymatiques du sol et la détection d'une communauté clé, existent même s'ils présentent des limites et peuvent être utilisés dès à présent pour répondre aux préoccupations actuelles du praticien et de l'agriculture.

Des méthodes basées sur l'analyse génomique sont élaborées pour donner une image globale de la structure et des fonctions des communautés microbiennes. Elles permettront à terme de mesurer plus efficacement et plus finement la fertilité du sol. L'utilisation des indicateurs disponibles en routine permet de montrer qu'ils sont sensibles aux impacts anthropiques comme les modes de gestion d'exploitations, les apports de matière organique et d'autres pratiques culturales.

A l'instar de toute science crédible, la microbiologie du sol a besoin de fournir des données irréfutables en termes de reproductibilité et d'analyse. D'où la nécessité d'un référentiel prenant en compte plusieurs types de sol, de situations et d'itinéraires culturels. La microbiologie du sol a aussi besoin de la collaboration des praticiens si l'on veut qu'elle continue de se développer en agriculture car elle est très sollicitée dans d'autres secteurs comme la santé, l'environnement, la bio-dépollution, l'agroindustrie et les industries pharmaceutiques.

## **Module 3 : Les influences des microorganismes sur le cycle du carbone, de l'azote et du phosphore dans le sol**

Un cycle est une suite de phénomènes se renouvelant dans un ordre immuable. Comme exemples de cycles, nous avons le cycle des saisons, le cycle de vie, le cycle de KREBS, le cycle menstruel, etc.

Au cours de leur croissance et leur métabolisme, les microorganismes interagissent les uns avec les autres dans le cycle des nutriments tels que le carbone, l'azote, le phosphore, le soufre, le fer et le manganèse. Le cycle des éléments nutritifs est appelé aussi cycle biogéochimique lorsqu'il est appliqué à l'environnement (Prescott *et al.*, 2002). Dans les cycles biogéochimiques, les éléments sont oxydés et réduits par des microorganismes pour répondre à leurs besoins métaboliques. Sans les cycles biogéochimiques, la vie sur terre cesserait d'exister (Tortora *et al.*, 2010). Tous les cycles biogéochimiques sont liés et les transformations de ces nutriments ont des répercussions au niveau planétaire. Des composants gazeux importants se produisent dans les cycles de carbone et de l'azote. Ainsi, les microorganismes du sol ou aquatiques peuvent souvent fixer des formes gazeuses de carbone et d'azote.

### **Chapitre 1 : Cycle de carbone**

#### **Carbone**

Le carbone est présent dans les océans, les sols, les réserves de carbone fossile, la roche mère, l'atmosphère et la biomasse végétale. On appelle cycle du carbone le déplacement du carbone, sous ses diverses formes, entre la surface de la terre, son intérieur et l'atmosphère. Les principaux mécanismes de l'échange de carbone sont la photosynthèse, la respiration et l'oxydation.

Les végétaux terrestres emmagasinent du carbone d'origine atmosphérique par le processus de production primaire et n'en restituent qu'une partie. La végétation retourne ce carbone aux sols sous forme de matière organique morte. La plupart de ce carbone est ensuite restitué à l'atmosphère par les processus de respiration et de décomposition dans les sols.

#### **Description du cycle de carbone**

Le carbone peut être présent sous formes réduites, tels que le méthane ( $\text{CH}_4$ ) et la matière organique (carbone organique), et sous des formes oxydées comme le monoxyde de carbone ( $\text{CO}$ ), le dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) et le calcaire ( $\text{CaCO}_3$ ). Les agents réducteurs tels que l'hydrogène, et des agents oxydants tels que l'oxygène, influent sur le déroulement des réactions biologiques et chimiques faisant intervenir le carbone (Prescott *et al.*, 2010).

Le cycle biogéochimique primaire est le cycle du carbone (figure 10). La quantité de carbone dans les réservoirs de la terre doit être maintenue en équilibre avec la quantité de carbone recyclée. Les sédiments et les roches de la croûte telles que le calcaire ( $\text{CaCO}_3$ ), ou dissouts

dans les océans sous forme d'ions carbonates ( $\text{CO}_3^{2+}$ ), sont de loin le plus grand réservoir de carbone sur terre (Tortora *et al.*, 2010 ; Mardigan *et al.*, 2012). La vitesse de décomposition de ces sédiments et roches en carbone et en dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) est si lente que le flux de ce réservoir est insignifiant sur une échelle de temps (Mardigan *et al.*, 2012).

Tous les organismes, y compris les plantes, les microorganismes et les animaux, contiennent de grandes quantités de carbone sous forme de composés organiques, tels que la cellulose, les amidons, les graisses et les protéines (Tortora *et al.*, 2010).

Les phototrophes et chimio lithotrophes anaérobies produisent également des composés organiques en excès, mais dans la plupart des environnements les contributions de ces organismes à l'accumulation de matière organique sont insignifiantes par rapport à celui des phototrophes aérobies. Les composés organiques sont dégradés biologiquement en  $\text{CH}_4$  et  $\text{CO}_2$ . Le dioxyde de carbone, dont la plupart est d'origine microbienne, est produit par d'autres formes d'aérobies et par la respiration. Le méthane est produit dans les milieux anoxiques par les méthanogènes qui réduisent le dioxyde de carbone avec de l'hydrogène ou par la séparation de l'acétate.

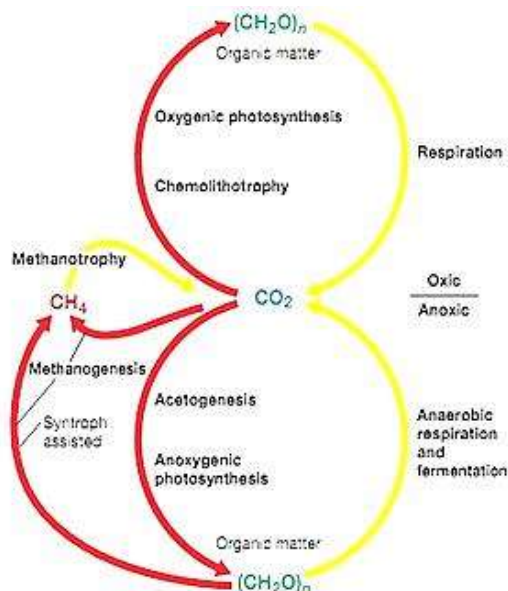


Figure 10 : Cycle du carbone  
Source : <https://fr.wikipedia.org/wiki/>

## **Chapitre 2 : Cycle de l'azote**

### **Azote**

Tous les organismes ont besoin d'azote pour la synthèse de protéines, d'acides nucléiques et d'autres composés contenant de l'azote. L'azote moléculaire ( $\text{N}_2$ ) représente près de 80% de l'atmosphère de la terre. L'azote existe sous de nombreux états d'oxydation. L'azote gazeux



est la forme la plus stable de l'azote et est un important réservoir d'azote sur la terre. Les plantes assimilent et utilisent l'azote fixé et combiné en composés organiques.

### Description du cycle de l'azote

Le cycle de l'azote est un cycle biogéochimique qui décrit la succession des modifications subies par les différentes formes de l'azote neutre en formes relatives comme le diazote, le nitrate, l'ammoniac et l'azote organique (figure 11).

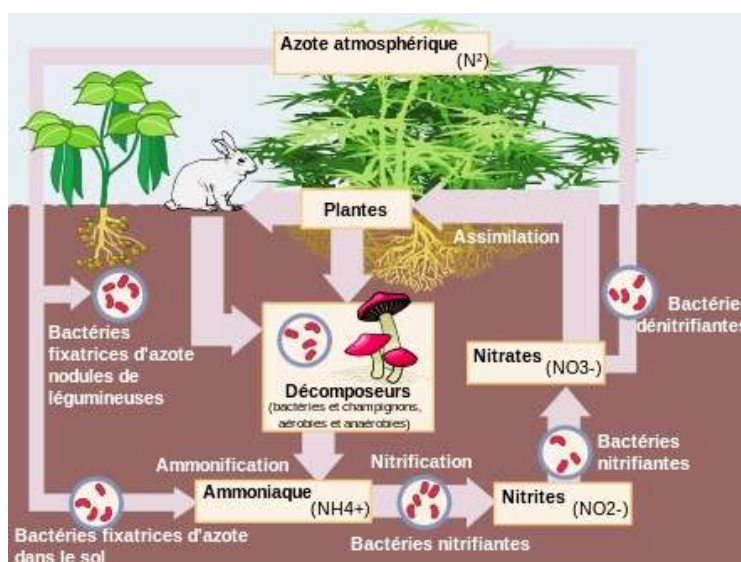


Figure 11 : Cycle de l'azote  
Source : <https://fr.wikipedia.org/wiki/>

La quasi-totalité de l'azote dans le sol existe dans les molécules organiques, principalement dans les protéines. Le processus de décomposition microbienne hydrolyse les protéines en acides aminés. Dans un processus appelé désamination, les groupes amines des acides aminés sont éliminés et transformés en ammoniac ( $NH_3$ ). Ce dégagement d'ammoniac est appelée ammonification.

Un autre processus contribuant à la production de  $NH_3$  est la réduction du nitrate ( $NO_3^-$ ) par les voies respiratoires, appelée réduction dissimilative de nitrate en ammoniac. Cette réduction dissimilative de nitrate en ammoniac est dominante dans la réduction des nitrates et des nitrites ( $NO_2^-$ ) dans les milieux anoxiques riches en réducteurs, tels que les sédiments marins organiques et les voies gastro-intestinale de l'homme. Une grande partie de l'ammonium ( $NH_4^+$ ) libéré par la décomposition aérobie de l'azote dans les sols est recyclée rapidement et convertie en acides aminés chez les plantes et les microorganismes. L'oxydation de l'ammoniac en nitrate est la nitrification, qui est un important processus dans les sols bien aérés et bien drainés avec un pH neutre. L'azote recyclé sur la terre est le plus souvent déjà « fixé », c'est-à-dire combiné avec d'autres éléments, tels que dans l'ammoniac ( $NH_3$ ) ou dans les nitrates ( $NO_3^-$ ).

### **Chapitre 3 : Cycle du phosphore**

#### **Phosphore**

Le phosphore (P) est un atome essentiel à la fabrication des acides nucléiques ARN (acide ribonucléique) et ADN (acide désoxyribonucléique) et des molécules énergétiques comme ATP (adénosine triphosphate). A la différence du carbone et de l'azote, le phosphore n'est pas contenu en grande quantité dans l'atmosphère. Il est majoritairement présent dans les roches volcaniques et sédimentaires. Les sols contiennent un grand volume de phosphore mais une faible partie seulement est accessible aux organismes vivants.

#### **Description du cycle du phosphore**

Le phosphore entre dans les systèmes biologiques par les processus naturels d'érosion. Ce phosphore est absorbé par les plantes qui le transforment en phosphate organique. Il transporte l'énergie dans la plante et favorise sa croissance générale, notamment du système racinaire et des tiges. Ces phosphates organiques entrent dans les cycles de la matière par les chaînes alimentaires et de décomposition. En milieu marin, le phosphore accède aux chaînes alimentaires marines par l'intermédiaire du plancton et des poissons qui en ont besoin pour construire leur squelette.

Une partie du phosphore insérée dans la matière par les chaînes alimentaires, retourne aux sols à travers les déjections et les restes animaux et les végétaux à la fin de leur vie. L'autre partie se dépose au fond des océans sous forme d'organismes morts ou de particules et est intégrée aux sédiments. Ces derniers sont transformés au cours du temps en roches sédimentaires. Les roches sont ensuite ramenées à la surface par les mouvements tectoniques et le cycle recommence (figure 12).

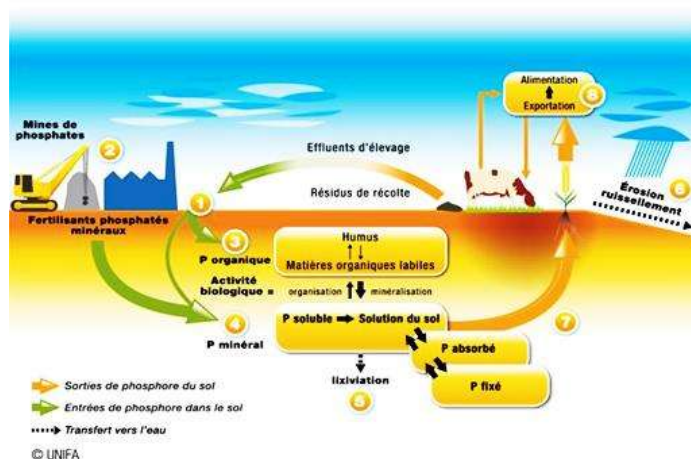


Figure 12 : Cycle du phosphore en agriculture  
Source : <https://fr.wikipedia.org/wiki/>

## **Chapitre 4 : Influences des microorganismes sur les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore**

### **Influences des microorganismes sur le cycle du carbone**

Les organismes autotrophes jouent un rôle essentiel pour la vie sur terre en réduisant le dioxyde de carbone pour former de la matière organique. Cela se produit à la suite de la photosynthèse, la première étape du cycle de carbone dans lequel les photo-autotrophes tels que les cyanobactéries, les plantes vertes, les algues et les bactéries sulfureuses vertes et pourpres incorporent le dioxyde de carbone dans la matière organique à partir d'énergie solaire. Il y a deux groupes d'organismes phototrophes : les plantes et les microorganismes. Les plantes sont des organismes phototrophes dominants des milieux terrestres, tandis que les microorganismes phototrophes dominent les milieux aquatiques.

Les phototrophes et chimio-lithotrophes anaérobies produisent également des composés organiques en excès, mais dans la plupart des environnements, les contributions de ces organismes à l'accumulation de matière organique sont insignifiantes par rapport à celles des phototrophes aérobies. Les composés organiques sont dégradés biologiquement en méthane et en dioxyde de carbone.

### **Influences des microorganismes sur le cycle de l'azote**

Les activités métaboliques des microorganismes ont un impact important dans la conversion de l'azote en des formes utilisables par les plantes. Les bactéries réduisent les nitrates principalement par la réduction dissimilative de nitrate en ammoniacque.

De nombreuses espèces de bactéries notamment les bactéries nitrifiantes autotrophes, appartenant aux genres *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* et au moins une espèce de *Archaea* assurent le processus de transformation de l'azote organique en azote minérale dans le sol.

L'ammoniac peut être oxydé dans des conditions anoxiques par la bactérie *Brocadia* dans un processus appelé Anammox (oxydation de l'ammoniac anoxique). Dans cette réaction, l'oxydation anaérobie de l'ammonium est couplée avec la réduction des nitrites, formant ainsi l'azote gazeux qui est libéré dans l'atmosphère.

Toutefois, seul un nombre relativement faible de procaryotes sont capables d'utiliser l'azote atmosphérique comme source d'azote cellulaire par la fixation. Parmi les bactéries libres qui peuvent fixer l'azote atmosphérique se trouvent des espèces aérobies telles que *Azotobacter*, *Beijerinckia* et certaines espèces anaérobies de *Clostridium*. Il existe aussi de nombreuses espèces aérobies de cyanobactéries photosynthétiques qui fixent aussi l'azote atmosphérique.

### **Influences des microorganismes sur le cycle du phosphore**

Les bactéries capables de rendre soluble du phosphore inorganique sont des bactéries des genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Micrococcus*, *Flavobacterium*, etc. Ces bactéries sont capables de libérer le phosphore inorganique combiné aux minéraux dans le sol. Cette réaction se fait grâce à la production d'acides organiques par les bactéries.

D'autres types de bactéries peuvent agir sur la mise à disposition du phosphore organique majoritairement immobilisé sous forme de phytates. Des bactéries comme *Rhizobium*, *Enterbacter*, *Serratia*, *Citrobacter*, *Proteus*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, et *Bacillus* sont capables de produire des enzymes appelées phytases. Ces enzymes libèrent les ions phosphates à partir des *phytates* les rendant ainsi disponibles aux plantes.

En conclusion, la microfaune qui comprend des collemboles, des acariens et des nématodes, ainsi que les protozoaires, animaux unicellulaires grands prédateurs de bactéries, assurent de nombreuses fonctions de décomposition de la matière organique, de régulation des populations microbiennes pathogènes des plantes. Les champignons sont capables de dégrader les lignines qui sont des polymères à longue chaîne liés par des fonctions phénols et constituants du bois. Par ailleurs, ils assurent la production d'hyphes qui sont de longs filaments microscopiques, et de substances colloïdales, participent à la stabilisation des agrégats. Les bactéries dégradent les matières organiques fraîches et les minéralisent. C'est pourquoi elles ont un rôle essentiel dans le recyclage de certains éléments nutritifs notamment l'azote, le phosphore et le soufre liés aux composés organiques afin de les remettre sous leur forme minérale utilisable par les plantes.

Les microorganismes du sol contribuent notamment à broyer le sol, à réduire et à décomposer les résidus organiques. Ils contribuent également à associer la matière organique à l'argile, favorisant la circulation de l'eau et de l'air. Les microorganismes du sol participent donc aux cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans le sol.

## **Module 4 : L'utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole**

### **Chapitre 1 : Utilisation des rhizobactéries promotrices de la croissance végétative pour accroître la productivité agricole**

#### **Contexte et concepts**

Toute la vie terrestre dépend d'une fine couche de sol. Le premier mètre de la surface de la Terre alimente plus de six milliards de personnes, ainsi qu'un grand nombre d'autres êtres vivants (insectes, reptiles, oiseaux, etc.). Par ailleurs, une grande partie de la vie marine dépend des éléments érodés ou dissous des continents et transportés dans les milieux aquatiques.

Depuis quelques décennies, la dégradation des sols exploités est devenue rapide et massive à travers le monde. La dégradation des sols est définie comme un changement dans l'état de santé du sol qui entraîne une diminution de la capacité de l'écosystème à fournir des biens et services pour ses bénéficiaires. Les sols dégradés sont dans un état de santé tel qu'ils ne sont plus capables de fournir les biens et services habituels à l'écosystème (Chikhaoui *et al.* 2007). Les symptômes de dégradation des sols sont nombreux. Ils sont, entre autres, le déclin de la fertilité des sols, le développement de l'acidité, de la salinisation, de l'alcalinisation, la détérioration de la structure du sol, l'accélération de l'érosion hydrique et éolienne, la perte de matière organique et de biodiversité.

La dégradation des sols est déterminée par les deux grandes pressions sur le sol que sont -i- les pressions physiques liées à la perte de masse de sol et de structure et -ii- les pressions sur la disponibilité des éléments nutritifs du sol à long terme. Elle engendre la baisse de la productivité du travail agricole et les revenus provenant de l'agriculture avec pour corollaire l'augmentation de la pauvreté rurale et de la migration des populations rurales vers les zones urbaines. Aussi, dans le but d'attirer l'attention mondiale sur ce phénomène, la conférence de la FAO, en juin 2013, a-t-elle approuvé à l'unanimité la Journée Mondiale des Sols et a demandé son adoption officielle à l'Assemblée Générale de l'ONU lors de sa 68<sup>ème</sup> session. En décembre 2013, la 68<sup>ème</sup> session de l'Assemblée Générale de l'ONU a déclaré le 5 décembre comme la Journée Mondiale des Sols.

Des techniques d'utilisation des sols, qui intègrent une combinaison judicieuse de matières organiques, d'engrais minéraux et des microorganismes promotrices de la croissance végétative, sont nécessaires pour inverser la tendance actuelle de dégradation des sols cultivés.

Le terme rhizosphère étymologiquement vient de « rhiza » pour racine et « sphair » ce qui entoure. La rhizosphère est définie comme la zone particulière qui entoure les racines des plantes dans laquelle on retrouve des organismes vivants qui affectent quantitativement et qualitativement les activités vitales des racines comme la respiration et les sécrétions racinaires (Alizadeh *et al.* 2011). La rhizosphère abrite une riche communauté microbienne.

Elle comprend deux parties qui sont le rhizoplan et l'endorhizosphère. Le rhizoplan est la surface de la racine tandis que l'endorhizosphère est l'espace intercellulaire entre les tissus de la racine habité par des bactéries qui ne forment pas de structures symbiotiques.

Les bactéries adaptées à l'environnement de la racine sont appelées rhizobactéries. Elles ont soit un effet neutre, soit un effet négatif sur la croissance de la plante (compétition pour les nutriments, pathogènes, etc.) ou soit un effet bénéfique sur la plante. Les bactéries appartenant à cette dernière catégorie sont appelées rhizobactéries promotrices de la croissance végétale ou PGPR (plant growth promoting rhizobacteria). Les PGPR vivent librement dans la rhizosphère des plantes (Kloepper *et al.*, 1989). Elles activent la croissance des plantes, influencent de manière bénéfique la plante en stimulant sa croissance et/ou en la protégeant contre des infections par des agents phytopathogènes (Dommergues et Mangenot, 1970).

### Groupes de PGPR

En fonction de leurs modes d'action, les PGPR sont classées en quatre groupes suivants : **les bio-fertilisants** qui assurent l'augmentation de la disponibilité d'éléments nutritifs pour la plante ; **les phyto-stimulateurs** qui produisent des phytohormones ; **les rhizoremédiateurs** qui dégradent les polluants organiques ; les **bio-pesticides** qui contrôlent les affections à travers la production de métabolites fongicides et antibiotiques (Somers *et al.*, (2004).

Parmi les PGPR, de nombreux genres sont recensés tels que *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* (Gray et Smith, 2005).

- ***Azospirillum spp.*** : le genre *Azospirillum* est connu depuis plusieurs années comme ayant un effet PGPR et plusieurs de ces espèces ont été isolées à travers le monde dans des rhizosphères de céréales et de légumineuses, aussi bien dans les tropiques qu'en zones tempérées. Les espèces de *Azospirillum* ont été originellement sélectionnées pour leur capacité à fixer l'azote atmosphérique et depuis la moitié des années 1970, elles ont régulièrement été consacrées meilleures PGPR. Mieux, elles synthétisent des hormones végétales notamment les auxines, les gibbérellines et les cytokinines (Steenhoudt et Vanderleyden, 2000). De fait, une interaction avec des PGPR du genre *Azospirillum* assure à la plante une nutrition minérale améliorée car son système racinaire est plus développé et permet une absorption plus importante des nutriments (Fages, 1994) ;
- ***Pseudomonas spp.*** : par définition, les bactéries du genre *Pseudomonas* sont des bacilles à Gram négatif, non sporulées, généralement mobiles grâce à une ou plusieurs flagelles polaires, aérobies à métabolisme strictement respiratoire et chimio-organotrophes (Palleroni, 2008). Leur présence dans l'environnement est due à leur faible exigence nutritionnelle (Alizadeh *et al.*, 2011). Les premières observations d'effets positifs sur les graines ont été réalisées avec *Pseudomonas spp* isolées de la racine des cultures. En traitant les graines de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) avec des suspensions bactériennes de *Pseudomonas fluorescens* et de *P. putida*, Burr *et al.* (1978) ont obtenu

une augmentation statistiquement significative du rendement variant de 14 à 33% dans 59 champs établis en Californie et en Idaho ;

- ***Bacillus* spp.** : les *Bacillus* sont des bactéries à Gram+, appartenant à la famille des *Bacillaceae*. De forme bacilles, elles sont aérobies ou anaérobies facultatives, et tirent leur énergie de la respiration ou de la fermentation. Ces bactéries produisent des endospores leur permettant de résister à des conditions environnementales défavorables. Elles jouent un rôle dans les cycles du carbone et de l'azote. L'espèce *Bacillus thuringiensis* a été d'intérêt agricole, sylvicole et commercial dès les années 1930 (Logan et De Vos, 1998). *Bacillus thuringiensis* se distingue des autres bacilles du groupe *cereus* par sa capacité à synthétiser et excréter des cristaux mortellement toxiques pour certains insectes. Ces cristaux agissent en détruisant les cellules de l'intestin moyen des larves des insectes atteints par ces toxines (Douville *et al.*, 2007) ;
- ***Streptomyces* spp.** : le genre *Streptomyces* désigne des bactéries filamenteuses Gram+ non pathogènes appartenant à l'ordre des Actinomycètes. Ces bactéries sont principalement retrouvées dans les couches superficielles des sols où leur développement et leur dispersion sont facilités par leur croissance mycélienne et leur capacité de sporulation. *Streptomyces* sont des bactéries saprophytes, assurant leur croissance à partir de la dégradation des matières organiques du sol grâce à de nombreuses enzymes hydrolytiques extracellulaires (Hayakawa *et al.*, 2004). Ils produisent de nombreux composés d'intérêts agricoles comme des herbicides et des fertilisants. Ces molécules sont synthétisées durant les périodes de croissance faible ou nulle (anabolisme faible) et leur synthèse serait déclenchée par des carences nutritionnelles, notamment en phosphate ;
- ***Serratia* spp.** : le genre *Serratia* appartient à la famille des *Enterobacteriaceae*. Quelques espèces et biotypes de *Serratia* produisent un pigment rouge non diffusible dénommé la prodigiosine (Williams et Qadri, 1980). Au début de ce siècle, plus de 76 espèces de *Serratia* avec une pigmentation rouge ou rose avaient été décrites (Hefferan, 1904), dont 23 espèces ont été inscrites dans la première édition du Manuel Bergey (Bergey *et al.*, 1923). Ce nombre a progressivement diminué à cinq dans la cinquième édition (Breed *et al.*, 1957), et un peu plus tard à une espèce, *S. marcescens* (Martinec et Kocur, 1960). La seule espèce *Serratia* reconnue dans la huitième édition du Manuel Bergey est *S. marcescens* (Sakazaki, 1974).

### Mécanismes d'action des PGPR

Les modes d'action des PGPR sont regroupés traditionnellement en directs et indirects, bien que la différence entre les deux ne soit pas toujours évidente. Les mécanismes directs sont ceux agissant à l'intérieur des plantes et affectent directement leur métabolisme tandis que les mécanismes indirects, en général, sont ceux qui se produisent en dehors des plantes. Les mécanismes directs comprennent les processus de biofertilisation (solubilisation des phosphates) et de biostimulation (production des phytohormones que sont l'acide indole acétique, les cytokinines et l'acide gibbérelliques). Les mécanismes indirects regroupent

notamment le processus de biocontrôle (production des métabolites antifongiques et de composés volatiles).

Le phosphore est un macronutriment indispensable à la croissance et au développement des plantes. Il joue un rôle essentiel dans le transfert d'énergie nécessaire aux métabolismes de la plante. Le phosphate est présent dans le sol à la fois sous forme organique (esters phosphoriques) et inorganique (composés minéraux insolubles). Malgré son abondance dans le sol, il est l'un des éléments nutritifs limitant la croissance et le développement des plantes du fait qu'il se met facilement sous une forme non soluble, par conséquent non accessible aux plantes. La solubilisation des phosphates dans le sol est donc capitale pour la productivité agricole. Les PGPR ont la capacité de convertir le phosphate insoluble à une forme soluble, accessible aux plantes. Les PGPR constituent donc un biofertilisant prometteur pour l'agriculture.

Les régulateurs de croissance sont des substances actives qui agissent sur les mécanismes physiologiques, notamment sur la différenciation ou l'élongation racinaires, sans nuire à la plante du point de vue agronomique. Les hormones végétales sont des régulateurs de croissance qui stimulent la réponse de la plante aux stress biotiques et abiotiques. Il existe cinq principaux groupes d'hormones végétales qui sont les auxines, les gibbérellines, l'éthylène, les cytokinines et l'acide abscissique.

Les PGPR jouent un rôle majeur dans la lutte biologique contre les agents pathogènes des plantes. L'antibiose est probablement le mécanisme le plus connu et peut-être le plus important utilisé par les PGPR pour contrôler l'invasion de pathogènes dans les tissus de la plante-hôte (Whipps, 2001). L'antibiose consiste en une inhibition directe de la croissance du pathogène via la production de métabolites aux propriétés antifongiques et/ou antibiotiques. Les PGPR peuvent contrôler un large spectre de maladies bactériennes, fongiques et parasitaires. Elles peuvent aussi procurer une protection contre les maladies virales. Par ailleurs, les PGPR produisent des substances volatiles comme l'acide cyanhydrique (HCN) qui, entre autres effets, jouent un rôle dans la lutte biologique contre les mauvaises herbes.

## ***Chapitre 2 : Utilisation des champignons mycorhiziens à arbuscules pour accroître la productivité agricole***

### Contexte

Au-delà de la perception primaire de la compétition perpétuelle au sein de la vie végétale pour la nourriture et l'habitat, soit directement ou indirectement, il existe des relations plus harmonieuses chez les plantes. En effet, les recherches conduites au cours des 50 dernières années ont permis une meilleure compréhension des relations symbiotiques qui unissent les végétaux à leurs associés microbiens du sol. Cette notion, devenue essentielle à la compréhension et l'utilisation des milieux naturels, est désormais incontournable pour assurer leur conservation. De plus, cette perception des symbioses végétales se traduit aujourd'hui



par des concepts et des technologies nouvelles, permettant d'envisager une culture des végétaux plus respectueuse de l'environnement pour une agriculture durable.

### Symbioses végétales et leurs structures

Les symbioses dans le monde végétal sont diverses et variées (tableau 3). La lecture du tableau 3 permet de saisir l'amplitude du phénomène et ses modalités, et d'appréhender les caractéristiques de chacun des grands types d'associations. Les lichens et les mycorhizes seront développés dans le présent chapitre.

**Tableau 3** : Différentes symbioses végétales

SYMBIOSE	NATURE DES SYMBIOTES MICROBIENS	PLANTES IMPLIQUÉES	STRUCTURES MICROBIENNES	POURCENTAGE DES ESPÈCES DE PLANTES	STRUCTURE DE L'HÔTE	FONCTIONS ACQUISES OU AMÉLIORÉES
Lichen	Champignons ascomycètes et basidiomycètes	Algues vertes ou bleues	Mycélium entourant l'algue	na	Algues entourées du champignon	Nutrition minérale, approvisionnement en eau, résistance à la sécheresse
Bactériorhize	Bactérie des genres rhizobium et bradyrhizobium	Légumineuses, par ex. haricot, luzerne, acacia	Bactéroïdes dans les cellules corticales des racines	5 %	Nodules racinaires souvent fugaces, production de leghémoglobine	Fixation de l'azote atmosphérique
Actinorhize	Actinomycètes du genre frankia	Divers genres, par ex. aulnes, myriques, dryades, casuarina	Mycélium, vésicules septées dans les cellules corticales des racines	1 %	Nodules pérennes sans leghémoglobine	Fixation de l'azote atmosphérique
Phycorhize	Algues cyanophycées	Cycadales, par ex. cycas	Algues intracellulaires dans les cellules corticales des racines	<1 %	Dichotomie de racines, à géotropisme négatif	Fixation de l'azote atmosphérique
Mycorhizes	Champignons ascomycètes, basidiomycètes et glomérormycètes	Nombreuses plantes vasculaires	Mycélium associé aux racines	>85 %	Complexe racine-champignon	Voir tableau 2.2

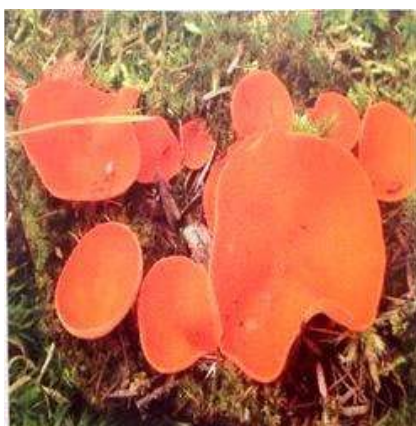
Source : <https://www.sciencesetavenir.fr/>.

### Lichens

Les lichens constituent des organismes complexes, résultat de l'association de deux types d'organismes, une algue microscopique et un champignon filamenteux appartenant généralement aux ascomycètes et quelques fois aux basidiomycètes.

Les ascomycètes regroupent des champignons, généralement de petite taille, prenant souvent la forme de soucoupes, comme les pézizes (figure 13a), mais qui peuvent aussi se dresser pour former des structures plus importantes, comme les morilles (figure 13b). Les asques constituent la structure où s'effectue la reproduction sexuée de ces ascomycètes. Les basidiomycètes regroupent des champignons de toutes tailles et de formes multiples. L'agaric des jachères et le polypore pinicole en constituent deux exemples (figure 14). Chez ces champignons, les basides, organes de reproduction, tapissent les lames formées sous le chapeau (agaric) ou l'intérieur des tubes (polypore).

En général, les plantes terrestres sont confrontées à deux défis essentiels : celui de capter l'énergie solaire pour la transformer par la photosynthèse en énergie chimique, sous forme de sucres ; et celui d'obtenir l'eau et les éléments minéraux essentiels à leur développement et à leur fonctionnement, tels que l'azote, le phosphore et le potassium. Seuls les organismes chlorophylliens peuvent relever le premier défi, bien que certaines bactéries y parviennent avec des moyens différents.



a : Pézize



b : Morille

**Figure 13** : Représentation schématique des principales structures de reproduction des champignons ascomycètes  
Source : Fortin *et al.*, (2008)



a : Polypore pinicole



b : Agaric

**Figure 14** : Représentation schématique des principales structures de reproduction des champignons basidiomycètes  
Source : Fortin *et al.* (2008)

Dans le cas des lichens, le partenaire photosynthétique est constitué d'algues unicellulaires ou en chapelets, appartenant à un nombre limité d'espèces. En milieu aquatique, les algues baignent dans une solution liquide contenant généralement tous les éléments minéraux dont elles ont besoin. Par contre, en milieu terrestre, l'eau et les éléments minéraux se retrouvent dans le sol où la lumière n'a pas accès et par conséquent, où les algues photosynthétiques ne sauraient survivre. La solution à ce dilemme passe logiquement par une association entre un organisme photosynthétique (algue) et un organisme non photosynthétique pouvant vivre dans l'obscurité du sol. Les champignons pluricellulaires, qui forment de longs filaments, répondent à ce besoin, vu leur capacité de pousser dans le substrat et d'y puiser efficacement l'eau et les éléments minéraux, ce qui en fait des alliés naturels des algues pour la survie en milieu terrestre. Ainsi, sur la surface des sols, même les plus rudimentaires tels que les rochers exposés, les lichens prolifèrent soit sous forme de croûtes, de minces feuillets ou de mini-structures arbustives. L'examen microscopique révèle la présence d'algues, le plus souvent unicellulaires, enveloppées par des filaments fongiques qui puisent l'eau et les minéraux dans les sols.

Le lichen constitue un exemple parfait de symbiose végétale, où les fonctions de photosynthèse et de recherche de l'eau et des éléments minéraux se répartissent de façon complémentaire entre deux types d'organismes très distincts. L'algue, par sa fonction photosynthétique, fournit au champignon une source d'énergie sous forme de sucres, alors que le champignon assure l'approvisionnement en eau et en éléments minéraux aux deux associés. Les lichens n'impliquent que quelques douzaines d'espèces d'algues, tandis que les espèces fongiques associées (ascomycètes) se comptent par milliers.

### Mycorhizes

Tout comme les lichens, les mycorhizes relèvent de l'association d'un organisme photosynthétique, soit une plante verte, et d'un champignon filamenteux. L'ensemble constitue une autre forme de symbiose végétale. D'origine gréco-latine, le mot mycorhize, vient de la combinaison de deux mots, l'un grec *mikès* (champignon) et l'autre latin *rhiza* (racines). Ainsi, le mot *mycorhize* signifie littéralement *champignon-racine*. Il désigne essentiellement l'association symbiotique entre des champignons et les racines des plantes. Les mycorhizes sont des associations entre les racines des végétaux et le mycélium (ensemble d'hyphes) filamenteux des champignons telluriens. C'est une union mutualiste basée sur des échanges réciproques actifs entre des champignons particuliers du sol (encore appelés champignons mycorhiziens) et les racines des plantes supérieures. Les champignons aident, entre autres, leur partenaire (plante) à améliorer leur nutrition hydrique et/ou minérale et bénéficient en retour des métabolites (glucides, acides aminés et vitamines essentielles) photosynthétisés par le partenaire. Les mycorhizes constituent des partenaires essentiels dans la relation sol – plantes – microorganismes. Tout comme dans le cas des lichens, la plante verte effectue la photosynthèse et le champignon approvisionne le couple en eau et en éléments minéraux à partir du substrat.

Il existe plusieurs formes d'associations mycorhiziennes connues sous les noms de mycorhizes arbusculaires, d'ectomycorhizes, de mycorhizes éricoïdes, de mycorhizes des

orchidées, etc. (tableau 4). Selon le type de champignons et les critères morpho-anatomiques (figure 15) du nouvel organe formé, deux principaux types de mycorhizes ont majoritairement été décrits en zone tropicale. Il s'agit des endomycorhizes et des ectomycorhizes. Toutefois, il existe également un type intermédiaire connu sous le vocable d'ectoendomycorhizes. En fonction de la forme de la structure mycorhizienne dans le cortex racinaire, les endomycorhizes peuvent être subdivisées en deux principaux groupes que sont les mycorhizes à vésicules et arbuscules (MVA) et les mycorhizes à pelotons d'hyphes cloisonnés.

La presque totalité des plantes vertes terrestres vivent en symbiose mycorhizienne. Seuls des membres de quelques familles en sont parfois dépourvus, par exemple, les crucifères et les chénopodiacées.

Tableau 4 : Les différents types de mycorhizes

LES DIFFÉRENTS TYPES DE MYCORHIZES					
TYPES DE MYCORHIZES	CHAMPIGNONS IMPLIQUÉS	PLANTES HÔTES	STRUCTURES FONGIQUES	STRUCTURES DE L'HÔTE	IMPACTS PHYSIOLOGIQUES
Arbusculaires	Champignons microscopiques glomérormycètes ~200 espèces	Bryophytes et plantes vasculaires : 70 % des espèces actuelles	Arbuscules et vésicules intracellulaires, mycélium et spores extraracinaires	Peu de changements, coloration jaune	Accès à l'eau et aux minéraux peu mobiles accrus, résistance aux maladies, phytophagie et phénologie modifiées
Ectomycorhizes	Champignons supérieurs : basidiomycètes, ascomycètes : milliers d'espèces	Arbres gymnospermes et angiospermes : 5 % des espèces actuelles	Manchon, mycélium intercellulaire, rhizomorphes, sclérotites, ascromata, basidiomata. Absence de pénétration intracellulaire	Hypertrophie corticale, ramifications dichotomiques ou racémeuses	Accès accru aux minéraux, utilisation de l'azote organique, résistance aux maladies et nématodes, tolérance aux pH acides et aux métaux lourds
Ectendomycorhizes	Deutéromycètes : quelques espèces	Pins, rares	Manchon mince, mycélium intercellulaire, pénétration intracellulaire, ascromata	Hypertrophie corticale, ramifications	<i>idem</i>
Arbutoides	Basidiomycètes : quelques espèces	Éricacées, rares	Manchon mince, pénétration intracellulaire, basidiomata	Hypertrophie corticale	<i>idem</i>
Éricoides	Ascomycètes : quelques dizaines d'espèces	Éricacées : 5 % des espèces actuelles	Mycélium intracellulaire, ascromata	Peu de modifications	<i>idem</i>
Orchidoïdes	Basidiomycètes et mycélium stériles peu connus	Orchidées : 10 % des espèces actuelles	Mycélium intracellulaire pelotonné; basidiomycètes	Peu de modifications	Souvent essentiel à la morphogénèse, nutrition saprophytique de la plante, protection contre les pathogènes
Sebacinoïdes	Piriformospora; basidiomycètes : quelques espèces	Variées	Mycélium intracellulaire	Peu de modifications	Peu connus

Source : <https://www.sciencesetavenir.fr/>.

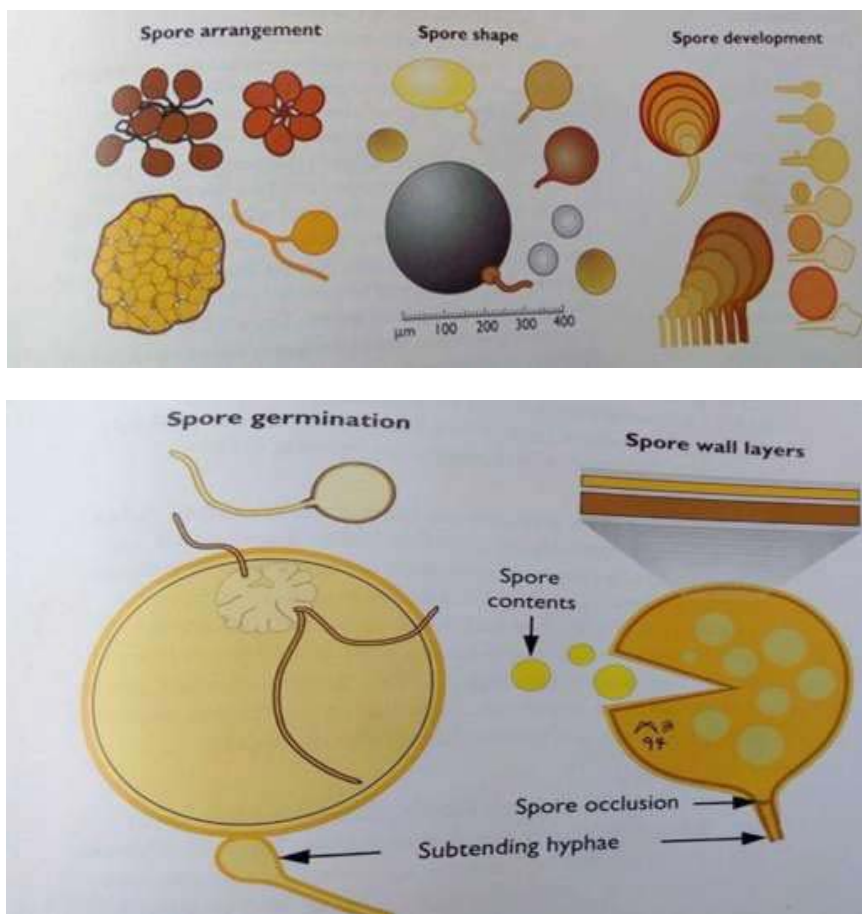


Figure 15 : Critères de taxonomie des spores de champignons mycorhiziens  
Source : Brundrett *et al.* (1996)

- **Les mycorhizes arbusculaires** ou **mycorhizes à arbuscules** se retrouvent chez plus de 70% des espèces vasculaires terrestres actuelles, en plus de nombreuses mousses et hépatiques. On rencontre les mycorhizes arbusculaires chez les fougères, les lycopodes, plusieurs conifères et la majorité des plantes à fleurs mono et dicotylédones. Le terme arbusculaire réfère à une structure microscopique unique que développent ces champignons dans les cellules corticales des racines. Chez ce type de mycorhizes, le champignon n'enveloppe pas les cellules de l'hôte, comme c'est le cas avec les ectomycorhizes, mais y pénètre de façon subtile, sans trop en perturber les structures. Chez certaines espèces, on observe des vésicules intercellulaires. Le développement de ces champignons n'est pas confiné à la seule racine, comme chez les bactériorhizes (*Rhizobium*) et les actinorhizes. A partir de ce point d'ancrage dans la racine, le champignon mycorhizien arbusculaire développe dans le sol une phase dite extraradicale, qui s'étend en un réseau mycélien et envahit le sol adjacent dans toutes les directions. Ce

mycélium, de très fine dimension, offre une surface considérable de contact avec le sol. On estime que la surface des mycéliums arbusculaires, sous un mètre carré d'un sol de prairie, est d'environ 90 m<sup>2</sup> et que dans un pot d'un litre où pousse un seul plant de poireau, le mycélium peut atteindre jusqu'à un kilomètre, envahissant les moindres interstices de substrat (figure 16).

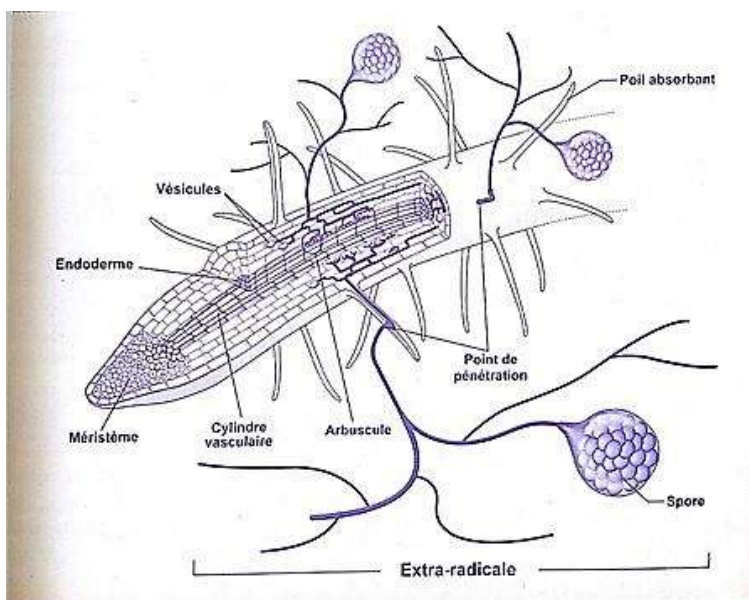
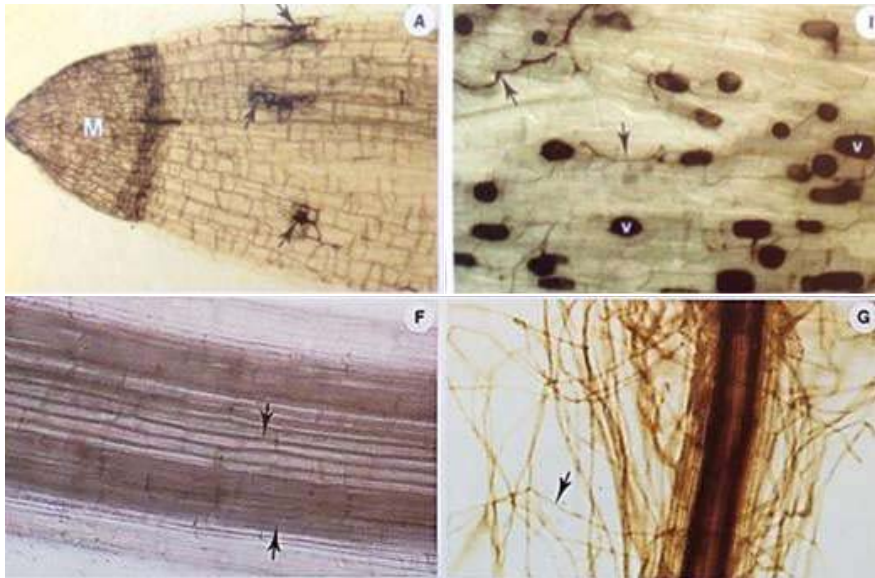


Figure 16 : Représentation schématique d'un apex racinaire mycorhizé  
par un champignon arbusculaire  
Source : Fortin *et al.* (2008)

Les études morphologiques et phylogénétiques récentes ont permis de regrouper toutes les espèces mycorhiziennes arbusculaires en un nouvel embranchement, les Glomeromycota, qui regroupe à ce jour 4 ordres, 8 familles, 12 genres et environ 200 espèces. Le tout est associé à environ 225.000 espèces végétales terrestres (figures 17, 18, 19 et 20).

En l'état actuel des connaissances, il demeure impossible de faire la culture pure des champignons mycorhiziens arbusculaires sans le contact avec une plante vivante. Ce sont des symbiotes obligatoires. On arrive cependant à contourner cette difficulté en faisant pousser ces champignons sur des cultures de racines isolées, en boîtes de Pétri, au laboratoire.





**Figure 17 :** Anatomie des racines et formation des champignons mycorhiziens à arbuscules

A : Vue de la casquette de racine et celles dans les exodermes dimorphique

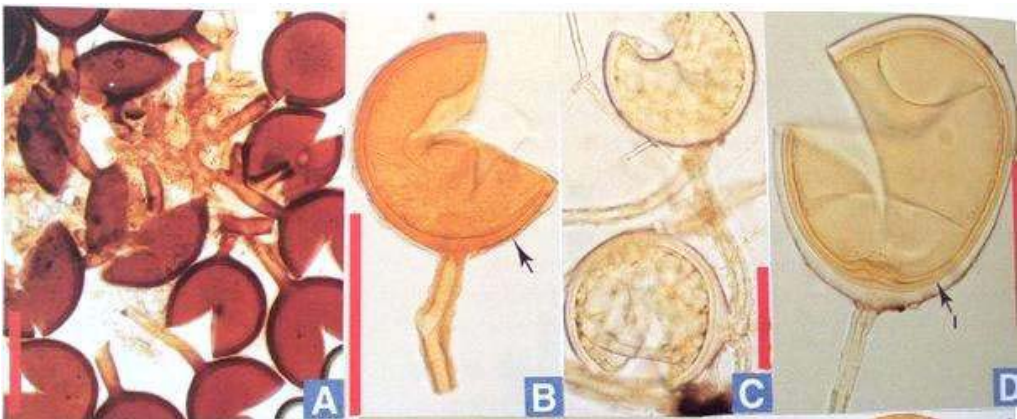
I : Croissance saprophytique de CAM

F : Canal d'air intercellulaire dans les racines de *Allium porrum*

G : Racine de *Dropteris intermedia* montrant les racines extensives

M : casquette de racine

Source : Brundrett *et al.* (1996)



**Figure 18 :** Exemples de spores du genre *Glomus*

Source : Brundrett *et al.* (1996)

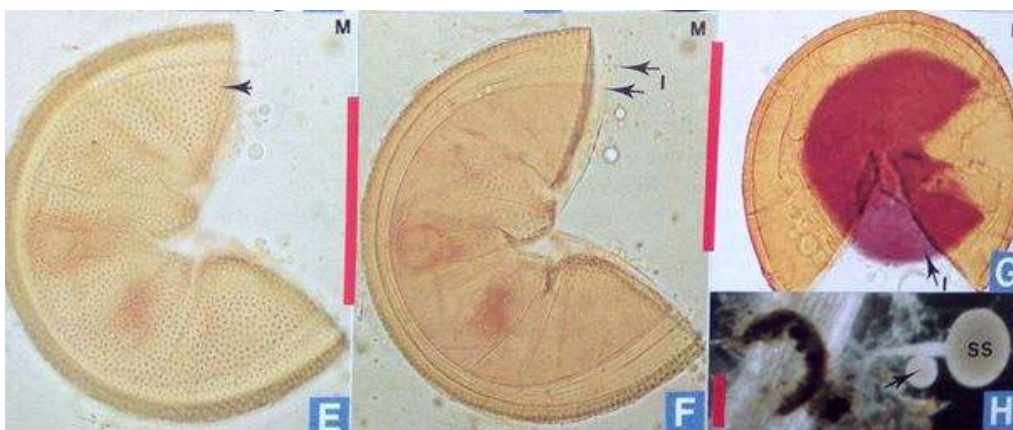


Figure 19 : Exemples de spores du genre *Acaulospora*  
Source : Brundrett *et al.* (1996)

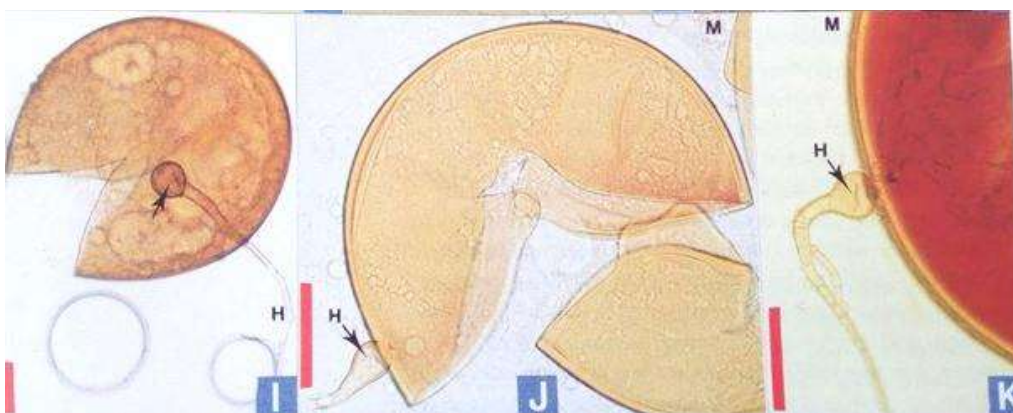


Figure 20 : Exemples de spores des genres *Gigaspora* (I) et *Scutellospora* (J et K)  
Source : Brundrett *et al.* (1996)

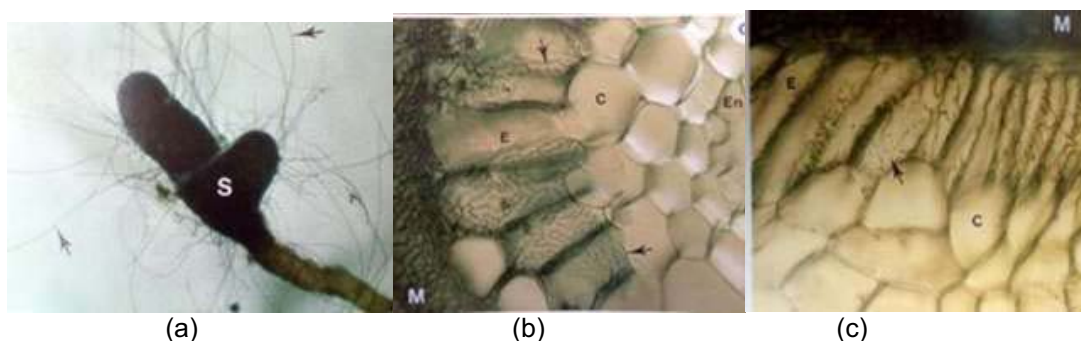
- **Les ectomycorhizes**, d'origine évolutive beaucoup plus récente (environ 250 millions d'années), forment une symbiose avec un plus petit nombre d'espèces végétales terrestres que les mycorhizes arbusculaires. Cependant, les espèces ectomycorhiziées occupent de très grandes superficies géographiques, par exemple, les forêts conifériennes circumboréales. Environ 10% des espèces végétales vasculaires vivent en symbiose avec des champignons ectomycorhiziens totalement différents des mycorhizes arbusculaires. Les champignons ectomycorhiziens appartiennent aux ascomycètes et surtout aux basidiomycètes. Ces champignons supérieurs, bien connus des mycologues amateurs, se retrouvent précisément dans les sous-bois parce que, sauf exception, ils ne forment des mycorhizes qu'avec des plantes ligneuses (arbres et arbustes). Plus de 25.000 espèces de plantes vasculaires actuelles portent ce type de mycorhizes. La racine mycorhizée peut être



simple, ou prendre la forme d'un racème ou bien encore se ramifier dichotomiquement en fonction des essences colonisées.

Chez les ectomycorhizes, le mycélium ne se développe pas dans les cellules de l'hôte, comme c'est le cas chez les mycorhizes arbusculaires, mais plutôt à l'extérieur des cellules. Les hyphes, en s'accolant les unes aux autres, forment un manchon autour des racelles et pénètrent aussi dans la racine à travers les espaces intercellulaires. Le réseau ainsi formé porte le nom de Hartig (chercheur qui l'a observé et décrit en premier). A partir de cet ancrage, le mycélium peut alors se développer, envahir le sol adjacent et y former des cordons mycéliens constitués d'hyphes accolées les unes aux autres, ou des sclérotés résultant de l'enroulement du mycélium sur lui-même. L'ensemble du mycélium d'un champignon constitue un thalle, qui peut s'étendre sur plusieurs mètres de surface dans le parterre de la forêt (figure 21).

Chez les ascomycètes et les basidiomycètes, la structure n'est plus cénocytaire comme chez les glomérormycètes (mycorhizes arbusculaires) mais plutôt formée d'hyphes cloisonnées. Lorsque les conditions nécessaires sont réunies, ces hyphes dicaryotiques (binucléées) donnent naissance à des primordiums qui se développent en fructifications complètes.



**Figure 21 :** Morphologie des associations ectomycorhiziées

- (a) Racines de *Eucalyptus globulus* avec les hyphes de champignons mycorhiziens
- (b) Racines de *Populus tremuloides* avec les hyphes de Hartig autour de cellules de l'épiderme allongées.
- (c) Section longitudinale de racines de *Betula papyrifera* montrant les hyphes de Hartig et les cellules de l'épiderme allongées.

S : racines ; C : cortex ; E : cellule de l'épiderme ; M : manteau ; En : endoderme

Source : Brundrett *et al.* (1996)

Contrairement aux mycorhizes arbusculaires où seulement quelques centaines d'espèces de champignons entrent en symbiose avec les plantes hôtes, chez les champignons ectomycorhizes, plusieurs milliers d'espèces sont impliquées (figure 22). Si aucune espèce de champignons arbusculaires n'a encore pu être mise en culture axénique, plusieurs champignons ectomycorhiziens parviennent à croître au laboratoire en absence d'un hôte.

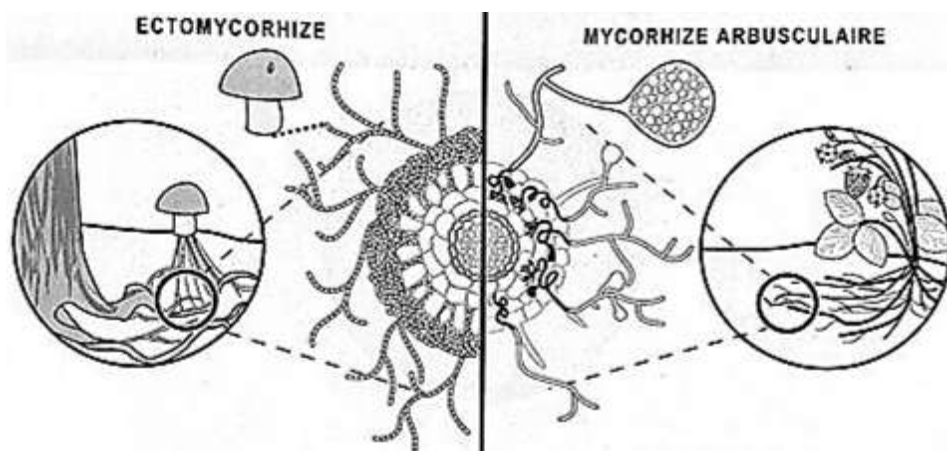


Figure 22 : Comparaison schématique entre les mycorhizes arbusculaires et les ectomycorhizes.

Source : Fortin *et al.* (2008)

### Physiologie des mycorhizes

Indépendamment du type de mycorhizes, on reconnaît généralement cinq (5) catégories de fonctions qui sont modifiées par la présence des mycorhizes. Ce sont l'absorption des éléments minéraux, l'absorption de l'eau, les activités hormonales, l'agrégation des sols, la protection contre les organismes pathogènes et la résistance aux stress environnementaux.

- **l'absorption des éléments minéraux nutritifs** constitue la toute première fonction attribuée aux mycorhizes, notamment l'absorption des éléments peu mobiles du sol, comme le phosphore et le zinc. Cette efficacité accrue des plantes mycorhizées à absorber les éléments nutritifs du sol se justifie, en premier lieu par l'augmentation de la surface de contact entre le mycélium fongique et la solution du sol. On estime que le volume de sol exploré par les racines des plantes non mycorhizées est multiplié par 10 lorsque les plantes sont mycorhizées. En effet, les champignons mycorhiziens, surtout arbusculaires, induisent une plus grande surface d'absorption de nutriments notamment le phosphore et le zinc, éléments généralement peu mobiles dans les sols. Bien qu'une bonne partie du fonctionnement des mycorhizes dans la nutrition des plantes hôtes soit liée au développement d'une surface de contact accrue avec le sol, les travaux récents démontrent clairement que le mycélium fongique intervient seul, ou en synergie avec des microorganismes du sol, dans la décomposition de la matière organique, donnant ainsi accès à des éléments minéraux cloisonnés dans les résidus végétaux ou animaux. Les recherches récentes montrent que le mycélium des champignons mycorhiziens arbusculaires s'associe étroitement à des bactéries du sol pour assurer la dissolution des minéraux et rendre ainsi les éléments, notamment le phosphore, disponibles pour la plante ;
- **l'absorption de l'eau** : l'augmentation de surface de contact entre le champignon mycorhizien et le sol, conduisant à une meilleure absorption de l'eau. Les plantes pourvues

de mycorhizes arbusculaires résistent beaucoup plus longtemps à la sécheresse que celles qui en sont dépourvues. Lorsqu'on soumet le maïs à différents stress hydriques, les plants mycorhizés se développent mieux que les plants non mycorhizés. Cette différence s'intensifie avec l'augmentation du stress (figure 23). En effet, le fin mycélium des champignons puise l'eau dans de petits interstices et agrégats du sol qui ne sont pas accessibles aux racines. Un signal déclenché par le champignon peut aussi assurer une fermeture plus rapide des stomates, prévenant ainsi un flétrissement irréversible ;

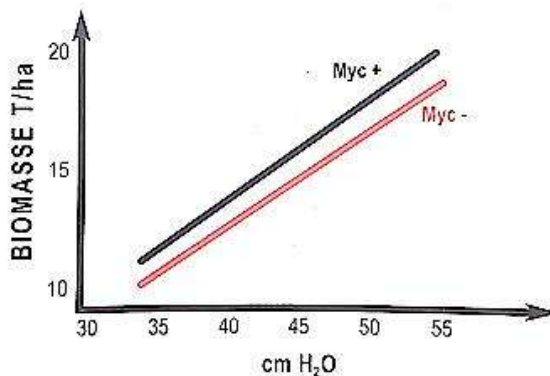


Figure 23: Comparaison de la biomasse des plants mycorhizés et non mycorhizés sous stress hydrique  
Source : Fortin *et al.* (2008)

- **les activités hormonales** : chez les champignons ectomycorhizes, les régulateurs de croissance comme les auxines jouent un rôle important à faibles doses. On y observe des transformations morphologiques bien évidentes des racines. Toutefois, l'importance des ramifications racinaires est proportionnelle aux quantités d'auxines que le champignon libère dans les tissus racinaires. Ceci a pour conséquence d'augmenter la surface racinaire, et on croit de plus que cette injection d'hormones favorise le transfert des sucres, de la racine vers le champignon. L'action globale des hormones produites par le champignon affecte le port général de la plante. Chez les champignons arbusculaires, on constate que l'acide jasmonique, une hormone végétale, ainsi que l'éthylène interviennent dans le processus de colonisation des racines par ces champignons, entraînant ainsi des modifications hormonales dans toutes les parties de la plante ;
- **l'agrégation des particules des sols** : l'une des bases de la fertilité des sols meubles se trouve dans la formation des agrégats. Le réseau de mycélium développé dans le sol par les mycorhizes arbusculaires ne constitue pas seulement un organe efficace d'absorption des éléments minéraux et de l'eau, mais c'est aussi une structure dynamique qui se développe dans le sol (mycorhizosphère) à raison de quelques millimètres par jour. Les mycéliums ont la propriété d'excréter une glycoprotéine, la glomaline. Les champignons mycorhiziens qui sont très abondants dans certains sols peuvent en produire des

quantités importantes, dont plusieurs études ont montré le rôle dans la stabilité structurale du sol. La glomaline agit comme une colle qui assemble les particules du sol pour en faire des agrégats dont on connaît le rôle fondamental pour la fertilité des sols. Le réseau mycélium développé par les mycorhizes contribue donc physiquement, biologiquement et chimiquement à la formation et à la stabilisation des agrégats du sol ;

- **la protection des plantes contre les organismes pathogènes** : naturellement, les plantes sont continuellement soumises à des agressions de la part des bactéries, des champignons, des nématodes et des insectes. Il a été prouvé expérimentalement que les plantes inoculées avec des champignons mycorhiziens à arbuscules sont plus résistantes aux attaques de champignons pathogènes et à l'exposition à des toxines du sol. Ces champignons mycorhiziens peuvent intervenir à deux endroits pour protéger les racines contre les champignons pathogènes. Il s'agit de la rhizosphère et des tissus racinaires. A l'échelle de la rhizosphère et surtout de la mycorrhizosphère (espace entourant immédiatement les mycorhizes), les microorganismes sont confrontés à la compétition et à l'antagonisme ; ce qui a pour effet d'établir une flore microbienne diversifiée et équilibrée. Dans cet environnement, les propagules des champignons pathogènes ne parviennent pas à proliférer et leur nombre reste toujours relativement faible. Par ailleurs, les champignons mycorhiziens induisent des modifications des activités physiologiques dans la racine des plantes qui produisent des substances antibiotiques contre ces organismes pathogènes.

#### Gestion des champignons mycorhiziens au champ

On distingue deux approches pour la gestion des champignons mycorhiziens dans les champs cultivés : l'approche biotechnologique et l'approche agroécologique. Dans les deux cas, les champignons sont soumis aux effets des pratiques culturales.

L'approche biotechnologique vise à introduire des souches sélectionnées. L'introduction d'un microorganisme étranger dans un nouveau milieu n'est pas un acte sans conséquence. Le microorganisme doit trouver sa niche écologique, c'est-à-dire s'adapter, se développer et compétitionner pour les éléments minéraux. On considère que l'introduction d'un auxiliaire dans les cultures est écologiquement réussie lorsque cet auxiliaire survit. L'introduction est considérée comme une réussite sur le plan agronomique lorsque l'auxiliaire se développe suffisamment pour produire les effets escomptés.

L'approche agroécologique vise à gérer les populations indigènes de champignons existantes. Les souches indigènes de champignons d'un agroécosystème peuvent souvent se révéler aussi efficaces que celles sélectionnées, mais dans le cas où elles ne le seraient pas autant, il est au moins certain qu'elles sont adaptées au milieu où elles se développent spontanément. Les problèmes liés à l'introduction d'une souche étrangère ne se posent donc pas et leur gestion apparaît souvent supérieure, en tout cas moins onéreuse, que l'inoculation massive. La gestion doit se faire en augmentant, puis en stabilisant le potentiel mycorrhizogène naturel du sol au travers de pratiques culturales appropriées. Ceci implique un contrôle strict de la fertilisation phosphatée et des applications de pesticides, des rotations excluant ou minimisant

les plantes non mycotrophes, une réduction du travail du sol et l'utilisation de plantes de couverture ou cultures intercalaires.

### Utilisation des mycorhizes dans les systèmes de culture

Pour cerner les conditions d'utilisation des mycorhizes, on en revient à la trilogie sol-plante-champignon. Tout d'abord, il est nécessaire de préciser que rien ne peut se faire que par le biais des itinéraires techniques.

- **La réceptivité du sol** : c'est le critère sine qua non. Dans les sols sur fertilisés des régions où l'on pratique des élevages hors sols (volaille, lapins, porcs) ou l'élevage laitier, des niveaux de phosphore, apportés par les effluents d'élevage, dépassant 1000 ppm ont été atteints, ce qui rend l'installation des mycorhizes rédhibitoire. En effet, même en imaginant de supprimer les apports, il faudrait plus de 100 ans de culture pour revenir à une teneur en phosphore de la solution du sol compatible avec la mycorhization. Dans les régions de grande culture céréalière, les niveaux atteints ne sont pas aussi élevés, mais la règle générale est de maintenir la fertilité acquise, ce qui n'est pas favorable. Etant donné que la teneur en phosphore des roches est faible, la plupart des sols sont carencés en phosphore. Dans les pays en développement, l'utilisation des engrais chimiques est très souvent économiquement impossible. Les sols sont donc encore pauvres en phosphore et les mycorhizes peuvent y jouer pleinement leur rôle.
- **Les plantes acceptant la symbiose** : si les conditions de fertilité sont réunies, le deuxième facteur conditionnant le développement et l'expression de la symbiose mycorhizienne est la plante. La monoculture est plutôt défavorable, car souvent il s'agit de céréales peu abondantes et la monoculture n'est viable qu'avec l'utilisation massive de pesticides. Il faut tout de même se rappeler qu'une plante peu dépendante, en présence de 100 ppm de phosphore biodisponible (par exemple le blé), devient dépendante si la teneur en phosphore du sol descend sous la barre de 50 ppm. Les sols tropicaux, par exemple, n'atteignent que très rarement ces valeurs. D'autre part, la rotation des cultures est favorable car la culture des plantes à forte dépendance mycorhizienne, comme les légumineuses, compense la diminution du potentiel mycorhizienne, comme les légumineuses, compense la diminution du potentiel mycorhizogène du sol engendré par la culture d'une crucifère ou d'une chénopodiacée.
- **Le champignon** : l'itinéraire technique dans sa globalité doit protéger les champignons mycorhiziens, ce qui n'est pas évident. En effet, une seule composante de l'itinéraire, on pense immédiatement à l'application d'un fongicide par exemple, peut annihiler les efforts de reconstitution d'un stock naturel ou annuler les bénéfices d'une inoculation. Des expériences visant à démontrer l'efficacité des souches naturelles sont nécessaires.

### Impact de la fertilisation minérale sur les champignons mycorhiziens à arbuscules

L'apport de fertilisants minéraux solubles augmente instantanément l'offre du sol en éléments biodisponibles pour les cultures. Dans ces conditions, le rôle de la symbiose mycorhizienne est fortement réduit voire supprimé avec la fertilisation minérale. En effet, la fertilisation

minérale, qui est une pratique fréquente dans les plantations, a révélé des effets négatifs sur l'abondance des spores de CMA sous des peupliers et sur le taux de colonisation des racines de ces peupliers. L'augmentation de la concentration en azote et en phosphore dans la solution du sol accroît la synthèse protéique et la synthèse des composés phosphorylés par les plantes, ce qui entraîne une diminution de la teneur en sucres solubles dans les racines. Or, cette teneur détermine les possibilités de nutrition de l'association et le taux de colonisation mycorhizienne.

Des apports importants de phosphate soluble diminuent le taux d'infection mycorhizienne et aboutissent à l'élimination des effets positifs de cette association sur le rendement de la plante. Par contre, les engrais qui libèrent très lentement les nutriments, comme les engrais de ferme (fumier, compost, résidus de culture, ...) ne semblent pas avoir d'effets négatifs sur les CMA, et peuvent même les stimuler. En effet, le fumier contribue à augmenter le taux de colonisation des CMA. De plus, seuls les systèmes de cultures à faible niveau d'intrants ou ceux qui n'ont recours qu'à très peu d'engrais minéraux solubles semblent à priori stimuler la symbiose à CMA. L'effet des CMA sur la nutrition des plantes reste d'ailleurs relativement contradictoire. Une plante correctement alimentée peut rester fortement mycorhisée. La fertilisation semble sélectionner des espèces de CMA qui tolèrent des niveaux élevés de nutriments dans le sol tandis qu'elle supprime d'autres espèces plus sensibles.

### Symbiose mycorhizienne et prolifération de *Striga* spp en zone tropicale

En Afrique, les céréales occupent une place importante dans le régime alimentaire des populations locales. Elles fournissent aux populations l'essentiel de leur ration calorique (70 à 80 %) selon les pays. Les céréales les plus consommées sont le maïs, le sorgho, le mil, le riz et le blé. Le maïs et le sorgho prennent la première place avec une production respective de 70,3 et 106 tonnes en 2005 sur une surface cultivée de 54,6 millions d'hectare sur les 100 millions d'hectares de terrains dédiés à la culture céréalière. Cette production représente un peu plus de 50 % de la production totale de céréales ainsi que de la superficie totale cultivée en Afrique. Cependant, son évolution est très variable avec une augmentation annuelle très faible d'environ 1,3 % ne permettant pas d'assurer l'autosuffisance alimentaire des populations locales. Ce faible taux de productivité annuelle est dû à l'action de plusieurs facteurs affectant la culture en elle-même notamment la dégradation de la fertilité des sols, la sécheresse, les problèmes phytosanitaires, les dégâts provoqués par les adventices, les plantes parasites, etc.

Les pratiques culturales traditionnelles ont montré des résultats encourageants comme la mise en jachère des sols cultivés permettant d'améliorer la fertilité des sols. Or, l'utilisation seule de ces pratiques ancestrales ne suffit plus de nos jours à limiter l'impact de certains pathogènes comme le cas des plantes parasites (*Striga*, *Alectra*, *Buchnera*, *Rhamphicarpa*) du fait d'une demande accrue des populations locales et d'une surexploitation des ressources naturelles.

Le *Striga* est une plante à fleur parasite obligatoire des racines qui entraîne un jaunissement des feuilles de la plante hôte suivi de son dessèchement total. Connu en Afrique depuis la fin du XVII<sup>ème</sup> siècle, il constituera un véritable fléau au cours du XX<sup>ème</sup> siècle. Actuellement, elle est répandue aussi bien en Afrique qu'en Arabie Saoudite. Il existe 30 à 40 espèces et 80 % se rencontrent en Afrique dont les deux tiers dans l'ouest et le centre du continent et plus de la moitié dans l'est et le sud du continent. Neuf espèces sont natives d'Afrique et trois sont endémiques du continent australien.

Si la plupart de ces espèces ne montrent que peu d'effet pathogène significatif, celles qui parasitent les cultures peuvent être extrêmement ravageuses. En Afrique subsaharienne, les dégâts causés par ces parasites sont généralement très importants pour les producteurs locaux. En effet, de nombreuses herbacées alimentaires cultivées en Afrique comme le fonio (*Digitaria excillis* L.), le maïs (*Zea mais* L.), le mil (*Pennisetum americanum* (L.) K. Schum), le riz (*Oryza sativa* L.), le sorgho (*Sorghum bicolor* L. Moench) et la canne à sucre (*Saccharum officinarum* L.) sont parasitées par une ou plusieurs espèces de *Striga*. Les espèces les plus ravageuses sont *Striga hermonthica* (Del.) Benth et *Striga asiatica* (L.) Kuntze suivies de *Striga aspera* (Willd.) Benth et *Striga forbesii* Benth.

Au cours de ces dernières décennies, des programmes de lutte ont été mis en place afin d'éradiquer cette plante parasite (utilisation des plantes pièges, pratique de cultures associées, lutte chimique et biologique) dans les pays du Nord. Toutefois, les techniques employées sont difficilement transférables aux agriculteurs des pays du Sud compte tenu des conditions socio-économiques du monde paysan rencontrées dans ces régions. De plus, l'impact de *Striga* est aggravé par sa prédilection à se développer sur des cultures déjà confrontées au stress nutritionnel (carences en N et P) et dépourvus d'amendements fertilisants, situation fréquente dans les pays tropicaux. Les champs peu fertiles, pauvrement aménagés par les agriculteurs, avec des apports de fertilisants limités, sont fortement infestés par *Striga*. D'autres facteurs interviennent aussi dans cette propagation comme l'adaptation biologique de la plante parasite aux conditions climatiques des zones semi-arides, l'abondance, la taille et le poids infime des graines qui facilitent leur dissémination, la surexploitation des terrains aboutissant à l'épuisement des sols, les facteurs écologiques, climatiques et culturels. Tous ces paramètres contribuent à la perte significative des récoltes, essentiellement les céréales qui constituent le plus souvent la nourriture de base de ces populations.

Le cycle de développement de *Striga* est couplé à celui de sa plante hôte. La plante phytoparasite produit de grandes quantités de graines de très petite taille qui restent viables dans le sol pendant plus d'une décennie. La germination de ces graines est induite par les exsudats racinaires de nombreuses plantes comme les céréales mais aussi des plantes dites « faux hôtes » ou « plantes pièges » qui induisent la germination de *Striga* mais ne permettent pas l'accomplissement de son cycle de développement. La germination des graines de *Striga* est induite par des molécules (Strigolactones) présentes en trace dans les exsudats racinaires. L'effet phytotoxique de *Striga* vis-à-vis de la plante hôte se déroule principalement

dans le sol avant l'émergence du phytoparasite démontrant la nécessité d'agir contre ce pathogène dans les premiers stades de son développement.

Plusieurs études ont démontré que la symbiose mycorhizienne pouvait agir contre le développement de *Striga* soit indirectement en améliorant la nutrition minérale de la plante hôte (meilleure tolérance à l'infection par *Striga*), soit directement en inhibant la germination, l'attachement et l'émergence de la plante phytoparasite. De plus, il a été montré que les dialogues moléculaires entre les plantes mycorhizées et la germination des spores de champignons mycorhiziens sont assurés par des molécules traces appartenant au groupe des Strigolactones, elles-mêmes impliquées dans la germination des graines de *Striga*. Ce résultat permet d'envisager une technique de lutte intégrée contre le phanérogame phytoparasite en utilisant des plantes hypermycotrophes qui vont stimuler la germination des graines de *Striga* mais inhiber son développement (« faux hôtes » ou plantes pièges). Cette propriété est valorisée classiquement en Afrique par l'introduction dans des itinéraires culturaux de plantes pièges telles que le coton, l'arachide, etc., qui sont associées à un cortège mycorhizien abondant et diversifié (plantes hypermycotrophes). De plus, comme il a été souligné précédemment, la symbiose mycorhizienne peut interagir positivement avec le développement d'autres groupes microbiens tels que celui des bactéries libres fixatrices d'azote (*Azospirillum* spp.) connues également pour être antagonistes de *Striga*. La technique de Semis sous couvert végétal permanent (SCV) pourrait constituer un support idéal pour valoriser ce type d'interaction. En réponse aux pratiques culturales traditionnelles (labour, polyculture, abattis brûlis ; etc.), connues pour ses effets néfastes sur l'environnement, sous les contraintes de pression démographique enregistrées dans ces régions, le SCV offre des perspectives très intéressantes pour restaurer la fertilité chimique des sols dégradés, limiter l'érosion, contrôler l'enherbement, augmenter l'infiltration de l'eau, réduire l'évaporation et restaurer les fonctions naturelles de régulation des cycles biogéochimiques. La couverture végétale ainsi réalisée est généralement composée de plantes ayant des systèmes racinaires puissants et profonds et pouvant recycler les nutriments des horizons profonds vers la surface où ils peuvent être assimilés par les cultures principales comme par exemple *Mucuna* sp. Toutefois, les avantages de cette technique peuvent être élargis en diversifiant les ressources végétales utilisées dans la confection de cette couverture végétale permanente (en particulier en utilisant des plantes endémiques hautement mycotrophes et économiquement valorisables) et en évaluant leur impact sur certains indicateurs biologiques pertinents comme l'abondance et la diversité des symbiotes mychoriziens dans le sol, cela afin de renforcer le rôle de la symbiose mychorizienne en tant qu'agent biologique améliorant la croissance des plantes et inhibant le développement de pathogènes comme le *Striga*. Or, malgré les nombreuses études attestant de l'importance des champignons mychoriziens dans le fonctionnement des sols, il n'existe pas à notre connaissance de travaux évaluant l'impact des composantes végétales utilisées en SCV sur le potentiel mychorizien des sols et des fonctions qui lui sont associées (ex. : protection phytosanitaire, amélioration de la fertilité des sols, etc.). Alors que des observations attestent de l'effet bénéfique de cette technique sur la dissémination de *Striga asiatica* à Madagascar, la valorisation de l'effet antagoniste des symbiotes mychoriziens via la gestion du potentiel mychorizien des sols avec des espèces végétales



hypermycotrophes et endémiques des régions concernées est actuellement largement sous-estimée.

### Champignons mycorhiziens et bactéries fixatrices d'azote

Au niveau de la symbiose fixatrice d'azote, la plante parvient, grâce aux bactéries, à convertir l'azote diatomique en une forme assimilable et en retour les bactéries reçoivent de la plante les photosynthétats nécessaires à leur développement. Dans les zones tropicale et méditerranéenne, les carences en phosphore dans les sols constituent le principal facteur limitant l'établissement de la symbiose fixatrice d'azote.

La symbiose mycorhizienne, connue pour sa capacité à améliorer la nutrition phosphatée de la plante, assure ainsi un apport de phosphore nécessaire au fonctionnement de la symbiose fixatrice d'azote. L'augmentation de l'absorption du phosphore par le champignon mycorhizien améliore également le fonctionnement de la nitrogénase, enzyme active dans la nodulation, permettant ainsi une fixation d'azote plus importante. En contrepartie, cette absorption accrue d'azote permet un meilleur développement du champignon via une meilleure croissance racinaire.

La double inoculation *Glomus mosseae*-Rhizobium chez *Acacia holosericea* et chez *A. raddiana* a amélioré la croissance, la nodulation et les teneurs en phosphore et en azote des parties aériennes des plantes. Des effets similaires ont été obtenus chez *A. mangium* et *A. auriculiformis* inoculés avec une souche de Rhizobium et quatre souches de champignons mycorhiziens à arbuscules (*Glomus fasciculatus*, *Gigaspora margarita*, *Scutellospora persica* et *Sclerocystis clavispora*).

Les études ont montré que la double inoculation *Pisolithus* sp. et *Bradyrhizobium* sp. a amélioré la croissance de quatre provenances de *A. mangium* en conditions contrôlées. En revanche, aucune différence significative n'avait été enregistrée après transplantation au champ entre les plants doublement inoculés et ceux inoculés avec l'un ou l'autre des symbiotes (champignon ectomycorhizien ou rhizobium).

### Symbiose mycorhizienne et protection des plantes contre les maladies

Depuis l'apparition au grand jour de la notion de champignon associé aux racines, les nombreux travaux consacrés aux mycorhizes ont révélé leur importance dans le domaine végétal. La capacité des mycorhizes à s'opposer aux agents pathogènes a suscité bien peu d'intérêt, au regard de son énorme potentiel, et de l'impact de certaines maladies sur le rendement des cultures. Les mycorhizes ont été totalement délaissés dans les stratégies actuelles de lutte contre les maladies. La grande majorité des publications traitant de la protection des plantes contre les maladies par les mycorhizes attestent d'un effet bénéfique.

- **Mécanisme de défense des plantes** : la colonisation mycorhizienne prédispose les plantes à réagir rapidement aux attaques de parasites. Cette protection indirecte se traduit au niveau cellulaire par des réactions anatomiques, métabolique et physiologique, ainsi que par l'induction ou la suppression de divers mécanismes de défense liés aux phytoalexines, phénols, peroxydases, chitinases,  $\beta$ -glucanases, lignification, déposition de callose et

diverses autres protéines liées à la pathogenèse. Les plantes colonisées produisent davantage d'éthylène, méthylent plus efficacement l'ADN et synthétisent davantage d'arginine dans leur racines, signes d'une hausse d'activités métaboliques. On note chez certains couples « plante-mycorhize » une augmentation du taux de lignification des parois cellulaires de l'endoderme et des tissus vasculaires, et un dépôt de callose, ce qui peut expliquer la restriction des propagules mycorhiziennes au seul cortex racinaire. Cette lignification accrue constitue une barrière de protection pour la racine contre la pénétration de parasites et s'accompagne d'une accumulation de composés phénoliques vraisemblablement suivie d'une activité chitinolytique qui altère les parois notamment de certains parasites fongiques. En ce qui a trait aux phytoalexines et aux gènes codant le processus de défense, leur induction varie selon les complexes plante-mycorhize-parasite ; leur activité augmente généralement en début de la colonisation pour disparaître une fois la symbiose établie. Le même scénario a été observé pour les enzymes phénylamine ammonia-lyase (PAL) et chalcone synthase respectivement associées aux voies phénylpropanoïdes et à la synthèse de flavonoïdes et isoflavonoïdes. Les phytoalexines peuvent être induites à la fois localement chez des cellules colonisées par les arbuscules mais aussi dans les tissus racinaires non colonisés.

L'activité des peroxydases et l'accumulation de phénols mises en place lors d'une infection parasitaires se retrouvent généralement inhibées au fur et à mesure de l'établissement de la colonisation mycorhizienne, mais ne sont jamais détectées au niveau des cellules corticales habitées d'arbuscules, alors qu'elles peuvent être localement stimulées chez l'épiderme de la plante.

Les enzymes hydrolytiques chitinase et  $\beta$ -glucanases jouent un rôle de protection, étant impliquées dans la dégradation des parois cellulaires. A ce titre, elles sont reconnues pour leur activité fongique. Une hausse de l'activité des chitinases et  $\beta$ -glucanases a été observée chez les racines de légumineuses avant même tout contact racinaire avec *Glomus intraradices* Schench & Smith et au début de la colonisation, pour diminuer et pratiquement faire disparaître la mycorhize établie et qui est fonctionnelle. Cette activité est d'ailleurs principalement liée aux jeunes arbuscules dont la longévité n'atteint que 3-4 jours la dégradation continue des arbuscules intraracinaires entraîne une augmentation d'activité chitinolytique dans les couches profondes des cellules corticales ce qui peut directement affecter l'intégrité cellulaire des parasites. La présence d'isoformes de chitinase nouvellement synthétisées et différentes de celles synthétisées et différentes de celles synthétisées par les parasites ont été détectées dans des racines de tabac et de tomates mycorhizées et parasitées, un mécanisme de défense spécifique aux parasites induit par les parois cellulaires de l'hôte. En résumé, une colonisation mycorhizienne bien établie entraîne des changements considérables des mécanismes de défense de la plante pour contrer l'action des certains parasites.

- **Interactions mycorhize et maladie** : lors d'infections parasitaires diverses, on note que dans 50% des cas les champignons mycorhiziens à arbuscules réduisent la croissance de parasites, alors que dans 32% des cas elles suppriment leur action néfaste et seulement

16% des cas le développement des mycorhizes est négativement affecté par le parasite. L'interprétation de ces statistiques doit toutefois se faire prudemment. L'échantillonnage disponible à ce jour ne couvre que quelques dizaines de plantes cultivées en milieu agricole associées à une douzaine de souches mycorhiziennes testées sur un nombre encore limité de parasites affectant principalement les racines. Il est reconnu que le pouvoir protecteur des mycorhizes dépend de la nature du parasite (bactérie, champignon, virus) et diminue d'efficacité proportionnellement à l'augmentation de la virulence du parasite et à la contraction des propagules de ce dernier, tout en demeurant tributaire des conditions environnementales et de la nature des intervenants en présence. De plus, une réduction de l'incidence d'une maladie peut dépendre d'une résistance accrue de la plante et de la baisse d'activité mycorhizienne peut impliquer une compétition directe des antagonistes pour les éléments nutritifs et des sites d'infection.

Les champignons mycorhiziens à arbuscules, tout comme la plupart des parasites végétaux, et particulièrement les agents pathogènes fongiques, obtiennent leurs ressources nutritives carbonées directement de l'hôte végétal. La cohabitation avec la plante entraîne une compétition directe entre symbiote et parasite pour ces ressources énergétiques. Dans plusieurs cas, la croissance des deux organismes s'en trouve atténuée par une baisse du taux de sporulation du parasite ou par une réduction du taux de colonisation mycorhizienne des racines sans toutefois que les symptômes ou la sévérité de la maladie ne soient infectés. Dans cet ordre d'idée, Larsen et Bodker (2001) ont utilisé comme mesure de référence les taux respectifs d'acides gras neutres dans le parasite et le champignon mycorhizien au cours du développement de la pourriture racinaire de plants pois causée par *Aphanomyces euteiches* Dreschler. Leurs résultats indiquent une perte énergétique réciproque chez les deux microorganismes ce qui suggère une compétition directe pour les sources carbonées.

Un modèle de prédiction de protection des plantes par les champignons mycorhiziens à arbuscules proposé par Smith et Gianinazzi-Pearson (1988) présente l'hypothèse qu'un parasite strictement obligatoire serait davantage affecté par les mycorhizes que des parasites d'un certain degré de saprophytisme (ex. *rouille* vs *fusarium*). Le tout est basé sur plusieurs exemples montrant que les champignons mycorhiziens à arbuscules agissent sur la physiologie de la plante et rivalisent avec le parasite pour les ressources carbonées d'origine végétale et pour la disponibilité des sites d'infection. En fait, les quelques études effectuées sur l'interaction rouille-mycorhize montrent effectivement une augmentation de la biomasse végétale et une augmentation de l'incidence de la maladie.

Dans une racine fortement colonisée par des souches mycorhiziennes à potentiel mycorhizien élevé, les hyphes colonisant les racines saturant davantage les sites d'infection disponibles, limitant ainsi la pénétration de la racine par les hyphes d'un parasite. Ceci ralentit ou retarde le développement du parasite et diminue d'autant d'incidence de la maladie. Une action systémique peut être aussi observée alors que l'incidence de la maladie est augmentée dans les zones racinaires non mycorhizées, la plante conservant intactes les zones colonisées. Dans le cas de virus, l'incidence de la

maladie a plutôt tendance à augmenter chez les plantes mycorhizées. Par le biais de techniques d'immunofluorescence, il a été démontré que les virus se concentrent de préférence dans les cellules colonisées par les arbuscules, sites d'activité métabolique élevée. Le virus y bénéficie des échanges intensifs de minéraux, de protéines et d'acides nucléiques entre la plante et ses symbiotes mycorhiziens.

Les observations de St-Arnaud *et al.* (1995) et de Filion *et al.* (1999), obtenues *in situ* dans un système de culture monoxénique à deux compartiments, révèlent que le mycélium mycorhizien de *Glomus intraradices* stimule la germination prématurée des conidies de *Fusarium oxysporum* f sp . *chrysanthémi* Littrell Armstr. et Armstr. En absence de racine, sans détection d'antibiose. Extrapolées en milieu naturel, ces observations supposent un contrôle à distance d'infections parasitaires par le biais des hyphes extraracinaires.

### Conditions de l'expression du phénomène de protection contre les agents pathogènes

Les conditions de l'expression du phénomène de protection contre les agents pathogènes sont l'influence de la nature de l'hôte, la; spécificité de l'aptitude prophylactique et la dépendance de l'aptitude prophylactique vis-à-vis de l'environnement tellurique ;

**Influence de la nature de l'hôte** : les travaux de Ross (1972) fournissent un remarquable exemple de l'influence de la nature de l'hôte sur l'expression du phénomène de protection. Selon le cultivar de soja utilisé, l'association avec la même espèce mycorhizogène conduit à des résultats opposés. Nous avons obtenus des résultats analogues avec des plants feuillus ectomycorhizés avec *Hebeloma crustuliniforme*. Associé au hêtre *H. crustuliniforme* entraîne une diminution du potentiel infecté d'un sol infesté par *Pythium spp.*, tandis qu'avec le chêne le potentiel infectieux n'est pas modifié. Une différence sensible existe entre les souches de la même espèce.

**Spécificité de l'aptitude prophylactique** : quelques études malheureusement conduite in vitro mettent en évidence une certaine spécificité de l'effet protecteur. Différentes espèces mycorhiziennes ont été confrontées à différentes sources de champignons pathogènes. Certaines espèces manifestent une habitude antagoniste repérée par une inhibition de croissance plus ou moins prononcée vis-à-vis de plusieurs espèces d'agents pathogènes. *Suillus luteus*, *Leucopaxillus ceralis* ont cette capacité, ainsi que *Tricholoma saponaceum* qui, toutefois, ne serait pas mycorhizogène. La situation la plus fréquente est un effet spécifique. L'extrapolation in vivo de ces résultats obtenus in vitro est très hasardeuse et mérite une confirmation par l'étude des mêmes espèces en condition naturelle.

Dépendance de l'aptitude prophylactique vis-à-vis de l'environnement tellurique : cette dépendance est très marquée et deux études différentes de Davis *et al.* (1979) et Davis et Menage (1980), le démontrent parfaitement. La première étude concerne le coton (*Gossypium hirsutum* L.) confronté à un parasite vasculaire *Verticillium dahliae*. L'incidence du parasite est équivalente que la plante soit ou non mycorhizée avec *Glomus fasciculatus*, lorsque le taux de phosphore atteint des valeurs élevées (300 µg/g). L'endomycorhization conduit à une aggravation de la maladie, lorsque le taux de phosphore est bas (20 µg/g).

### Mécanismes contribuant à la protection contre les agents pathogènes

Zak (1969) puis Marx (1972) ont proposé une liste des différents mécanismes mis en jeu par les mycorhizes pour la protection du système racinaire des plantes. Pour atteindre la racine, tout agent pathogène doit déjouer, successivement ou simultanément les différents systèmes de défense intervenant « à distance », donc participant à la création de « l'ambiance mycorhizosphérique » sous l'influence de la mycorhize.

Trois processus différents peuvent être distingués : l'agent pathogène doit évoluer dans un contexte physico-chimique transformé par l'activité de la mycorhize (prélèvements nutritifs ; alimentation hydrique ; modification des exsudats racinaires ; sous-produit du métabolisme des partenaires ou de l'activité du champignon mycorhizogène ; Rambelli, 1973). D'ailleurs l'une des conséquences les plus évidentes de la symbiose est d'étendre et de modifier considérablement cet espace transformé sur le plan physico-chimique. L'agent pathogène doit entrer en compétition avec une microflore et une microfaune « contrôlées » par la mycorhize, adaptées à l'ambiance mycorhizosphérique, en interaction constante avec le milieu. L'intense activité microbienne qui règne à proximité de la racine fait de la mycorhizosphère le milieu des compétitions les plus intenses. Stack et Sinclair (1975) sont les seuls à rapporter une influence d'un champignon mycorhizogène, *Laccaria laccata* avant son association avec la racine, sur un champignon pathogène, *Fusarium oxysporum*, par l'intermédiaire de la microflore.

De nombreux travaux attestent de l'importance des modifications dans la composition et l'activité de la microflore liées à l'association mycorhizienne. L'étude de Katznelson et al. (1962) situe l'étendue des remaniements opérés par la symbiose dans la rhizosphère du bouleau jaune (*Bétula alleghaniensis*). Les auteurs constatent une augmentation sensible du nombre de bactéries et d'actinomycètes et par contre une légère réduction du nombre de champignons sur la surface des racines mycorhizées. Parmi les bactéries, celles nécessitant des facteurs nutritifs complexes, sont en plus grand nombre sur la racine mycorhizée. La composition des populations fongiques varie considérablement. Des espèces de *Pythium* spp., *Fusarium* spp. et *Cylindrocarpon* spp. prédominent sur les racines non mycorhizées ; les deux premières manquent totalement sur la racine mycorhizée où abondent des *Penicillium* spp. *Paecilomyces*, *Phialocephala*.

### Symbiose mycorhizienne et valorisation des ressources naturelles en phosphate naturel des sols tropicaux

Les carences en phosphore biodisponible représentent la contrainte majeure des sols tropicaux limitant ainsi la productivité des agroécosystèmes. Les fertilisants phosphatés sont généralement peu accessibles aux populations locales du fait de leur coût prohibitif et des stratégies culturelles doivent être identifiées pour satisfaire les besoins en phosphore inorganique des cultures. En milieu tropical, la plupart des phosphates naturels (PN) minéraux sont d'origine sédimentaire et sont rarement utilisés en application directe comme fertilisant phosphaté. Les effets bénéfiques de l'introduction du PN dans un itinéraire cultural sont généralement observés dans des sols acides comme pour le maïs mais il a également été

montré que la mise en place d'une rotation culturale adaptée de type légumineuse/céréales peut améliorer significativement l'impact de du PN sur la croissance de la plante. Certaines espèces de légumineuses sont connues pour leur capacité à altérer chimiquement des formes de phosphate inorganique complexes et ainsi mobiliser des formes de P soluble, biodisponible pour la plante. Il est généralement proposé que cette altération du PN résulte principalement de l'acidification du compartiment rhizosphérique et par l'exsudation d'acides organiques. L'adoption de ce type de rotation culturale a pour principaux objectifs d'améliorer le processus de solubilisation du PN via les propriétés de la légumineuse. La culture céréalière mise en place à la suite de la légumineuse bénéficiera de cette biodisponibilité accrue de P mais également du phosphore issu de la décomposition de la biomasse aérienne et racinaire de la légumineuse.

L'utilisation du pois mascate (*Mucuna pruriens*) a été largement adoptée par les populations paysannes en Afrique de l'Ouest, principalement pour sa capacité à éliminer les adventices. De plus, et comme toutes les légumineuses nodulantes, cette espèce est capable de fixer l'azote atmosphérique et ainsi améliorer la fertilité du sol. L'apport de PN dans la rotation culturale *Mucuna*/maïs améliorerait significativement l'efficacité du PN sur le rendement cultural comparé aux effets observés lorsque ce PN était utilisé dans le cadre d'une monoculture de maïs. Des effets similaires à ceux enregistrés avec le *Mucuna* ont été mesurés avec des espèces comme *Cajanus cajan* (L.) Millsp. ou *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) Gray.

Comme il a été souligné précédemment, certaines plantes développent des stratégies leur permettant d'avoir accès à des formes de phosphate organique ou inorganique peu mobiles dans le sol. Ainsi, en conditions de carence en P, le lupin développe des racines protéoïdes. Ces racines excrètent de grandes quantités de citrate qui a la capacité d'altérer des formes de phosphate de calcium. Le pois d'angole peut également mobiliser du P à partir de complexes de phosphates de fer et d'aluminium. L'arachide présente une faible réponse à la fertilisation phosphatée suggérant ainsi que cette plante a la capacité de satisfaire ses besoins en P à partir de sources phosphatées complexes. Les racines de l'arachide excrètent également une quantité significative d'acides organiques dans la rhizosphère.

Les racines des plantes cultivées sont généralement mycorhizées par des CMA et lors de l'établissement de la symbiose, la prolifération des hyphes mycéliens dans le sol augmente le volume de prospection de la plante vis-à-vis des ressources minérales. Ces hyphes peuvent altérer ces formes complexes de phosphore et transférer le P biodisponible jusqu'à la plante. Il existe des synergies entre l'impact des exsudats racinaires et l'activité fongique au niveau des hyphes extramatriciels aboutissant à une meilleure mobilisation vers la plante de P biodisponible. Ainsi, les techniques culturales susceptibles d'améliorer le potentiel mycorhizien des sols (ex. : rotations culturales) pourraient également améliorer l'efficacité des PN comme fertilisant en P et ainsi le rendement des cultures céréalières.

#### Stratégies culturales et amélioration du potentiel mychorizien des sols

Le potentiel mychorizien des sols représente l'ensemble des formes de propagules mychoriziennes (spores, hyphes, morceaux de racines mycorhizées, etc.). Afin d'optimiser

l'effet mychorizien sur le rendement des cultures, il convient donc de favoriser durablement l'établissement et le fonctionnement de la symbiose en agissant sur le potentiel mychorizien tant au niveau de l'abondance des propagules que de leur diversité. Il a été démontré que dans les écosystèmes tropicaux dégradés, l'adoption de pratiques conventionnelles telles que le labour, le recours à des engrais minéraux ou des pesticides pouvait engendrer de profonds dysfonctionnements dans l'agroécosystème susceptibles de remettre en cause sa capacité à satisfaire les services éco systémiques attendus (services d'approvisionnement, de régulation, culturels et sociaux). Les bases conceptuelles de la mise en œuvre d'une agriculture durable à faibles apports d'intrants reposent sur les connaissances acquises dans les mécanismes biologiques régissant le biofonctionnement des sols et plus particulièrement ceux impliqués dans le maintien de leur fertilité. En conséquence, l'objectif est de promouvoir les interactions entre les composantes biologiques du sol via différents types d'intervention (rotation culturale, agroforesterie, etc.) afin d'optimiser les ressources de l'agroécosystème et promouvoir le rendement de la culture. Les champignons mychoriziens à arbuscules sont considérés comme étant peu spécifiques vis-à-vis de la plante hôte, même si de récentes études tendent à démontrer une certaine spécificité jusqu'alors sous-estimée. Cette relative absence de spécificité permet aux symbiotes fongiques de pouvoir infecter différentes espèces végétales mais également de former des ponts mycéliens entre les plantes. Ces réseaux mycéliens permettent également des transferts d'éléments nutritifs entre les plantes par exemple les légumineuses ou les céréales, comme il a été démontré pour l'azote. Dans les agroécosystèmes gérés selon des techniques d'agroécologie, par exemple en y intégrant des espèces pérennes et en limitant les opérations de labour), le réseau mycélien est généralement intact. Par contre, dans les cas de monocultures répétées d'espèces annuelles, ces réseaux sont profondément altérés entraînant une faible mycorhization des jeunes plants (plus particulièrement en début de culture) et une faible croissance de la plante. Il a été montré que cette diminution du développement de l'espèce cultivée pouvait être attribuée à une nutrition en P limitée dans le cas du maïs ou à une faible nodulation comme pour le soja.

Dans cette partie, nous présenterons deux exemples de pratiques culturales susceptibles d'entretenir un niveau de potentiel mychorizien adéquat pour maintenir la fertilité des sols : la rotation culturale et la pratique d'agroforesterie.

- **Cas de la rotation culturale** : l'effet positif des rotations culturales sur la richesse et l'abondance des propagules mycorhiziennes dans le sol a été relaté par de nombreuses études. Par exemple, il a été montré qu'une année de culture avec une plante peu dépendante de la symbiose mycorhizienne entraînait une baisse de 13% de l'infection mycorhizienne des plants de la culture subséquente. Le recours à des espèces végétales hautement mycotrophes permet à l'agroécosystème de recouvrer sa fertilité en favorisant en particulier la multiplication des propagules mycorhiziennes (abondance) et le maintien de leur diversité. Une baisse de rendement a ainsi été observée suite à des monocultures de maïs et de soja et ce déclin a été attribué à un effet sélectif de la plante cultivée au niveau des communautés de champignons mychoriziens à arbuscules en favorisant des

souches fongiques moins performantes quant à leur effet sur le développement de la plante.

Au Bénin, il a été aussi démontré que l'activité fixatrice d'azote de *Mucuna pruriens*, une espèce très utilisée pour améliorer les jachères et pour lutter contre une adventice, *Imperata cylindrica*, était relativement faible du fait d'un déficit en rhizobia efficaces mais également de carences en P biodisponible. Pour remédier à ce dysfonctionnement de la symbiose fixatrice, il a été proposé d'adopter une technique culturale susceptible d'améliorer le potentiel mycorhizien sachant que des interactions synergiques sont généralement observées entre l'établissement de la symbiose mycorhizienne et de la symbiose rhizobienne (Cardoso, Kuyper, 2006). De nombreuses études attestent de l'effet dépressif de la monoculture sur l'abondance et la diversité des propagules mycorhiziennes dans le sol ainsi que sur les réseaux d'hyphes mycéliens (Plenchette et al., 2005 ; Gosling et al., 2006). En dépit du potentiel avéré que la symbiose mycorhizienne peut développer pour améliorer durablement la productivité des agroécosystèmes, il subsiste de nombreuses lacunes quant aux connaissances relatives aux fonctions réelles des champignons mycorhiziens à arbuscules dans le fonctionnement du sol cultivé ainsi qu'à l'impact des pratiques culturales sur le potentiel mycorhizien (Kahiluoto, 2000 ; Kahiluoto *et al.*, 2009).

- **Cas de l'agroforesterie** : la pratique de l'agroforesterie offre de nombreux avantages dans une perspective de gestion durable des ressources naturelles. L'arbre au sein du système peut être source de fourrage, d'aliments (ex. : arbres fruitiers), augmenter les teneurs en matière organique, limiter les processus d'érosion, favoriser le recyclage d'éléments nutritifs grâce à son enracinement profond, etc. Paradoxalement peu d'études ont été entreprises pour évaluer l'impact de l'arbre sur le potentiel mycorhizien du sol et ses répercussions sur les rendements culturaux (Cardoso *et al.*, 2003). Il est pourtant connu que la majeure partie des arbres utilisés en agroforesterie est hautement mycotrophes par exemple les arbres fixateurs d'azote. En utilisant des plantes pionnières, généralement associées à d'importantes communautés mycorhiziennes, il est possible d'améliorer le statut mycorhizien de l'essence agroforestière au cours de la phase pépinière et ainsi introduire au sein du système un inoculum mycorhizien abondant et diversifié qui optimisera dans un premier temps les performances de la plantation de l'arbre. De par ses fonctions au sein du système, l'arbre agira en tant que réservoir à propagules de champignons mycorhiziens à arbuscules susceptibles de s'associer aux espèces cultivées et ainsi améliorer le rendement de la culture.

#### Gestion durable du potentiel infectueux mycorhizogène des sols

Le Potentiel Infectueux Mycorhizogène (PIM) d'un sol représente la diversité et l'abondance des propagules fongiques infectieuses présentes dans ce sol sous forme de spores, de mycélium et de fragments de racines portant des structures mycorhiziennes. Cependant, les activités anthropiques courantes ne permettent souvent pas de maintenir ce PIM à un niveau satisfaisant dans les sols : la déforestation favorisant la dégradation (physique, chimique et biologique) des sols, l'application des intrants agricoles (engrais, pesticides, herbicides, etc.),



les travaux cultureux (labour, défrichage, feux de brousse, etc.), les itinéraires techniques (monoculture en continu, etc.) réduisent de façon drastique le développement des champignons mycorhiziens dans les sols compromettant ainsi la survie et la croissance des plantes qui en dépendent.

Une gestion appropriée de la biodiversité microbienne tellurique, des champignons mycorhiziens notamment, pourra concourir aussi bien à l'amélioration de la performance des plantes vis-à-vis des stress environnementaux qu'au maintien de la fertilité des sols et la capacité de résilience des écosystèmes terrestres vis-à-vis de stress environnementaux par exemple les changements climatiques.

La restauration d'un PIM susceptible de donner au sol sa capacité à assurer les services attendus (productivité, augmentation de la capacité de résilience d'un écosystème, etc.) peut être atteinte en adoptant deux principales stratégies à savoir : (i) la gestion du potentiel mycorhizien endogène au travers d'espèces végétales hypermycotrophes (plantes nurses, plantes de couverture) capables de promouvoir la multiplication in situ des propagules mycorhiziennes et dans le cas des sols fortement perturbés et dégradés, (ii) l'inoculation préalable en masse des plants par des symbiotes fongiques sélectionnés avant leur transplantation au champ ou mycorhization contrôlée.

#### Effet des pratiques agricoles et des propriétés du sol sur la densité des champignons mycorhiziens dans le sol

Les pratiques agricoles telles que le labour, la fertilisation, le chaulage, la rotation culturale, l'application de pesticides de synthèse et la désinfection des sols affectent le potentiel mycorhizogène des mycorhizes à vésicules et arbuscules et le niveau de l'infection racinaire. Certains auteurs ont montré que les pratiques qui perturbent le sol, entraînent la diminution de la diversité et de la richesse des espèces mycorhiziennes à vésicules et arbuscules (Gemma et Koske, 2002 ; Laminou Manzo, 2009). Un niveau élevé d'infectivité du sol par les mycorhizes à vésicules et arbuscules a été observé dans les systèmes de culture où le labour minimum ou le non labour (zero tillage system) est pratiqué.

Des études ont montré que la production des spores des mycorhizes à vésicules et arbuscules peut être améliorée sur les sols sablonneux où les racines des plantes se prolifèrent mieux à cause de leur bonne aération tandis que la teneur en argile et limon est négativement corrélée. Ces études ont montré que la teneur en carbone organique et en azote organique dans les sols peut induire l'infection mycorhizienne au niveau de la racine des plantes.

Par ailleurs, le phosphore total et le phosphore disponible ont une influence négative sur l'établissement des champignons à arbuscules et vésicules. Les propriétés biochimiques des sols telles que l'acidité et les activités des phosphatases alcalines sont positivement corrélées à l'infection de la racine, l'abondance des espèces et la diversité des champignons à arbuscules et vésicules. La variabilité de la fréquence mycorhizienne d'un site à l'autre peut s'expliquer par les différences dans les propriétés physico-chimiques des substrats.

## Références bibliographiques

- Adjanohoun A., Noumavo P. A., Sikirou R., Allagbé M., Gotoechan-Hodonou H., Dossa K. K., Yèhouénou B., Glèlè Kakaï R., Baba-Moussa L. 2012. Effets des rhizobactéries PGPR sur le rendement et les teneurs en macroéléments du maïs sur sol ferrallitique non dégradé au Sud-Bénin. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 6: 279-288.
- Adjanohoun, A., Baba-Moussa, L., Glele-Kakaï, R., Allagbe M., Yehouenou, B., Gotoechan-hodonou, H., Sikirou, R., Sessou, P., and Sohounhloue, D. 2011. Caractérisation des rhizobactéries potentiellement promotrices de la croissance végétative du maïs dans différents agrosystèmes du Sud-Bénin. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 5, 433-444.
- Antoun, H. 2013. Plant- Growth Promoting Rhizobacteria article revised of the previous edition article by H. Antoun, J Kloepper, 2001, Université Laval, Québec, Canada, 3, 1477–1480,
- Azontondé H. A., Igue A. M., Dagbénonbakin G. 2009. Carte de fertilité des sols par zone agro-écologique du Bénin. Rapport final. Afrique-Etudes, Ministère de l'Agriculture de l'Elevage et de la Pêche (MAEP), 34 p.
- Badu-Apraku B., Yallou C. G. 2009. Registration of Striga-Resistant and Drought –Tolerant Tropical Early Maize Populations TZE-W Pop DT STR C4 and TZE-Y Pop DT STR C4. *Journal of Plant. Research.* 3: 86-90.
- Baki A., Anderson A., J. D. 1973. Vigor determination in soybean seed by multiple criteria. *Crop Science.* 13, 630–633.
- Balogoun I. 2016. Caractérisation des facteurs édaphiques et climatiques pour l'amélioration de la productivité de l'anacardier au Bénin. Thèse de Doctorat en Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin, 157 pages.
- Basavaraju, O., A.R.M. Rao et T.H. Shankarappa. 2002. Effect of *Azotobacter* inoculation and nitrogen levels on growth and yield of radish (*Raphanus sativus* L.). In: Proceedings of Microbial Technology for Sustainable Development and Productivity, (Ed., Rajak D.C.), Jabalpur, Biotechnology of Microbes and Sustainable Utilization, pp. 155-160.
- Bashan, Y. 1998. Azospirillum plant growth-promoting strains are nonpathogenic on tomato, pepper, cotton, and wheat, *Can. J. Microbiol.* 44, 168-174.
- Bashan, Y. and Holguin, G. 1998. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 1225-1228.
- Beattie, G.A. 2007. Plant-Associated bacteria: survey, molecular phylogeny, genomics and recent advances. In: Gnanamanickam S. S (ed), *Plant-Associated Bacteria*. Springer, pp. 1.

- Benhamou N., Kloepper J. W., Quandt-Hallman A. and Tuzons S. 1996. Induction of defense-related ultrastructural modification in pea root tissues inoculated with endophytic bacteria. *Plant Physiol.* 112: 919- 929.
- Benhamou, N., et Picard, K. 2000. La résistance induite: une nouvelle stratégie de défense des plantes contre les agents pathogènes. *Phytoprotection*, 80: 137-168.
- Bleecker, A.B., Kende, H. 2000. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 16, 1-18.
- Bergey 1989. Manual of systematic bacteriology, Vol 4, Stanley T. Williams, Williams & Wilkins, 1989
- Bojanowski, A. 2011. Molécules antifongiques et activité antagoniste de deux souches de *Pseudomonas* envers *Helminthosporium solani*, agent responsable de la tache argentée de la pomme de terre ; maîtrise en biologie végétale, Université Laval Québec, 70p.
- Brundrett M., Bougher N., Dell B., Grove T. and Malajczuk N., 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Monograph32, Canberra, Australia, 374 p.
- Cardoso I.M., Boddington C., Janssen B.H., Oenama O., Kuyper T.W., 2003. Distribution of mycorrhizal fungal spores in soil under agroforestry and monocultural coffee systems in Brazil. *Agroforestry Systems*, 58: 33-43.
- Cardoso I. M. and Kuyper T. W., 2005. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116: 1628-1632.
- Davis R.M., Menage J.A., Erwin D.C., 1979. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Verticillium* wilt of cotton. *Phytopath.*, 69, 453-456.
- Davis R.M., Menage J.A., 1980. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Phytophthora* root rot of citrus. *Phytopath.*, 70, 447-452.
- Diels J., Aïhou K., Iwuafé E., Merckx R., VanlauweB. 2003. Evaluer les options pour le maintien du taux de carbone organique dans le sol en agriculture intensive en savane d'Afrique de l'Ouest à l'aide du modèle Rothamsted Carbone. In Outils d'aide à la décision pour l'agriculture en Afrique Subsaharienne, STRUIF BONTKES T. E. et WOPEREIS, M.C.S. (Ed) pp. 151-161, IFDC et CTA, 2003.
- Duponnois R., Hafidi M., Ndoye I., Ramanankierana H., Bâ A.M. 2013. Des champignons symbiotiques contre la désertification : Ecosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires. Institut de Recherche pour le Développement (IRD) Editions, Marseille, France. 510 p.
- Duponnois R., Hafidi M., Wahbi S., Sanon A., Gauana A., Baudoin E., Sanguin H., Bâ A.M., Prin Y., Bally R. 2012. La symbiose mycorhizienne et la fertilité des sols dans les zones arides: un outil biologique sous-exploité dans la gestion des terres de la zone sahélo-saharienne. In : Dia A., Duponnois R. (Eds). La Grande Muraille Verte : Capitalisation

- des recherches et valorisation de savoirs locaux. Institut de Recherche pour le Développement (IRD) Editions, Montpellier, France. 351-369.
- Filion M., St-Arnaud M. et Fortin J.A., 1999. Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *New Phytol.* 141 : 525-533.
- Fortin J.A., Plenchette C., Piché Y. 2008. Les mycorhizes : La nouvelle révolution verte. Editions multimondes, Québec, Canada. 131 p.
- Gosling P., Hodge A., Goodlass G., Bending G.D., 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 113: 17-35.
- Govindappa, M., Ravishankar, R. V., Lokesh, S. 2011. Screening of *Pseudomonas fluorescens* isolates for biological control of *Macrophomina phaseolina* root-rot of safflower, *African Journal of Agricultural Research*, 6: 6256-6266
- Hernández, A. 1975. Clasificación genética de los suelos de Cuba. Alberto Hernández et al. La Habana Editorial Academia, 1975.
- Johansson J.F., Paul L.R., Finlay R.D., 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48: 1-13.
- Kahiluoto H., 2000. A Systems Approach to the Management of Arbuscular Mycorrhiza - Bioassay and Study of the Impact of Phosphorus Supply. Univ. of Helsinki, Dep. of Appl. Biol., Publ. 1, Helsinki.
- Kahiluoto H., Ketoja E., Vestberg M., 2009. Contribution of arbuscular mycorrhiza to soil quality in contrasting cropping systems. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 134: 36-45.
- Katznelson A., Rouatt B.N., Peterson F.A., 1962. The rhizosphere effect of mycorrhizal roots of yellow birch seedlings. *Can. J. Bot.*, 40 :77-382.
- Larsen M.R., Bodker L., 2001. Interactions between pea root-inhabiting fungi examined using signature fatty acids. *New Phytol.*, 149 : 487-493.
- Mardigan, M., Martinko, J. 2007. Chapitre 18 et 19 : Partie trois. Diversité métabolique et écologie microbienne. Chapitre 28 : Partie quatre. *In* : Brock Biologie des micro-organismes. 11ème édition, Pearson éducation paris France. pp : 539-678 et 907-915.
- Marx D.H., 1972. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Proceedings of the first NACOMn N° 1189*, USA Forest Service, 81-96.
- Plenchette C., Clermont-Dauphin C., Meynard J.M., Fortin J.A., 2005. Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 85: 31-40.
- Perrin R. 1985. L'aptitude des mycorhizes à protéger les plantes contre les maladies : panacée ou chimère ? *Annales des Sciences Forestières*, 42(4) : 453-470.

- Prescott, Harley, Klein, Wiley, Sherwood et Woolverton. 2010. Partie VIII. Ecologie et symbiose. *In* : Microbiologie. Traduction de la 7ème édition américaine. Editions DeBoeck Université Bruxelles.pp: 643-739.
- Prinzis S. 1990. Isolement et caractérisation de souches d'actinomycétales. Purification et étude structurale de leurs métabolites antifongiques, Thèse UCBL LYON I, 1990.
- Rambelli A., 1973. The Rhizosphere of Mycorrhizae. in: Marks GL, Koslowski TT (eds.): Ectomycorrhizae, their ecology and physiology. Academic Press, New York: 299-343.
- Ross J.P., 1972. Influence of Endogone mycorrhizea on *Phytophthora* root rot of soybean. *Phytopath.*, 62 : 896-897.
- Smith S.E., Gianinazzi-Pearson V., 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Biol.* 39 : 221-244.
- Stack R.W., Sinclair W.A., 1975. Protection of Douglas fir seedlings : suppression by soil fumigation, fertility management, and inoculation with spores of the fungal symbiont *Laccaria laccata*. *For. Sci.*, 21 : 390-399.
- St-Arnaud M.C., Hamel M., Caron M., Fortin J. A., 1995. Endomycorrhizes VA et sensibilité des plantes aux maladies : synthèse de la littérature et mécanismes d'interaction potentiels. In Fortin J. A., Charest C. et Piché Y. (éds). La symbiose mycorrhizienne : Etats des connaissances. Editions Orbis Publisbing, Frelisghburg, Québec., pp 51-87.
- Tortora, Funke and Case. 2010. Part four: Structure and Function of the Digestive System And Normal Microbiota of the Digestive System; Part Five Environmental and Applied Microbiology, Chapter 27: Environmental Microbiology. *In* Microbiology an introduction 10th Edition, Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings, 1301 Sansome Street, San Francisco, CA, pp: 706-707; 766-792.
- [www.ecosociosysteme.fr//pedoflore.html](http://www.ecosociosysteme.fr//pedoflore.html)
- Zak B., 1969. Role of mycorrhizea in root disease. *Ann. Rev. Phytopath.*, 2 : 377.

