

Chapitre II : Microbiologie du sol

Le sol est bien plus qu'un simple support pour les plantes : c'est un écosystème vivant, complexe et dynamique, qui abrite une immense diversité de micro-organismes. La microbiologie du sol est la branche de la microbiologie qui étudie ces formes microscopiques de vie tellurique, leur diversité, leur activité, leurs interactions entre elles et avec leur environnement, ainsi que leur rôle écologique.

Les micro-organismes du sol, principalement les bactéries, les champignons, les actinomycètes, les protozoaires et les algues microscopiques, jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Ils interviennent dans la dégradation de la matière organique, le recyclage des éléments nutritifs, la formation et la structuration du sol, ainsi que dans la promotion de la croissance des plantes grâce à des interactions symbiotiques.

Dans un contexte de changements climatiques, de pollution des sols et de recherche de solutions agricoles durables, la compréhension du rôle des micro-organismes telluriques devient primordiale. Étudier la microbiologie du sol permet ainsi non seulement de mieux appréhender les mécanismes naturels de fertilité, mais aussi de valoriser ces connaissances dans des domaines appliqués tels que la biofertilisation, la biorémédiation ou encore la lutte biologique.

I. Spécificité de l'écosystème tellurique

L'écosystème tellurique, autrement dit le sol, représente l'un des milieux les plus complexes et les plus dynamiques de la biosphère. Il est caractérisé par une grande hétérogénéité physico-chimique et biologique, et abrite une biodiversité microbienne exceptionnelle. Cette spécificité repose sur plusieurs aspects fondamentaux :

1. Structure physique complexe

Le sol est un système complexe et hétérogène, composé de quatre éléments fondamentaux interagissant constamment : la matière minérale, la matière organique, la solution du sol et l'atmosphère du sol. La **matière minérale** représente la fraction inorganique du sol et dérive de la roche mère. Elle est constituée de **composants primaires**, tels que le quartz (silice), les feldspaths (sources d'aluminium, de potassium, de calcium...), et d'**éléments secondaires**, comme les argiles

et les oxydes de fer et de manganèse, issus de la transformation chimique des minéraux primaires par les processus d'altération. Ces éléments jouent un rôle crucial dans la structure du sol et la rétention des nutriments.

La **matière organique**, quant à elle, est formée par la décomposition de résidus végétaux et animaux. L'humus, sa forme stable, est un composant essentiel qui améliore la structure du sol, sa capacité de rétention en eau et sa fertilité chimique, tout en servant de substrat énergétique à une grande diversité de micro-organismes.

La **solution du sol** correspond à la phase liquide, composée d'eau et de substances minérales et organiques dissoutes. Cette eau est retenue dans le sol par des **forces capillaires** au sein des agrégats et circule selon un gradient de potentiel hydrique. Elle contient une variété de nutriments disponibles (monosaccharides, acides aminés, ions ammonium, phosphates, potassium, etc.) indispensables à la croissance des plantes et à l'activité microbienne. La composition chimique de cette solution est dynamique et varie selon la température, l'évaporation, les apports d'eau (pluie ou irrigation), et l'activité biologique. Elle joue un rôle clé dans le transport des nutriments, de l'énergie et même des signaux chimiques au sein du sol.

Enfin, l'**atmosphère du sol** occupe les pores non saturés d'eau. Elle se distingue de l'air atmosphérique par sa **teneur plus élevée en dioxyde de carbone** (jusqu'à 10 fois plus) et sa forte humidité, conséquence de l'activité respiratoire des micro-organismes et des racines. Elle contient aussi de l'azote (N_2), de l'oxygène (O_2), du dioxyde de carbone (CO_2), ainsi que des **gaz transitoires** tels que le méthane (CH_4), le sulfure d'hydrogène (H_2S), l'ammoniac (NH_3), et d'autres composés organiques volatils (alcools, esters, acides gras). Lorsque la concentration en oxygène descend en dessous de 1 %, les conditions deviennent anaérobies, entraînant des processus microbiens spécifiques comme la **dénitrification**, la **réduction des sulfates** ou la **méthanogenèse**, qui modifient profondément la chimie du sol.

2. Rôle de la matière organique

La matière organique, provenant de la décomposition des résidus végétaux et animaux, constitue la principale source de carbone et d'énergie pour la microflore tellurique. Elle participe aussi à la structuration du sol en favorisant l'agrégation des particules, ce qui influe sur la porosité, la rétention d'eau et la circulation de l'air.

3. Diversité et densité microbienne

Le sol est l'un des milieux les plus riches en micro-organismes : bactéries, actinobactéries, champignons, algues microscopiques, protozoaires et virus y cohabitent. On estime qu'un gramme de sol fertile peut contenir jusqu'à 10^9 bactéries, plusieurs kilomètres de filaments fongiques et des milliers d'espèces différentes. Cette diversité permet la réalisation de multiples fonctions écologiques.

4. Interactions biotiques multiples

Les micro-organismes du sol interagissent non seulement entre eux (compétition, symbiose, antibiose), mais aussi avec les plantes (rhizosphère) et les animaux (vers de terre, insectes, etc.). Ces interactions modulent la disponibilité des nutriments, influencent la croissance des végétaux et jouent un rôle clé dans la santé des écosystèmes.

5. Fonctions écologiques essentielles

Les micro-organismes telluriques assurent des fonctions majeures :

- **Décomposition de la matière organique** : recyclage des nutriments.
- **Cycle biogéochimiques** : azote, carbone, soufre, phosphore.
- **Stabilisation de la structure du sol.**
- **Biorémédiation** : dégradation de polluants organiques et inorganiques.
- **Symbioses bénéfiques** : ex. les mycorhizes et les bactéries fixatrices d'azote.

6. Influence des facteurs abiotiques

La température, le pH, l'humidité, la texture du sol, et la teneur en nutriments influencent directement la composition et l'activité microbienne. Chaque type de sol (argileux, sableux, limoneux) héberge ainsi une communauté microbienne particulière, adaptée aux conditions locales.

II.3. Les propriétés du sol

Les propriétés du sol déterminent sa fertilité, sa capacité à héberger la vie microbienne, et son aptitude à soutenir la croissance végétale. Elles se divisent généralement en trois grandes catégories : **physiques**, **chimiques** et **biologiques**, toutes interdépendantes et influencées par la composition et la structure du sol.

1. Propriétés physiques

Les propriétés physiques du sol concernent sa texture, sa structure, sa porosité, sa densité, sa capacité de rétention en eau et sa température.

- **Texture** : Elle dépend de la proportion relative des particules minérales (sable, limon et argile). Elle influence directement l'aération, la perméabilité, la rétention d'eau et la disponibilité des nutriments. Les sols argileux, par exemple, retiennent mieux l'eau mais sont moins bien aérés que les sols sableux.
- **Structure** : Elle décrit l'agencement des particules du sol en agrégats. Une bonne structure favorise la circulation de l'eau, de l'air et des racines, tout en offrant des habitats variés aux micro-organismes.
- **Porosité** : Correspond à l'ensemble des vides du sol. Elle conditionne la rétention d'eau, l'infiltration, l'aération, et donc l'activité microbienne. Elle est influencée par la compaction et la teneur en matière organique.
- **Capacité de rétention en eau** : C'est la quantité d'eau que le sol peut retenir après drainage. Elle dépend de la texture, de la structure et de la teneur en matière organique. L'eau capillaire retenue dans les micropores est particulièrement importante pour la vie microbienne.
- **Température du sol** : Elle influence la vitesse des réactions biochimiques, la germination des graines, et l'activité des enzymes et des micro-organismes. Les températures extrêmes (froid ou chaleur excessive) réduisent la vie microbienne.

2. Propriétés chimiques

Les propriétés chimiques du sol régissent la disponibilité des éléments nutritifs et les équilibres ioniques.

- **pH du sol** : Il mesure l'acidité ou la basicité du sol. La majorité des micro-organismes du sol sont actifs dans un pH proche de la neutralité (entre 6 et 7). Un pH trop acide ou trop basique peut limiter la biodisponibilité de certains nutriments et restreindre l'activité biologique.
- **Capacité d'échange cationique (CEC)** : Il s'agit de la capacité du sol à retenir et échanger des cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , NH_4^+ ...). Cette propriété dépend surtout de la quantité d'argile et de matière organique (humus) et détermine la fertilité chimique du sol.

- **Teneur en nutriments** : Le sol contient des macronutriments (azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium, soufre) et des oligoéléments (fer, zinc, cuivre, manganèse, etc.) essentiels au développement des plantes et des micro-organismes. Leur disponibilité dépend de la solution du sol, du pH et des interactions avec les colloïdes.
- **Présence de polluants** : Les métaux lourds, les pesticides, les hydrocarbures ou autres substances toxiques peuvent affecter l'équilibre chimique du sol, réduire sa fertilité et perturber l'écosystème microbien.

3. Propriétés biologiques

Les propriétés biologiques du sol sont liées à la diversité, à la biomasse et à l'activité des organismes vivants qu'il contient.

- **Biomasse microbienne** : Elle représente la masse des micro-organismes vivants (bactéries, champignons, actinomycètes...), qui participent activement au cycle des éléments, à la décomposition de la matière organique et à la formation de l'humus.
- **Activité enzymatique** : Les enzymes produites par les micro-organismes (ex. : déshydrogénases, phosphatases, cellulases) sont des indicateurs sensibles de la fertilité biologique du sol.
- **Respiration du sol** : Mesurée par la production de CO₂, elle reflète l'intensité de l'activité microbienne et racinaire. Elle est influencée par la température, l'humidité et l'apport en matière organique.
- **Biodiversité du sol** : Inclut non seulement les micro-organismes, mais aussi les faunes mésofauniques et macrofauniques (nématodes, collemboles, vers de terre, insectes). Cette biodiversité régule les fonctions écosystémiques et stabilise le sol face aux perturbations.

Chapitre III. Microflore tellurique

La microflore tellurique désigne l'ensemble des micro-organismes vivant dans le sol. Elle constitue la base du réseau trophique souterrain et joue un rôle capital dans le fonctionnement, la fertilité et l'équilibre des écosystèmes terrestres. Cette microflore est extrêmement diversifiée et comprend plusieurs groupes biologiques : bactéries, champignons, actinobactéries, archées, protozoaires, algues microscopiques et virus. Leur étude a été considérablement approfondie ces dernières années grâce aux outils de **biologie moléculaire** (métagénomique, transcriptomique, analyses 16S rRNA), révélant une **diversité fonctionnelle et phylogénétique insoupçonnée**.

1. Les bactéries du sol

Les **bactéries** représentent le groupe le plus abondant et le plus diversifié dans le sol. Elles peuvent atteindre jusqu'à 10^9 cellules par gramme de sol et appartiennent à des dizaines de phylums différents. Les plus dominants dans les sols sont :

- **Proteobacteria** : regroupe de nombreuses bactéries rhizosphériques, incluant des fixatrices d'azote (*Rhizobium*, *Azospirillum*) et des bactéries promotrices de croissance (PGPR).
- **Actinobacteria** : notamment *Streptomyces*, qui produisent des enzymes de dégradation de la lignine, des antibiotiques naturels, et participent à la formation de l'humus.
- **Firmicutes** : groupe résistant, capable de former des spores (ex. : *Bacillus*), souvent actif dans la décomposition en milieu stressant ou pauvre.
- **Acidobacteria** : abondants mais encore mal connus, souvent présents dans les sols acides ou peu perturbés.
- **Bacteroidetes** : spécialisés dans la dégradation des polymères complexes.

Les bactéries remplissent des fonctions clés telles que la **décomposition de la matière organique**, la **minéralisation des nutriments**, la **fixation biologique de l'azote**, la **nitrification**, et la **solubilisation du phosphore**. Certaines bactéries forment des biofilms ou des associations symbiotiques avec les plantes, jouant un rôle crucial dans la santé végétale et la structuration du sol.

2. Les champignons telluriques

Les **champignons** représentent 60 à 90 % de la biomasse microbienne dans de nombreux sols, avec un réseau mycélien pouvant s'étendre sur plusieurs mètres dans quelques grammes de sol. Ils comprennent : **Champignons saprophytes** (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*) : décomposent les matières organiques complexes comme la lignine, la cellulose ou la chitine.

- **Champignons mycorhiziens** :
 - **Endomycorhizes arbusculaires** (Glomeromycota) : vivent dans les racines de plus de 80 % des plantes terrestres, facilitent l'absorption de l'eau et du phosphore.
 - **Ectomycorhizes** : présentes chez les arbres forestiers (chêne, pin...), elles créent des réseaux souterrains de partage nutritif.
- **Champignons pathogènes** : *Fusarium*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, causant des maladies racinaires.

Ils stabilisent les agrégats du sol via la production de **glomaline**, améliorent la structure et la rétention d'eau, et assurent une fonction **écologique et agronomique majeure**.

3. Les actinobactéries

Ce sont des **bactéries filamenteuses** à mi-chemin entre bactéries et champignons. Elles forment un réseau mycélien, résistent à la dessiccation, et dégradent des substrats très complexes. Certaines, comme *Streptomyces*, produisent des **antibiotiques naturels**, des **enzyme extracellulaires puissantes** (cellulases, xylanases), et des **molécules signal** qui influencent la germination des spores d'autres champignons. Elles sont indicatrices de la **maturité biologique** des sols.

4. Les archées

Longtemps sous-estimées, les **archées** sont aujourd'hui reconnues comme des membres importants de la microflore du sol. Elles jouent un rôle crucial dans :

- **La nitrification** (ammonium → nitrite), notamment les *Crenarchaeota* (genre *Nitrososphaera*).
- La **méthanogenèse** dans les zones anaérobies (saturées en eau, riches en matière organique).
- La **tolérance aux conditions extrêmes** (acidité, salinité, sécheresse).

Elles sont souvent présentes dans des habitats profonds, pauvres ou hostiles, ce qui leur confère une importance écologique en milieux marginaux.

5. Protozoaires et nématodes

Les **protozoaires** (amibes, ciliés, flagellés) sont des micro-eucaryotes prédateurs qui se nourrissent de bactéries. Ils régulent la population bactérienne, stimulent la **minéralisation du N** (en libérant de l'ammonium après digestion), et améliorent la dynamique microbienne. Les **nématodes microbiophages** ont des fonctions similaires, mais certains peuvent aussi être pathogènes pour les plantes (ex. *Meloidogyne*).

6. Algues microscopiques

Présentes principalement en surface, notamment dans les sols humides ou exposés à la lumière, les **algues vertes** (*Chlorophyceae*), les **diatomées** et les **cyanobactéries** peuvent former des **croûtes biologiques** dans les écosystèmes arides. Elles réalisent la photosynthèse, enrichissent le sol en carbone organique et contribuent à la stabilisation du sol contre l'érosion.

7. Virus du sol

Les **bactériophages** et virus de champignons sont omniprésents dans les sols, mais encore peu étudiés. Ils modulent les communautés microbiennes par **lyse cellulaire**, participent aux **cycles des nutriments** via la libération intracellulaire et contribuent à la **dynamique évolutive** des micro-organismes par transfert horizontal de gènes.

2. Répartition spatiale et niches écologiques

La distribution des micro-organismes dans le sol n'est pas homogène. Elle varie selon les **profondeurs**, la **disponibilité en substrats organiques**, la **structure des agrégats** et la **proximité des racines** (zone appelée **rhizosphère**). La rhizosphère est particulièrement riche en micro-organismes en raison de la présence d'exsudats racinaires (acides aminés, sucres, acides organiques) qui stimulent l'activité microbienne.

En dehors de la rhizosphère, on distingue aussi :

- **La mycorrhizosphère**, zone d'interaction entre les racines, les champignons mycorrhiziens et les bactéries associées.
- **La drilosphère**, zone influencée par l'activité des vers de terre.
- **La porosphère**, l'espace à l'intérieur des pores du sol.

3. Fonctions écologiques de la microflore

La microflore tellurique joue des fonctions écosystémiques fondamentales :

- **Décomposition de la matière organique** : transformation des résidus organiques en humus et libération des nutriments assimilables par les plantes.
- **Cyclage des nutriments** : participation directe aux cycles de l'azote (fixation biologique, nitrification, dénitrification), du carbone, du soufre et du phosphore.
- **Formation et stabilité de la structure du sol** : les biofilms microbiens et les polysaccharides extracellulaires favorisent l'agrégation des particules du sol.
- **Interactions avec les plantes** : stimulation de la croissance par des bactéries PGPR (*plant growth-promoting rhizobacteria*), protection contre les agents pathogènes, induction de résistance systémique.
- **Biorémediation** : capacité à dégrader ou immobiliser les polluants organiques (hydrocarbures, pesticides) ou inorganiques (métaux lourds), réduisant leur toxicité

IV. Interactions avec la faune, les eaux et les végétaux

Les interactions entre la microflore, la faune, l'eau et les plantes ne sont pas indépendantes. Elles s'intègrent dans un **réseau écologique dynamique** appelé **holobionte sol-plante**, où chaque partenaire influence les autres.

Ces interactions sont **mutualistes, compétitives, trophiques ou chimiques**, et elles conditionnent les fonctions biologiques, la structure des communautés et la dynamique des écosystèmes terrestres. Grâce aux nouvelles approches en **métagénomique, omics** et **biogéochimie**, ces relations sont aujourd'hui mieux comprises, révélant un rôle fondamental des micro-organismes dans la régulation et l'équilibre des sols.

1. Interactions des micro-organismes avec les végétaux

Bactéries bénéfiques : PGPR

- Les *Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* (PGPR) comme *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, et *Bacillus* favorisent la croissance végétale par :
 - **Fixation de l'azote atmosphérique**
 - **Solubilisation du phosphore et du potassium**
 - **Production d'auxines, cytokinines, gibbérellines**
 - **Induction de résistance systémique (ISR) contre les pathogènes Champignons mycorrhiziens**
- Les **Glomeromycota** forment des **mycorhizes arbusculaires**, qui facilitent l'absorption du phosphore, du zinc et de l'eau.
- Ils échangent des nutriments contre des sucres produits par la plante via un réseau souterrain (mycélium extramatriciel), agissant comme des **médiateurs biogéochimiques**.

Microbiome endophyte

- Certains micro-organismes vivent **à l'intérieur des tissus végétaux** (racines, tiges, feuilles), sans provoquer de maladies.
- Ils améliorent la **tolérance au stress** (sécheresse, salinité), modulent l'expression génétique de la plante et renforcent ses défenses

2. Interactions des micro-organismes avec la faune édaphique

a. Prédateurs microbiens (protozoaires et nématodes)

Les protozoaires et nématodes bactériophages consomment les bactéries et champignons du sol. Cette prédation stimule la minéralisation du N sous forme d'ammonium (NH_4^+), libérant les nutriments immobilisés par la biomasse bactérienne.

b. Vers de terre et collemboles

Les vers de terre fragmentent la matière organique et créent des zones de haute activité microbienne (drilosphère). Les bactéries et champignons s'y multiplient rapidement. Les collemboles, qui se nourrissent de champignons, influencent la composition de la communauté fongique et réduisent la prolifération de champignons pathogènes.

c. Mutualisme indirect

Les micro-organismes améliorent la digestibilité de la matière organique pour les animaux du sol, tandis que la faune produit des substrats (mucus, excréments) favorables à la croissance microbienne.

3. Interactions avec l'eau du sol

L'eau joue un rôle fondamental en tant que **vecteur d'activité microbienne** dans le sol. Elle constitue le **milieu de vie principal des micro-organismes telluriques**, en assurant plusieurs fonctions essentielles à leur survie et à leur métabolisme. D'une part, elle facilite le **transport des nutriments** tels que l'azote (N), le phosphore (P) et le soufre (S), indispensables à la croissance microbienne. D'autre part, elle permet la **diffusion des signaux chimiques**, notamment ceux impliqués dans la communication intercellulaire (quorum sensing) et dans la production de composés antimicrobiens ou compétitifs. De plus, l'eau assure le **déplacement passif des micro-organismes** à travers les pores du sol, ce qui leur permet de coloniser de nouveaux microhabitats.

L'**humidité du sol** influence fortement l'activité microbienne. En conditions optimales d'humidité, les réactions enzymatiques et les processus microbiens atteignent leur efficacité maximale. À l'inverse, un excès d'eau entraîne une **diminution de l'oxygène disponible**, ce qui favorise le développement de micro-organismes **anaérobies stricts** tels que *Clostridium* ou *Methanobacterium*. En situation de sécheresse, la microflore adopte des **stratégies de survie** : certaines espèces forment des **spores**, des **kystes** ou se réfugient dans des **biofilms protecteurs** capables de résister à la déshydratation.

Ces **biofilms**, formés à la surface des particules du sol, constituent des structures collectives qui offrent des **microenvironnements protégés** contre les stress abiotiques (chaleur, toxicité, manque d'eau). Ils facilitent les échanges de nutriments et de signaux entre cellules, tout en jouant un rôle actif dans la **dégradation de la matière organique** et la **rétection des éléments minéraux**. Ainsi,

l'eau du sol n'est pas seulement un milieu de dispersion, mais aussi une **interface vitale** qui façonne la répartition, la diversité et l'activité des micro-organismes telluriques.

V. Le cycle de l'azote dans le sol

L'azote se trouve dans le sol sous différentes formes : N_2 (**gaz**), NH_4^+ (**ammonium**), NO_2^- (**nitrite**), NO_3^- (**nitrate**). La transformation de l'azote d'une forme à une autre est assurée essentiellement par **l'action des micro-organismes**, ce qui constitue le **cycle de l'azote**.

V.1. Fixation biologique de l'azote

L'**azote atmosphérique** (N_2), qui constitue 78 % de l'air, est la forme la plus abondante mais la moins directement utilisable par les êtres vivants. Seules certaines **bactéries et archées** sont capables de le fixer grâce à une enzyme appelée **nitrogénase** (complexe enzymatique sensible à l'oxygène, composé de la dinitrogénase et de la dinitrogénase réductase). La réaction produit de l'ammoniac :



Les micro-organismes fixateurs d'azote peuvent être :

- **Libres dans le sol** : *Azotobacter*, *Clostridium*, **cyanobactéries** (ex. : *Anabaena*).
- **Symbiotiques avec les légumineuses** : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, qui induisent la formation de **nodules racinaires** où se déroule la fixation.

V.2. Ammonification (minéralisation)

L'**ammonification** est le processus par lequel l'azote organique (provenant de la dégradation des acides aminés, acides nucléiques, urée...) est transformé en **ammoniac** (NH_3) par des bactéries hétérotrophes. Selon l'humidité du sol :

- En sol **sec**, le NH_3 s'échappe sous forme gazeuse.
- En sol **humide**, il se transforme en **ammonium** (NH_4^+) :



V.3. Nitrification

La **nitrification** est une **oxydation microbienne aérobie** en deux étapes :

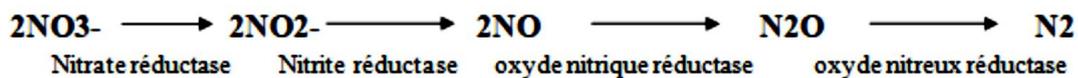
1. $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$ par *Nitrosomonas*

2. $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ par *Nitrobacter*

En conditions **anaérobies**, des bactéries **anammox** (ex. : *Brocadia*, *Kuenenia*, *Scalindua*) peuvent convertir directement $\text{NH}_3 + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2$, un processus rencontré surtout dans les **sédiments, les eaux usées et les milieux pauvres en oxygène**.

V.4. Dénitrification

La **dénitrification** est la **réduction du nitrate** (NO_3^-) en gaz azotés (NO , N_2O , N_2), ce qui assure le **retour de l'azote à l'atmosphère**. Ce processus est **facultatif anaérobie**, réalisé par des micro-organismes hétérotrophes lorsque l'oxygène est absent, notamment dans les **sols saturés en eau**.



Microorganismes impliqués : *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Agrobacterium*, *Flavobacterium*.

Exemple de symbiose : *Rhizobium* – Légumineuses

La symbiose entre les bactéries du genre *Rhizobium* et les plantes légumineuses (pois, haricots, trèfle, luzerne, soja...) est un exemple emblématique de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique dans le sol. Ce processus mutualiste permet à la plante de bénéficier d'une source d'azote assimilable, tout en fournissant à la bactérie des composés carbonés issus de la photosynthèse.

1. Reconnaissance et signalisation moléculaire

La plante sécrète dans le sol des flavonoïdes racinaires, qui sont perçus par *Rhizobium*. En réponse, la bactérie synthétise des facteurs Nod (nodulation), des signaux chimiques spécifiques qui déclenchent :

- La déformation des poils absorbants (root hair curling),
- La formation d'un tube d'infection par lequel la bactérie pénètre dans la racine.

2. Formation des nodules racinaires

Une fois dans les tissus végétaux, *Rhizobium* colonise les cellules corticales, provoquant la formation de nodules : structures spécialisées dans lesquelles les bactéries se transforment en bactéroïdes, formes physiologiquement actives fixatrices d'azote.

- Le développement des nodules est régulé par des gènes de nodulation (Nod) chez *Rhizobium* et des gènes symbiotiques (sym) chez la plante.

3. Fixation de l'azote

Dans le nodule, l'enzyme nitrogénase catalyse la réduction de l'azote moléculaire (N_2) en ammoniac (NH_3). Comme la nitrogénase est inhibée par l'oxygène, les nodules contiennent une protéine végétale appelée légghémoglobine, qui lie l'oxygène et le régule, maintenant un environnement microaérobie favorable à la fixation.