



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



Université des Frères Mentouri Constantine
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

جامعة الاخوة منتوري قسنطينة
كلية علوم الطبيعة والحياة

Département : Microbiologie

قسم : ميكروبيولوجيا

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Ecologie et Environnement

Spécialité : *Ecologie Microbienne*

Intitulé :

Les bactéries endophytes isolées à partir des légumineuses

Le:22/09/2021

Présenté par : ARIBA Asma

BENHAMAMA Chaima Dina

BOUSBA Yousra

Jury d'évaluation :

Présidente du jury : Mme. GUERGOURI I. (Maître Assistante- UFM Constantine 1).

Rapporteuse : Mme. GACI M. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

Examinatrice : Mme. BOUCHLOUKH W. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

***Année universitaire
2020- 2021***

Remerciements

Nous exprimons tout d'abord, nos profonds remerciements et louanges Allah le tout puissant qui nous a guidé sur le droit chemin et nous a donné la santé, le courage et la volonté pour achever ce modeste travail.

*Nos vifs remerciements et notre profonde gratitude s'adressent à notre directrice de recherche Madame **Gaci Meriem (Maître de Conférences à UFM Constantine 1)** pour son dévouement, ses précieux conseils, ses encouragements, sa patience, sa disponibilité et sa gentillesse.*

*Nos vifs remerciements s'adressent également aux membres de jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail **Mme. GUERGOURI Ibtissem (Maître assistante à UFM Constantine 1)** pour l'honneur qu'elle nous a fait d'avoir acceptée de présider le jury et **Mme. BOUCHLOUKH Warda (Maître de Conférences à UFM Constantine 1)** pour l'honneur qu'elle nous a accordé en examinant ce modeste travail.*

Nous exprimons également notre gratitude à tous les enseignants qui ont contribué à notre formation universitaire.

Un grand merci à nos familles, à nos parents pour leur soutien, leurs encouragements et leur patience durant ces années d'études.

Enfin, merci à toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Dédicaces

Je dédie ce mémoire :

*À ma très chère maman **CHAHRA***

Quoi je fasse ou que je dise, je ne se saurai point te remercier comme il se doit. Ton affection me couvre, ta bienveillance me guide et ta présence à mes côtés a toujours été ma source de force pour affronter les différents obstacles.

*À mon très cher **PAPA MOURAD***

Mon inspiration tu as toujours été à mes côtés pour me soutenir et m'encourager pour que je puisse atteindre mes objectifs. Que ce travail traduit ma gratitude et mon affection.

*À mon cher frère **DJAMEL***

À tous les moments d'enfance passés avec toi mon frère, engage de ma profonde estime pour l'aide que tu m'as apporté. Tu m'as soutenu, réconforté et encouragé.

*À mes chères amis **HADIA** et **ABIR***

Pour ses soutiens de moral et leurs aides, leurs conseils précieux que dieu les protège et leur offre la chance et le bonheur.

*À mon cher oncle **ADEL** et son épouse **MIRA***

Pour leurs aides dévoués et leurs encouragements que dieu leur donne une joyeuse vie.

Merci d'être dans ma vie je vous aime.

Chaima Dina

Je dédie le fruit de ce modeste travail comme geste de gratitude :

*À mes très chers parents **Ariba Brahime** et **Labiod Saida***

Tous les mots du monde ne sauraient exprimer l'immense amour que je vous porte, ni la profonde gratitude que je vous témoigne pour tous les efforts et les sacrifices que vous n'avez jamais cessé de consentir pour mon instruction et mon bien-être. C'est à travers vos encouragements que je me suis réalisée. Je vous rends hommage par ce modeste travail en guise de ma reconnaissance éternelle et de mon infini amour. Que Dieu le tout puissant vous garde et vous procure santé, bonheur et longue vie pour que vous demeuriez le flambeau illuminant mon chemin.

*À la mémoire de mon grand-père **Labiod Hamlaoui***

Tu as été la bénédiction qui illumine nos chemins et la joie qui nous unit.

*À toute **ma famille** chacun en son nom.*

*À mes chères amis **Salsabile, Asma, Meroua, Ibtihedj, Nouha, Sara, Ines, Khaoula, Sami** et **Abdellah**.*

Qui m'ont toujours motivé et encouragé. Nos fous rires et les bons moments passés ensemble vont me manquer.

À toutes les personnes merveilleuses de ma vie.

À tous ceux qui croient en moi et me souhaitent le succès.

Asma

Grâce à Dieu tout puissant, j'ai achevé la réalisation de ce modeste travail que je tiens très chaleureusement à dédier :

*À ma très chère maman **HOURIA***

Honorable aimable tu représentes pour moi le symbole de la bonté par excellence, la source de la tendresse et l'exemple du dévouement qui n'a pas cessé de m'accompagner, je te dédie ce travail en témoignage de mon profond amour, que dieu le garde pour moi.

*À mon très cher **PAPA YUCEF***

Autant de phrases et d'expressions ne sauraient exprimer ma gratitude et ma reconnaissance, tu as su graver en moi le sens de la responsabilité de l'optimisme et de la confiance en moi, je te dois ce que je suis aujourd'hui et ce que je serai demain.

*À ma chère sœur **KENZA***

L'unique sœur que j'ai au monde qui me tient compagnie, merci pour ton soutien chaleureux que tu n'as pas cessé d'apporter tout au long de ma vie.

*À mes chères frères **OUSSAMA, RAMZI, ADLEN***

Je vous dédie ce modeste travail en témoignage de l'amour que je ressens pour vous trois vous ne cessez pas de veiller sur moi merci pour tous.

À tous mes proches

*Ma grand-mère et tantes oncles cousins et mes chères cousines **NIHED, NORHAN, IKRAM** merci pour leur soutien moral et sympathie.*

*À ma meilleure amie **FERIEL** merci d'être toujours près de moi.*

*À toutes mes amies **HADJER, NADA, YASMIN, SOUAD** et **KHITAM***

En souvenir de nos bons moments ainsi qu'à toutes les personnes qui me sont chères que j'ai omis de citer.

Yusra

L'association des plantes et des bactéries endophytes comprend une grande diversité de taxons bactériens et d'hôtes végétaux. Dans cette étude bibliographique nous présentons un aperçu général sur la relation entre les légumineuses et les bactéries endophytes non rhizobiennes « *Non Rhizobial Endophytes* » (NRE). Les légumineuses sont des plantes hôtes de communautés complexes de bactéries endophytes qui colonisent l'intérieur des tissus souterrains et aériennes, il y a plusieurs mécanismes impliqués dans l'invasion des endophytes et leurs effets sur les hôtes (négatifs ou positifs). Les bactéries NRE peuvent être acquises horizontalement à partir de l'environnement à chaque nouvelle génération (via le sol, l'atmosphère et les insectes...), ou transmises verticalement de génération en génération (via les graines et le pollen...). La majorité des bactéries NRE sont capables de favoriser la croissance des légumineuses par la production de phytohormones, l'acquisition de nutriments et en conférant une tolérance aux stress abiotiques et biotiques... La colonisation par les endophytes est essentielle pour apporter ces avantages à la plante hôte, et les plantes en retour fournissent les nutriments pour leur croissance. L'utilisation de bactéries endophytes présente un intérêt particulier pour le développement d'applications agricoles permettant d'améliorer les performances des cultures dans des conditions de stress liées au froid, à la sécheresse aux sols contaminés, ou de renforcer la résistance.

Mots clés : Bactéries NRE, Légumineuses, Plante hôte, Communautés, Phytohormones.

Abstract

The association of plants and endophytic bacteria includes a great diversity of bacterial taxon and plant hosts. In this study we present a general overview of the relationship between legumes and Non Rhizobial Endophytic (NRE) bacteria. Legumes are host plants to complex communities of endophytic bacteria that colonize the interior of below-ground and above-ground tissues, there are several mechanisms involved in the invasion of endophytes and their effects on the hosts (negative or positive). The NRE bacteria can be acquired horizontally from the environment with each new generation (via soil, atmosphere and insects...), or transmitted vertically from generation to generation (via seeds and pollen...). The majority of NRE bacteria are able to promote the growth of legumes through the production of phytohormones, the acquisition of nutrients and by conferring tolerance to abiotic and biotic stresses. Colonization by endophytes is essential to provide these benefits to the host plant, and the plants in turn provide nutrients for their growth. The use of endophytic bacteria is of particular interest for the development of agricultural applications to improve crop resistance under stressful conditions of cold, drought or contaminated soils, or to enhance resistance.

Keywords: NRE bacteria, Leguminous, Host plant, Communities, Phytohormones.

ملخص

يشمل اتحاد النباتات والبكتيريا الداخلية مجموعة كبيرة ومتنوعة من الأصناف البكتيرية والمضيفات النباتية. في هذه الدراسة البيولوجية نقدم لمحة عامة عن العلاقة بين البقوليات والبكتيريا الداخلية غير الريزوبية (NRE). البقوليات هي نباتات تستضيف مجتمعات معقدة من البكتيريا الداخلية التي تستعمر الجزء الداخلي من الأنسجة تحت وفوق الأرض، هناك العديد من الآليات المشاركة في غزو البكتيريا الداخلية وتأثيراتها على النبتة المضيئة (سلبيا أو إيجابيا). يمكن الحصول على بكتيريا NRE أفقياً من البيئة مع كل جيل جديد (عن طريق التربة والجو والحشرات ...)، أو تنتقل عمودياً من جيل إلى جيل (عن طريق البذور وحبوب اللقاح ...). إن غالبية بكتيريا NRE قادرة على تعزيز نمو البقوليات عن طريق إنتاج الهرمونات النباتية، واكتساب المغذيات ومنح القدرة على تحمل الضغوطات الحيوية واللاحيوية ... الاستيطان بواسطة بكتيريا النباتات الداخلية ضروري لجلب هذه الفوائد إلى النبات المضيف، وتوفر النباتات بدورها العناصر الغذائية لنموها. يعتبر استخدام البكتيريا الداخلية ذات أهمية خاصة لتطوير التطبيقات الزراعية مما يجعل من الممكن تحسين أداء المحاصيل في ظل ظروف الإجهاد المرتبطة بالبرد أو الجفاف أو التربة الملوثة، أو لتعزيز المقاومة.

الكلمات المفتاحية: البكتيريا NRE، البقوليات، النبات المضيف، المجتمعات، الهرمونات النباتية.

Liste des abréviations

ACC	AminoCyclopropane-1-Carboxylate
AHL	N-Acyl Homosérine Lactones
AIA	Acide Indole Acétique
BNF	Biological Nitrogen Fixation
CAS	Chrome Azurol S
CFB	Cytophaga Flavobacterium Bacteroides
EPS	ExoPolySaccharides
HCN	Hydrogène, Carbone, Azote
LecRLK	Lectine Receptor-Like Kinase
LPS	LipoPolySaccharides
LPWG	Legume Phylogeny Working Group
LRR-RLK	Leucine Riche Repeat Receptor-Like Kinase
LysM	Receptor Lys Motif
miRNA	MicroRNA
NRE	Non Rhizobial Endophytes
PAL5	Phenylalanine Ammonia Lyase
PGPB	Plant Growth Promoting Bacteria
PGPR	Plant Growth Promoting Rhizobacteria
QS	Quorum Sensing
RLK	Receptor-Like Kinase
RSI	Résistance Systémique Induite
siRNA	Small Interfering RNA
UTO	Unité Taxonomiques Opérationnelles
WAK	Wall Associated Kinase

Liste des figures

Figure 01.	Classification des sous-familles de légumineuses en se basant sur un arbre phylogénétique.....	5
Figure 02.	Photographies illustrant la diversité des sous-familles de légumineuses.....	6
Figure 03.	Fixation d'azote à partir des nodules du rhizobium.....	13
Figure 04.	Transmission verticale des endophytes dans les plantes.....	19
Figure 05.	Mode d'entrée dans les racines des plantes partagé par les rhizobiums et les NRE.....	31

Liste des tableaux

Tableau 01. Les endophytes non rhizobiennes et leurs plantes hôtes.....15

Tableau 02. NRE et leurs effets sur la promotion de la croissance des plantes.....25

Table des matières

Remerciements	
Dédicaces	
Résumé	
Abstract	
ملخص	
Liste des abréviations	
Liste des figures	
Liste des tableaux	
Table des matières	
Introduction	1

Chapitre 1 : Généralités

1	Généralités sur les légumineuses.....	3
1.1	Classification des légumineuses.....	3
	- La sous-famille des Cercidoideae.....	4
1.2	Importance des légumineuses.....	6
2	Généralités sur les endomicrobiens.....	7
2.1	Localisation.....	8
2.2	Importance des endophytes.....	9
2.3	Les champignons endophytes.....	9
	2.3.1 Les associations plante champignons.....	10
	2.3.2 Avantages et inconvénients de la symbiose pour les champignons endophyte	10
	2.3.3 Quelques exemples de champignons endophytes.....	10
2.4	Les bactéries endophytes.....	12
	2.4.1 Distribution.....	12

2.4.2	Endophytes Rhizobiens.....	13
2.4.3	Endophytes non Rhizobiens.....	14

Chapitre 2 : Endophytisme

1	Mode de vie des NRE.....	17
2	Types de transmission des endophytes dans les plantes.....	17
2.1	Transmission verticale.....	18
2.1.1	Transmission verticale par les semences.....	18
2.1.2	Transmission verticale via le pollen.....	18
2.1.3	Transmission verticale vers les racines.....	19
2.2	Transmission horizontale.....	20
2.2.1	Colonisation endophytique de la spermosphère.....	20
2.2.2	Colonisation des racines.....	20
2.2.3	Entrée dans les tissus aériens.....	20
2.2.4	Transmission des endophytes par les insectes.....	21
3	Effets des endophytes sur les plantes.....	22
3.1	Production de phytohormones et promotion de la croissance des racines.....	22
3.2	Solubilisation du phosphore.....	22
3.3	Production de métabolites.....	23
3.4	Production de sidérophores.....	23
3.5	Activités de biocontrôle.....	24

Chapitre 03 : Interactions entre les légumineuses et les bactéries endophytes

1	Les signaux chimiotactiques entre les plantes et les endophytes.....	26
2	NRE dans les nodules des légumineuses.....	28

2.1	Diversité des NRE et de leurs légumineuses hôtes.....	29
2.2	Mode d'entrée des NRE dans les racines et les nodosités des légumineuses.....	30
2.3	Effets bénéfiques des endophytes sur les nodules racinaires.....	31
3	<i>Pisum sativum</i> -Bactéries endophytes.....	33
3.1	Solubilisation du phosphore et production des siderophores chez <i>P. sativum</i>	33
3.2	Infection de <i>P. sativum</i> par l'endophyte <i>Rhodococcus fascians</i>	34
4	Importance des endophytes en agriculture.....	34
	Conclusion	36
	Références bibliographiques	37

Introduction

Les plantes sont naturellement associées aux microorganismes de diverses manières. Les interactions endosymbiotiques bénéfiques et les interactions pathogènes, dans lesquelles les bactéries injectent souvent des protéines effectrices dans les cellules de l'hôte végétal pour surmonter les réponses de défense. Les microorganismes qui interagissent avec les plantes comprennent des taxons procaryotes et eucaryotes et peuvent coloniser la surface ou les parties internes de l'hôte. Les microorganismes procaryotes qui peuvent être détectés dans les tissus d'une plante hôte apparemment saine sont considérés comme des bactéries endophytes (De Meyer *et al.*, 2015). Ces derniers favorisent la croissance des plantes par la production de phytohormones, l'acquisition de nutriments, la fixation de l'azote, etc. et les aident à survivre dans diverses conditions de stress biotiques et abiotiques (Maheshwari *et al.*, 2019)

Les rhizobiums sont des bactéries endophytes du sol, reconnues par le caractère d'infecter les racines des plantes légumineuses (*Fabaceae*) et de développer une excroissance sur la racine, appelée nodule, qui sont les petites usines de fixation de l'azote atmosphérique. Les nodules racinaires abritent également diverses bactéries non nodulantes qui ont une influence certaine sur la survie de la plante. Elles peuvent être considérées comme des bactéries endophytes non rhizobiennes « *Non Rhizobial Endophytes* » (NRE). Il s'agit entre autres des *Alphaproteobacteria* tels que : *Aminobacter* (Estrella *et al.*, 2009), *Ochrobactrum* (Zurdo-Pineiro *et al.*, 2007, Imran *et al.*, 2010), *Methylobacterium* (Palaniappan *et al.*, 2010), *Devosia* (Bautista *et al.*, 2010) et *Phyllobacterium* (Mantelin *et al.*, 2006), *Betaproteobacteria* tels que : *Herbaspirillum* (Rivas *et al.*, 2004), *Gammaproteobacteria* comme *Pantoea*, *Enterobacter* et *Pseudomonas* (Benhizia *et al.*, 2004, Ibáñez *et al.*, 2009).

Les rapports sur la présence des bactéries non rhizobiennes dans les nodules racinaires des plantes légumineuses ont suscité l'intérêt des scientifiques et des agriculteurs pour leur rôle dans la survie, la nodulation et le rendement en grains de légumineuses (Maheshwari *et al.*, 2020). L'utilisation de bactéries non-rhizobiennes dans les racines et les nodules s'est accrue au fil des ans afin d'augmenter la capacité de survie compétitive du biofertilisant rhizobien et ainsi obtenir une meilleure croissance des plantes dans des conditions environnementales défavorables. Cependant, il y a eu peu d'informations sur l'identité des bactéries habitant les nodules racinaires présentes dans les légumineuses (Ibáñez *et al.*, 2009).

Ce travail est une revue bibliographique des données actuelles des différents aspects et mécanismes des relations entre les bactéries endophytes NRE et les plantes de la famille des légumineuses. Le premier chapitre donne un aperçu sur des généralités relatives aux légumineuses et les NRE, le second chapitre explique l'endophytisme (la colonisation et la transmission des endophytes aux légumineuses, les effets des endophytes sur les plantes...) et le troisième chapitre présente les différentes interactions entre les NRE et les légumineuses (interactions symbiotiques ou parasitiques).

Chapitre 1

Généralités

1 Généralités sur les légumineuses

Les légumineuses sont des plantes appartenant à la famille des Fabacées (*Fabaceae*). Ces espèces sont particulièrement utilisées dans les secteurs de l'agronomie car elles sont riches en protéines (haricot, pois, lentille, soja, trèfle, luzerne...), en agroforesterie (production de bois, huiles, résines...) et également dans la restauration des sols dégradés (concept de « plante hôte »). Avec près de 770 genres et plus de 19 500 espèces, les légumineuses sont la troisième famille d'angiospermes après les orchidées et les astéracées en terme de richesse spécifique. D'un point de vue biogéographique, les légumineuses ont une distribution cosmopolite et jouent des rôles écologiques importants dans quasiment tous les biomes terrestres, même les plus extrêmes (Vincent, 2018, Maheshwari *et al.*, 2020).

L'origine de cette famille a été trouvée chez les rosacées à gousse appelées par les premiers botanistes « légume » d'où le nom donné à la famille. Elles ont des feuilles simples ou composées, ordinairement alternes et stipulées, les fleurs sont du type 5 avec 2 verticilles d'étamines mais un seul carpelle qui donnera une gousse bivalve ou légume. C'est un des plus importants groupes de plantes pour l'homme, servant de cultures, de fourrages, d'engrais vert et produisant un grand nombre de composés utiles comme des médicaments, des poisons, des teintures ou des parfums. Ces espèces vont des herbes naines de l'arctique et des montagnes aux immenses arbres de la forêt tropicale (Boumaza, 2006, Azani *et al.*, 2017).

1.1 Classification des légumineuses

Dans une perspective évolutive, les légumineuses seront divisées en 3 sous-familles. Jusqu'en 2017, ces trois sous-familles étaient : *Mimosoideae*, *Papilionoideae* et *Caesalpinioideae*. Cependant, les systématiciens ont repéré que des analyses phylogénétiques de plus en plus nombreuses indiquaient un problème de classification dans ces sous-familles, notamment au niveau de celle des *Caesalpinioideae* considérée comme une sous-famille paraphylétique (Azani *et al.*, 2017). Des tribus et sous-tribus de légumineuses ne présentant pas de monophylies sont retrouvées et de ce fait, un travail de reclassification a été proposé par *The Legume Phylogeny Working Group* (LPWG). C'est en accord avec ce groupe de travail sur la phylogénie des légumineuses, reconnu en tant qu'autorité compétente pour définir/affiner les connaissances phylogéniques et la

classification concernant les Fabacées, que des preuves phylogénétiques ont été apportées et compilées pour redéfinir les sous-familles des légumineuses (Vincent, 2018).

La classification de la famille des légumineuses proposée par LPWG tient compte de la non-monophylie connue depuis longtemps de la sous-famille *Caesalpinioideae* traditionnellement reconnue, en reconnaissant six sous-familles monophylétiques solidement étayée. Cette nouvelle classification utilise comme cadre les analyses phylogénétiques des légumineuses les plus complètes à ce jour, basées sur les séquences du gène *matK* du plaste. Et comprenant un échantillonnage presque complet des genres (698 des 765 genres actuellement reconnus) et environ 20 % (3696) des espèces connues. La région du gène *matK* a été la plus largement séquencée parmi les légumineuses, et dans la plupart des lignées de légumineuses, cette région du gène est suffisamment variable pour produire des clades bien soutenus (Azani *et al.*, 2017).

Les six sous-familles des légumineuses proposées par LPWG sont : *Caesalpinioideae* (incluant le clade des *Mimosoideae*), *Cercidoideae*, *Detarioideae*, *Dialioideae*, *Duparquetioideae*, et *Papilionoideae* (Figures 1 et 2) (Vincent, 2018).

- La sous-famille des *Cercidoideae* contient des arbres, arbustes ou lianes tendues, avec des feuilles uni- ou bifoliolées (bipennées, pennées, palmées et trifoliolées totalement absentes), pulvinées, le limbe des feuilles (lorsqu'elles sont unifoliolées) est entier ou bilobé. Avec un petit mucro à l'apex ou entre les lobes, un hile en forme de croissant.
- La sous-famille des *Detarioideae* comporte des arbres non armés, parfois arbustes, rarement suffrutescents. Stipules en position intrapétiole (c'est-à-dire quelque part entre le pétiole et le bourgeon axillaire), puis libres, valvées et reliées par des poils ; l'hypanthium, enfermant partiellement ou complètement le bourgeon.
- La sous-famille des *Duparquetioideae* comprend des arbres de 4 sépales, inégaux, les abaxiaux et adaxiaux sont cucullés, sépaloïdes, sépales latéraux pétaloïdes. Cinq pétales avec des extrusions pédonculées ressemblant à des glandes le long de leurs bords, les appendices restent libres ; pollen en monades, asymétrique, un ectoaperture à encerclement équatorial avec deux endoapertures équatoriales.
- La sous famille des *Dialioideae* renferme des arbres ou arbustes non armés, rarement suffrutescents. Feuilles imparipinnées, folioles alternées. Inflorescences très ramifiées, thyrsoides, hypanthium rarement présent ; étamines fertiles, seul le

verticille antesépale est présent, anthères basifixées, réduit à une courte fente apicale, poricide. Fruits généralement indhiscent drupacées ou samaroides.

- La sous-famille des *Caesalpinioideae* comporte des arbres, arbustes, lianes, suffrutescents ou fonctionnellement herbacés, parfois aquatiques. Les nectaires extrafloraux sont souvent présents sur le pétiole et/ou sur les rachis primaires et secondaires, généralement entre les paires de pinnas ou de folioles, valvate d'estivation, inflorescences globuleuses, spictées, souvent avec une glande apicale stipendiée ou sessile, généralement en tétrades, bitétrades ou poly A des nodules variablement présents et indéterminés.

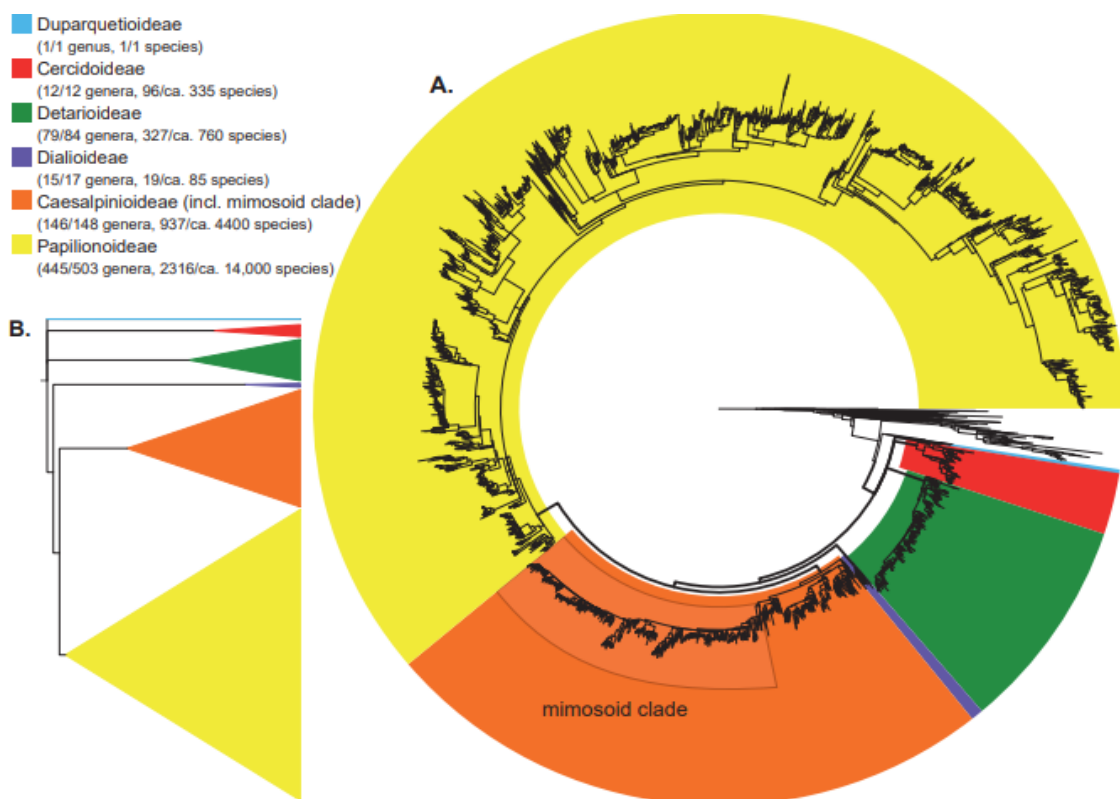


Figure 1. Classification des sous-familles de légumineuses en se basant sur un arbre phylogénétique créé à partir de 3842 séquences du gène *matK*. Au total, 3696 espèces de légumineuses sont représentées en couleurs et 100 espèces non-légumineuses de référence en non-coloré (Azani *et al.*, 2017).

- La sous-famille des *Papilionoideae* comprend des arbres, arbustes, lianes, herbes et plantes grimpantes ou vrillées non armées. Trifoliolées, papilloné, avec le pétale adaxial (= standard) le plus externe et le plus grand, filaments le plus souvent connotés en une gaine ou un tube, ou filament supérieur totalement ou partiellement

libre, une valve hilaire complexe, hile allongé et lentille généralement présents, pleurogramme absent ; embryon généralement incurvé. Nodules racinaires généralement présents, indéterminés ou déterminés (Azani *et al.*, 2017, Vincent, 2018).

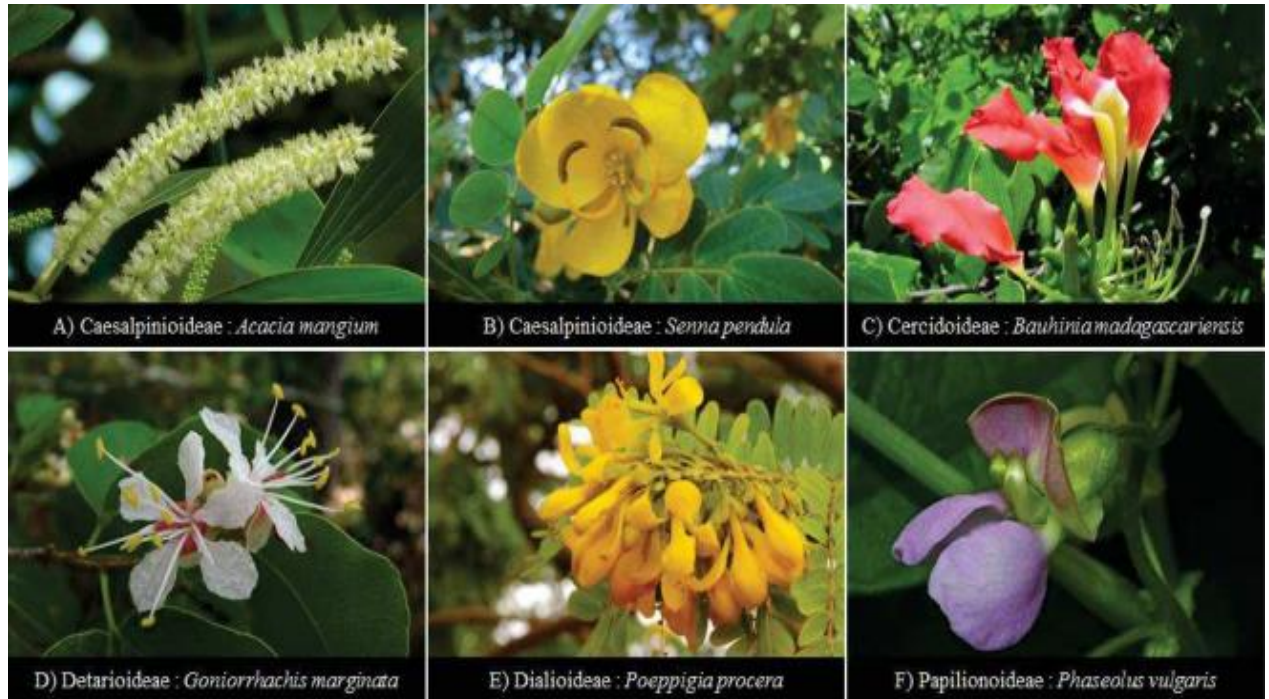


Figure 2. Photographies illustrant la diversité des sous-familles de légumineuses (vincent, 2018).

A) *Caesalpinioideae : Acocia mangium*, B) *Caesalpinioideae : Senna pendula*, C) *Cercidoideae : Bauhiria madagascariensis*, D) *Detarioideae : Goniorrhachis marginata*, E) *Dialioideae : Poëppigia procera* F) *Papillioideae : Phaseolus vulgaris*

1.2 Importance des légumineuses

Les légumineuses sont des cultures vivrières qui peuvent fournir des sources de protéines et de micronutriments très riches ce qui est très bénéfique pour la santé et les moyens de subsistance, en particulier dans les pays en développement. Les légumineuses ont été domestiquées aux côtés des graminées dans différentes régions du monde depuis les débuts de l'agriculture et ont joué un rôle clé dans son développement précoce. Les légumineuses sont également d'une importance unique comme fourrage et engrais vert dans les régions tempérées et tropicales, et sont utilisées pour leur bois, leurs tanins, leurs huiles et leurs résines, dans la fabrication de vernis, peintures, teintures et médicaments, et dans le commerce horticole (Azani *et al.*, 2017).

Les avantages agronomiques des légumineuses découlent principalement de leur capacité à s'associer avec les bactéries du sol (Rhizobiacées) pour former des organes symbiotiques racinaires «nodules» au sein desquels ces bactéries transforment l'azote atmosphérique en une forme assimilable par la plante, de sorte que les légumineuses puissent produire abondamment des protéines végétales même en l'absence d'engrais azoté. Pour cette raison, on les appelle plantes améliorantes.

L'intérêt alimentaire vient du fait que les légumineuses sont une source importante de protéines et de lipides, et rentrent dans l'alimentation humaine et animale : protéagineux tels que le pois (*Pisum*), la féverole (*Vicia faba*), le haricot (*Phaseolus*), le pois chiche (*Cicer*) et les lentilles (*Lens culinaris*). Oléo protéagineux comme le soja (*Glycine max*) et l'arachide (*Arachis*). Fourrages tels que les luzernes (*Medicago*), le sainfoin (*Onobrychis*) et le trèfle (*Trifolium*) (Boumaza, 2006).

L'intérêt industriel résulte du fait que beaucoup d'espèces de cette famille fournissent des produits industriels tels que le soja qui est utilisé à grande échelle dans l'élevage industriel, les derris (*Lonchocarpus*) qui donnent les roténoïdes insecticides. D'autres espèces produisent des substances colorantes, et d'autres sont utilisées en parfumerie comme *Pterocarpus santalinus*. Certaines espèces sont ornementales tels que le robinier faux-acacia, le cytise le soja, etc. L'intérêt pharmaceutique des fabacées est à son tour très important vu le nombre élevé d'espèces figurant dans les pharmacopées et donnant de nombreux produits utilisables en thérapeutique (Mekkiou, 2005, Boumaza, 2006).

2 Généralités sur les endomicrobiens

Le mot « endophytes » est l'assemblage de deux mots d'origine grecque, « Endo (dans) » et « phyton (plante) » qui signifient « dans la plante ». A la différence des microorganismes épiphytes (microorganismes vivant à la surface des plantes), les microorganismes endophytes sont des microorganismes capables de coloniser et de survivre dans les tissus végétaux (Schulz, 2006). Le terme «Endophyte» a été introduit par De Bary (1866) et a été initialement appliqué à tout organisme trouvé dans une plante qui provoque des infections asymptomatiques (Rajendran, 2016). La première série d'études sur la biologie des endophytes lancée par Darnell en 1904 s'est concentrée sur la richesse et l'abondance des espèces, plutôt que sur l'interaction entre elles (Tan et Zou, 2001).

La densité de population des microorganismes endophytes peut varier de 10^2 à 10^9 cellules bactériennes /mg en fonction de nombreux facteurs, notamment la plante étudiée, la partie analysée, le stade de développement de la plante, le cultivar (génotype) de la plante et l'interaction avec d'autres organismes, ainsi que d'autres facteurs environnementaux (Costa *et al.*, 2012).

Certains de ces microorganismes peuvent être considérés comme des espèces dominantes et peuvent être représentés par des microorganismes qui sont le plus fréquemment et abondamment isolés de la plante hôte. En tant qu'espèce dominante, il existe une grande variété d'espèces, qui ne peuvent pas être isolées facilement en raison de leur nature et leur faible consistance numérique. Elles sont considérées comme des espèces rares (Frank *et al.*, 2017).

Il existe trois types d'endophytes :

- Endophytes **asymptomatiques** sont des microorganismes qui ne causent pas de maladie à la plante hôte pendant presque toute la durée de leur cycle de vie à l'intérieur de la plante hôte (ex : *Bacillus* spp., *Cladosporium* sp.).
- Endophytes **symbiotiques** : ils sont asymptomatiques, mais forment des associations bénéfiques et mutuelles avec la plante hôte. C'est le cas des bactéries fixatrices d'azote (*Acetobacter diazotrophicus*), ou le champignon *Rhizoctonia* dans les graines des orchidées.
- Endophytes **pathogènes latents** : ce sont de véritables phytopathogènes (ex : *Colletotrichum* sp., *Alternaria alternata* etc.) mais ils ne s'expriment que lorsque la plante est dans des conditions défavorables ou de stress tel que la sécheresse, l'attaque par les insectes (Sinclair et Cerkauskas, 1996).

2.1 Localisation

Les endophytes occupent principalement les espaces intercellulaires des tissus végétaux. De plus, certaines bactéries endophytes présentent une colonisation intracellulaire dans les parenchymes des cellules, dans les vacuoles. Les tissus internes des plantes offrent un milieu favorable pour les microorganismes en les protégeant des conditions extrêmes de l'environnement comme la température, la radiation ultraviolette, la compétition microbienne...(Wilson, 2000).

2.2 Importance des endophytes

Le microbiome endophyte des plantes joue un rôle impératif dans leur croissance et leur développement, soit directement, soit indirectement. Directement, ils peuvent favoriser la croissance des plantes en produisant diverses phytohormones comme les auxines, des enzymes, en facilitant l'absorption des nutriments en solubilisant le phosphate, en fixant l'azote atmosphérique. Indirectement, les endophytes peuvent diminuer ou prévenir certains effets létaux de l'organisme phytopathogène en produisant de l'HCN (hydrogène, carbone, azote), des sidérophores et en réduisant les niveaux de l'hormone de stress éthylène (Maheshwari *et al.*, 2020).

L'interaction entre les plantes de la rhizosphère et les microorganismes est un déterminant de la santé des plantes, de la productivité et de la fertilité des sols. Les inoculant bactériens peuvent aider à améliorer l'efficacité agronomique en réduisant les coûts de production et la pollution de l'environnement, car ils peuvent réduire ou éliminer l'utilisation d'engrais chimiques (Iyer et Rajkumar, 2017).

2.3 Les champignons endophytes

Les champignons endophytes sont des microorganismes qui colonisent les tissus internes des plantes sans provoquer de symptômes évidents chez les plantes hôtes (Porrás-Alfaro et Bayman, 2011), ils sont présents dans presque toutes les plantes (Wang et Dai, 2011), et présentent une grande diversité, majoritairement issus du phylum *Ascomycota* (Arnold, 2007). Les champignons endophytes possèdent deux modes de transmission différents : verticale et horizontale. Ces modes de transmission peuvent dépendre des conditions environnementales, telles que, l'humidité et la bonne hydratation du sol (Tintjer *et al.*, 2008).

- La transmission verticale se produit lorsque l'organisme reçoit du matériel génétique provenant de son ancêtre. Elle se caractérise par la colonisation d'un nouvel hôte, qui est la descendance de l'hôte principal lui-même infecté. Les hyphes des endophytes fongiques pénètrent alors dans les graines de pollen ou propagules de la plante hôte. Par conséquent, il permet de contaminer la descendance de l'hôte principal et les endophytes fongiques restent les mêmes génétiquement (dissémination par reproduction asexuée) (Miral, 2018).

- La transmission horizontale se caractérise par la colonisation d'un nouvel hôte n'ayant, la plupart du temps pas de lien avec l'hôte primaire par la dissémination de spores par un vecteur de dispersion. Après germination, l'hyphe pénètre et colonise le nouvel hôte soit par les stomates soit par pénétration directe au travers de l'épiderme (Clay et Schardl, 2002).

2.3.1 Les associations plante-champignons

Il existe trois types d'interactions entre la plante et les champignons :

- **Types 1 antagoniste** : la phase de reproduction sexuée de la plante est supprimée par la formation de stromas épiphytes sur les inflorescences en développement. Cela permet aux champignons endophytes de se propager horizontalement pendant le stade de reproduction sexuée et la libération d'ascospores.
- **Type 2 pleiotropique** : les stromas se forment sur certains thalles alors que sur d'autres le champignon se développe dans l'inflorescence qui produit des graines infectées. Cette association intermédiaire entre les types 1 et 3.
- **Type 3 mutualiste** : le champignon endophyte croît dans l'ovule en développement au sein d'une inflorescence et « infecte » les semences. Tout au long du développement de la plante, le mycélium est sous une forme strictement endophyte, sa reproduction est asexuée (Repussard *et al.*, 2013).

2.3.2 Avantages et inconvénients de la symbiose pour les champignons endophytes

L'espace intercellulaire est une niche pour les champignons endophytes, dans laquelle il existe peu de concurrence avec d'autres microorganismes, et une source de nutriments : les glucides, les acides organiques, les composés azotés et les ions inorganiques. La plante protège les champignons des environnements extérieurs et intérieurs. L'hyphe est en contact étroit avec la cellule végétale mais ne semble pas développer de structures d'alimentations particulières (Repussard *et al.*, 2013).

2.3.3 Quelques exemples de champignons endophytes

2.3.3.1 Les champignons endophytes micorzyziens

On appelle des mycorhizes, du grec "Mukes", qui signifie champignon et "Rhiza," qui signifie racine (Sahraoui et Ioune, 2013). Les mycorhizes sont des unions durables, basée sur l'échange mutuel de métabolites entre les racines des plantes et certains

champignons présents dans le sol. Le nouvel organe mixte est formé de tissu de la plante hôte et du champignon mycorhizien (ou symbiote fongique). Grâce à cette relation symbiotique, chaque partenaire optimisera son développement (Châtaigner et Duponnois, 2017, Sahraoui et Ioune, 2013).

Les endomycorhizes (du grec Endon : à l'intérieur) sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales (Duponnois *et al.*, 2013). Le terme fait référence à la présence de structures intracellulaires - vésicules et arbuscules qui se forment dans la racine au cours des différentes phases de développement. Ces mycorhizes sont le groupe le plus souvent recensé, car elles se trouvent sur une vaste gamme taxonomique de plantes, tant herbacées que ligneuses. Le symbiote végétal va des bryophytes aux angiospermes. Les hyphes aseptisés pénètrent dans les cellules corticales des racines et forment des vésicules et des arbuscules caractéristiques. Le plasmalemme de la cellule hôte invagine et enferme les arbuscules. Les champignons mycorhiziens à arbuscules appartiennent à neuf genres : *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Archaeospora*, *Gerdemannia*, *Paraglomus* et *Geosiphon*, la seule endosymbiose fongique connue avec des cyanobactéries (Das et Varma, 2009, Duponnois *et al.*, 2013).

2.3.3.2 Les champignons endophytes des graminées (genre *Neotyphodium*)

Les champignons endophytes des graminées les plus fréquents appartiennent à 7 genres de la famille des *Clavicipitaceae*, la tribu des *Balansiae* : *Atkinsonella*, *Balansia*, *Epichloë*, *Myriogenospora*, *Neotyphodium*, *Nigrocornus* et *Parepichloë*. Les champignons endophytes du genre *Neotyphodium* désignent la forme anamorphe (asexuée) des champignons du genre *Epichloë*. La spécificité vis-à-vis de leur hôte est forte ; les *Neotyphodium* ne sont associés qu'à une seule sous-famille de *Poaceae* : les *Pooideae*. Les *Neotyphodium* se reproduisent de manière strictement asexuée par transmission verticale. L'hyphes se développe dans l'épi, dans les méristèmes floraux, puis dans les ovules. Il pénètre ensuite dans l'embryon et infecte une nouvelle génération de graines. *Neotyphodium* colonise l'espace intercellulaire de toutes les parties de la graminée. Un gradient de concentration croissant de la base vers la région apicale a été mis en évidence. L'hyphes est beaucoup plus ramifié au niveau des méristèmes de la partie basale ou inférieure, que dans les feuilles en croissance ou matures (Repussard *et al.*, 2013, Duponnois *et al.*, 2013).

2.4 Les bactéries endophytes

Les bactéries endophytes sont des bactéries présentes à l'intérieur des tissus végétaux et qui peuvent provoquer des maladies dans certaines conditions et chez différents génotypes d'hôtes. Plusieurs études ont prouvé que ces bactéries ont la capacité de favoriser la croissance des plantes (Bai *et al.*, 2002, Compant *et al.*, 2011).

De nombreux endophytes bactériens proviennent de l'environnement de la rhizosphère, de rhizodépôts. Les chercheurs ont suggéré que la pénétration des endophytes bactériens dans les racines se fait par la colonisation des poils racinaires. Dans une certaine mesure, des sécrétions sont également produites à la surface des tiges et des feuilles (Abedinzadeh *et al.*, 2018). On les retrouve chez la plupart des espèces végétales, généralement en moindre quantité que les pathogènes, soit de façon latente ou colonisant activement, localement ou de façon généralisée les tissus des végétaux (Maheshwari *et al.*, 2020). Les endophytes ont été isolés, observés, étudiés chez une large sélection d'espèce de plantes de Monocotylédones et Dicotylédones, allant des espèces ligneuses telles que les chênes, les poivriers, le cerisier, le citronnier, vers les espèces herbacées comme les betteraves sucrières, le maïs, la canne à sucre, les choux, le trèfle et les tomates (Kobayashi et Palumbo, 2000). La densité de population des endophytes est très variable et dépend de l'espèce bactérienne, du génotype de l'hôte, de son stade de développement et des conditions environnementales (del Barrio-Duque *et al.*, 2019).

Les bactéries endophytes associés aux plantes ont amélioré la croissance des plantes, participent à la transformation des nutriments du sol (De Meyer *et al.*, 2015), augmentent l'efficacité de la solubilisation des phosphates, aident à la réduction des stress abiotiques, l'amélioration phénotypique de l'architecture racinaire (Zhang *et al.*, 2018).

2.4.1 Distribution

Les bactéries endophytes représentent un groupe écologiquement hétérogène. Elles se rencontrent au niveau du système racinaire, du système caulinaire et des feuilles (McInroy et Kloepper, 1995a) et peuvent être aussi présentes dans d'autres parties de la plante telles que les fruits, les tubercules, les graines et les ovules, dans les écorces, les chaumes des tiges. D'autre part, des études plus poussées ont démontré qu'elles sont aussi présentes dans le xylème, notamment attachées à la paroi des vaisseaux (Wilson, 2000).

2.4.2 Endophytes Rhizobiens

Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) sont un groupe hétérogène de bactéries du sol qui colonisent les racines des plantes et peuvent favoriser leur croissance par une grande variété de mécanismes comme la solubilisation du phosphate, la production de sidérophores, la fixation biologique de l'azote (Figure 03)...(Bhattacharyya et Jha, 2012). Les rhizobia sont d'abord définis par leur aptitude à induire la formation de nodules fixateurs d'azote sur les racines ou les tiges des plantes et à réduire l'azote atmosphérique en ammonium assimilable par la plante. Cette réaction est catalysée par un complexe enzymatique nitrégénase. Tous les rhizobia caractérisés sont des bactéries du sol à Gram négatif, généralement mobiles grâce à la présence d'un ou plusieurs flagelles (Long, 1996, Shishido *et al.*, 1996).

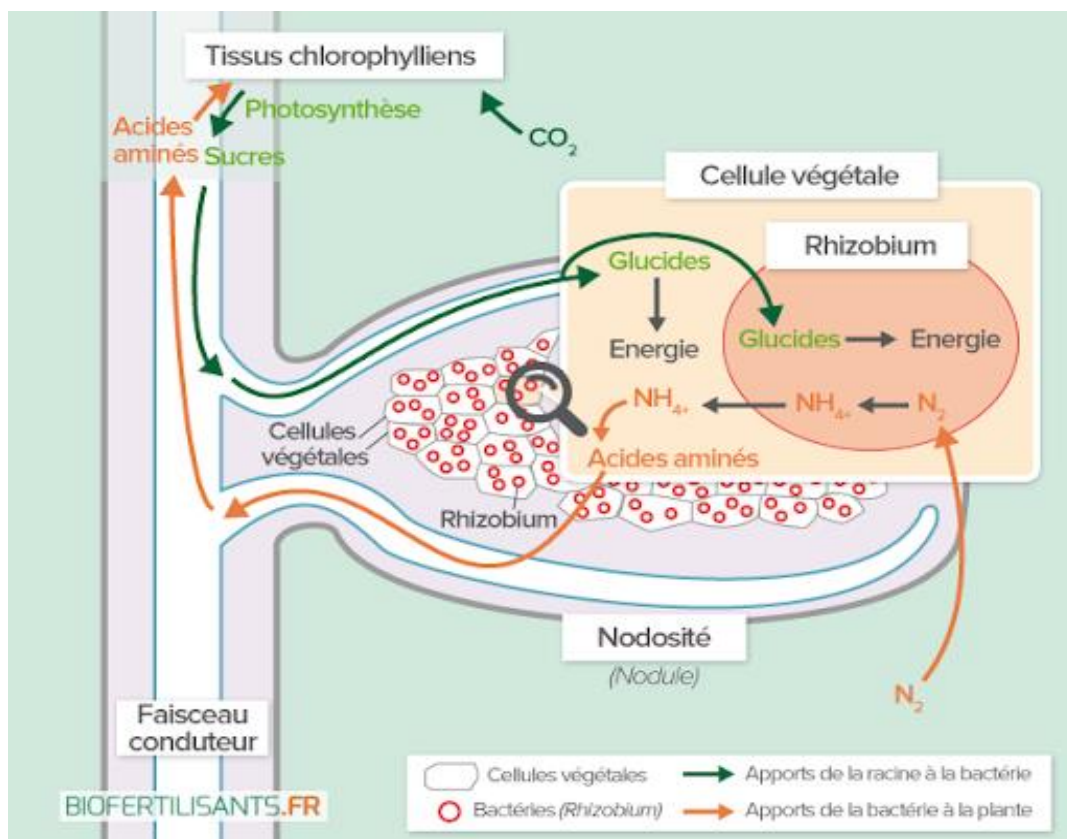


Figure 3. Fixation d'azote à partir des nodules du rhizobium (Bhattacharyya et Jha, 2012).

Dans les racines, circulent des glucides et composés carbonés (issus du métabolisme de la plante et de la photosynthèse), qui servent de nourriture pour la croissance des bactéries (flèches vertes). En parallèle, la bactérie prélève le diazote atmosphérique N_2 et le transforme en NH_4^+ (grâce à la nitrégénase) qui va pouvoir être assimilée par la plante.

2.4.3 Endophytes non Rhizobiens

Les bactéries endophytes non rhizobiennes sont très diversifiées et leurs fonctions sont généralement associées à leurs activités de promotion de la croissance des plantes. Ils sont également connus comme des "auxiliaires", améliorant l'efficacité de la symbiose rhizobium-légumineuses (Downie, 2014, Mekkiou, 2005).

Les *Pseudomonadales*, les *Enterobacteriales*, et certains *Bacilli* et *Paenibacilli* sont parmi les taxons des NRE les plus communément trouvés dans les structures végétales souterraines, que les approches d'analyse des microbiomes soient dépendantes ou non de la culture. A titre d'exemple d'une étude de culture dépendante ont montré que les genres *Enterobacter* et *Pseudomonas* étaient les genres les plus fréquemment identifiés dans les racines de pois chiche. De plus, le genre *Micromonospora* a été identifié comme étant communément associé aux nodules des légumineuses, et que les nodules de plusieurs légumineuses peuplés de NRE comprenaient au moins les genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Xanthosomas*, *Agromyces*, *Microbacterium*, *Curtobacterium* et *Micromonospora*, ainsi que des membres de la famille des *Enterobacteriaceae* (Menéndez et Paço, 2020, Maheshwari *et al.*, 2019).

Dans les études de cultures indépendantes, que l'on trouve couramment dans les microbiomes racinaires (Tableau 01), les NREs les plus fréquemment isolés sont les ordres *Sphingomonadales*, *Enterobacteriales*, *Burkholderiales*, *Caulobacterales*, et *Rhodospirillales*, du phylum *Proteobacteria*, et le genre *Syntrophomonas* du phylum *Firmicutes* sont les plus abondantes dans les racines entières de *Trifolium*. Les protéobactéries et les *Firmicutes* sont les phyla avec les plus grandes abondances d'unités taxonomiques opérationnelles (OTU) dans les microbiomes de l'endosphère des racines de riz. Dans les racines de maïs, l'embranchement des protéobactéries représente environ 85 % du microbiome racinaire total. La famille des *Enterobacteriaceae* et les genres *Burkholderia* (Considérés comme des β -rhizobia), *Herbaspirillum*, *Curvibacter*, *Acinetobacter*, *Stenotrophomonas*, *Pseudomonas* (protéobactéries), *Stenotrophomonas* et *Curtobacterium* (actinobactéries) étaient significativement enrichis dans les racines de maïs (Menéndez et Paço, 2020, Maheshwari *et al.*, 2019).

Tableau 01. Les endophytes non rhizobiennes et leurs plantes hôtes

Plantes hôte	Endophytes non rhizobiennes	Références
Maïs	<i>Burkholderia pickettii</i> <i>Klebsiella variicola</i> <i>Bacillus megaterium</i> <i>Arthrobacter globiformis</i> <i>Microbacterium testaceum</i>	(Rodrigues <i>et al.</i> , 2008). (Jiang <i>et al.</i> , 2008) (Ahmad <i>et al.</i> , 2008). (Thakuria <i>et al.</i> , 2004).
Soja	<i>Enterobacter sakazakii</i> <i>Enterobacter agglomerans</i> <i>Klebsiella pneumoniae</i> <i>Klebsiella oxytoca</i> <i>Pseudomonas citronellolis</i> <i>Pantoea</i> sp.	(Tian <i>et al.</i> , 2008).
Pomme de terre	<i>Enterobacter asburiae</i> <i>Klebsiella</i> sp. <i>Pantoea agglomerans</i> <i>Paenibacillus odorifer</i>	(López-López <i>et al.</i> , 2010). (McInroy et Kloepper, 1995b). (Zinniel <i>et al.</i> , 2002).
Les bananes	<i>Klebsiella variicola</i>	(Amarger <i>et al.</i> , 1997).
Canne à sucre	<i>Klebsiella variicola</i>	(Amarger <i>et al.</i> , 1997).
Le blé	<i>Klebsiella</i> sp. <i>Mycobacterium</i> sp. <i>Streptomyces</i>	(Van Berkum <i>et al.</i> , 1998). (Verma <i>et al.</i> , 2004). (Verma <i>et al.</i> , 2004).
Carottes	<i>Klebsiella terrigena</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas putida</i> <i>Staphylococcus saprophyticus</i> <i>Salmonella enterica</i>	(Asis Jr et Adachi, 2003). (Van Berkum <i>et al.</i> , 1998).
Le riz	<i>Azospirillum caulinodans</i> <i>Sphingomonas paucimobilis</i> <i>Burkholderia</i> sp. <i>Herbaspirillum seropedicae</i> <i>Klebsiella variicola</i>	(Engelhard <i>et al.</i> , 2000).

	<i>Serratia</i> sp. <i>Serratia marcescens</i> <i>Sphingobacterium</i> sp.	
Plants d'agrumes	<i>Enterobacter cloacae</i> <i>Bacillus</i> sp. <i>Methylobacterium mesophilicum</i> <i>Burkholderia cepacia</i> <i>Pantoea agglomerans</i> <i>Curtobacterium flaccufaciens</i> <i>Nocardia</i> sp.	(Araújo <i>et al.</i> , 2001).

2.4.3.1 Actinobactéries endophytes

Les actinobactéries sont des bactéries à Gram positif avec une teneur élevée en GC. Elles sont une composante importante de la diversité microbienne, elles habitent principalement le sol et sont isolées à partir d'habitats et d'environnements divers et même inhabituels. Les espèces les plus fréquemment observées appartiennent aux genres *Nocardia*, *Micromonospora* et *Streptomyces* sont les plus abondants. Elles persistent à l'intérieur de l'hôte végétal pendant de longues périodes sans causer de symptômes désordonnés observables, possèdent la capacité d'inhiber ou de tuer une grande variété de microorganismes pathogènes nuisibles (Kalam *et al.*, 2017, Diarra *et al.*, 1996).

Chapitre 2

Endophytisme

1 Mode de vie des NRE

Une étude suggère que, bien que les NRE ne puissent pas coloniser les nodules des plantes par elles-mêmes, elles peuvent coloniser les tissus végétaux par des mécanismes d'entrée par fissure ou en envahissant le cordon d'infection rhizobien. L'inoculation des cultures avec de tels rhizobiums et endophytes efficaces favorisant la croissance des plantes peut guérir les problèmes de perte de fertilité du sol, de fluctuation des conditions climatiques et de lutter contre les attaques des pathogènes, ravageurs, etc. Pour que les inoculants bactériens réussissent à améliorer la croissance et la productivité des plantes, des facteurs comme l'exsudation par les racines des plantes. Des recherches supplémentaires peuvent être inévitables pour comprendre la présence des bactéries non rhizobiennes dans les nodules des racines et leur effet sur la fixation biologique de l'azote « *Biological Nitrogen Fixation* » (BNF) (Menéndez et Paço, 2020).

Les 3 stratégies de vie des NRE dans les plantes :

Les endophytes obligatoires sont incapables de proliférer à l'extérieur des plantes et sont probablement transmis par les graines plutôt que par la rhizosphère.

Les endophytes facultatifs vivent librement dans le sol, mais colonisent les plantes lorsque l'occasion se présente par une infection coordonnée.

Les endophytes passifs ne cherchent pas activement à coloniser les plantes mais le font à la suite d'événements stochastiques comme des blessures ouvertes le long des poils absorbants (Hardoim *et al.*, 2008).

2 Types de transmission des endophytes dans les plantes

Les plantes sont les hôtes de communautés complexes de bactéries endophytes qui colonisent l'intérieur des tissus souterrains et aériens. Les bactéries vivant à l'intérieur des tissus végétaux en tant qu'endophytes peuvent être acquises horizontalement à partir de l'environnement à chaque nouvelle génération, ou transmises verticalement de génération en génération via les semences (Frank *et al.*, 2017).

La plupart des bactéries endophytes sont susceptibles d'être transmises horizontalement. Premièrement, la diversité des bactéries dans les graines et les semis élevés dans des conditions stériles est généralement plus faible que la diversité des plantes cultivées dans le sol. Ce qui suggère que la majorité des endophytes sont acquis dans l'environnement (Hardoim *et al.*, 2012). Deuxièmement, les bactéries endophytes sont souvent des

généralistes, car les propriétés bénéfiques des endophytes peuvent typiquement transférer à des plantes apparentées éloignées. Les généralistes bactériens qui infectent de nombreuses espèces différentes de plantes doivent se déplacer horizontalement entre elles, et il est peu probable qu'elles soient strictement transmises verticalement (Compant *et al.*, 2005, Ahemad et Khan, 2011a, Khan *et al.*, 2012).

2.1 Transmission verticale

2.1.1 Transmission verticale par les semences

Des bactéries ont été détectées dans les graines stérilisées en surface de diverses espèces, y compris des plantes cultivées comme la luzerne (Charkowski *et al.*, 2001), le maïs (Liu *et al.*, 2013, Johnston-Monje et Raizada, 2011), le haricot (López-López *et al.*, 2010), et l'arbre sud-américain *Anadenanthera colubrina* (Alibrandi *et al.*, 2018). Les bactéries qui sont trouvées dans différentes parties de la graine, y compris l'enveloppe, l'endosperme et les tissus embryonnaires (Mitter *et al.*, 2017, Compant *et al.*, 2011), elles ont tendance à appartenir à des genres spécifiques, en particulier *Bacillus* et *Pseudomonas*, mais aussi *Paenibacillus*, *Micrococcus*, *Staphylococcus*, *Pantoea* et *Acinetobacter* (Truyens *et al.*, 2015).

Il existe des preuves que certains endophytes de semences ont des effets bénéfiques sur l'hôte, les endophytes indigènes peuvent contribuer à la libération de la dormance des graines par la production de cytokinines et des interactions entre les hormones bactériennes et végétales. D'autres endophytes des graines peuvent favoriser la germination et la croissance des plantes dans des conditions environnementales difficiles (Goggin *et al.*, 2015).

2.1.2 Transmission verticale via le pollen

L'un des moyens possibles pour les endophytes de pénétrer dans les graines est de passer par les gamètes mâles. Des endophytes sont identifiées à l'intérieur et à la surface du pollen de différentes espèces végétales. Les grains de pollen sont exposés à l'environnement extérieur, et peuvent être colonisés horizontalement à partir de l'atmosphère, ou par l'intermédiaire de pollinisateurs ou d'autres animaux. Si les bactéries présentes dans ou sur pollen proviennent de l'intérieur de la plante, leur transfert vers les graines et les plantules constituerait une transmission verticale (Figure 4) (Truyens *et al.*, 2015).

2.1.3 Transmission verticale vers les racines

Les bactéries résidant dans la rhizosphère pourraient également avoir le potentiel de pénétrer et de coloniser les racines des plantes. Ce micro-écosystème est largement connu comme l'une des principales sources de colonisation endophytique (Hallmann *et al.*, 1997). Ainsi, les endophytes utilisent différents mécanismes pour s'introduire dans les tissus végétaux, en particulier dans les racines (Figure 04). Le mode d'entrée le plus courant des bactéries endophytes dans les tissus végétaux est par les fissures des racines primaires et latérales, ainsi que par diverses blessures tissulaires survenant à la suite d'un accident (Sørensen et Sessitsch, 2007).

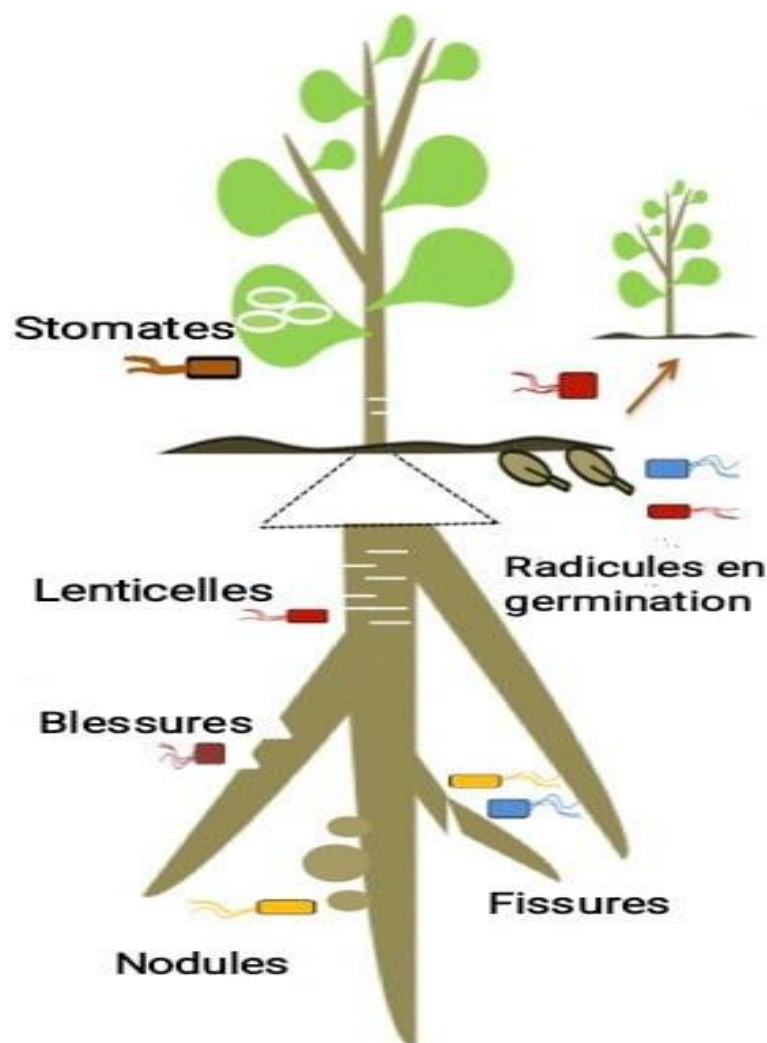


Figure 04. Transmission verticale des endophytes dans les plantes (Santoyo *et al.*, 2016)

La voie d'entrée la plus courante est celle des racines, à travers les cellules ciliées des racines primaires et latérales, les fissures et les blessures des racines, ainsi que l'hydrolyse des cellules racinaires. Les autres voies d'entrée sont les stomates, en particulier sur les feuilles et les jeunes tiges, les lenticelles et les radicules germées. La transmission verticale des semences est également un autre moyen d'hériter des endophytes à travers les générations de plantes hôtes.

2.2 Transmission horizontale

2.2.1 Colonisation endophytique de la spermosphère

La graine en germination est entourée par la spermosphère qui est une zone à courte vie et microbiologiquement dynamique, où les bactéries peuvent avoir des effets bénéfiques sur la germination (Nelson, 2004, Schiltz *et al.*, 2015). L'exsudation du carbone par la graine sous forme des sucres, des protéines et des acides gras peut être considérée comme une source d'énergie pour les endophytes, ce processus peut altérer la composition bactérienne du sol qui entoure la graine. La mise en place des interactions bénéfiques sont juxtaposées par les relations présélectionnées par la plante (Roberts *et al.*, 2009). La différence entre les bactéries endophytes de la spermosphère et ceux de la rhizosphère indique que la sélection spécifique des microorganismes est contrôlée par les graines elles même (les bactéries endophytes sélectionnées peuvent coloniser la graine semée en quelques heures) (Frank *et al.*, 2017).

2.2.2 Colonisation des racines

Les plantes sélectionnent certains consortiums microbiens, où certaines bactéries qui sont plus aptes à envahir la surface des racines (en formant des biofilms). C'est pour cela la colonisation bactérienne racinaire est un processus actif (Abedinzadeh *et al.*, 2019). Cette colonisation suit un ordre chronologique qui commence de la surface des racines, puis dans les tissus internes, et enfin, dans les vaisseaux du xylème des entre-nœuds et des feuilles. Les endophytes pénètrent l'endosphère racinaire par un mécanisme de sécrétion enzymatique c'est l'endoglucanase qui dégrade la paroi cellulaire (dégradation de l'endopolygalacturonase). Selon plusieurs études, l'entrée est facilitée par des fissures dans les racines car les bactéries ont été localisées aux sites d'émergence des racines latérales et aux extrémités des racines (Iyer et Rajkumar, 2017).

2.2.3 Entrée dans les tissus aériens

Les transporteurs environnementaux comprennent l'atmosphère, la pluie, le sol, les pollinisateurs ou d'autres insectes. Les endophytes peuvent pénétrer dans les tissus aériens via les surfaces aériennes, notamment la tige, les feuilles, les fleurs (anthosphère)... Il existe des preuves suggérant que les bactéries pénètrent dans les feuilles et les tiges par les stomates (Correa-Galeote *et al.*, 2018).

2.2.3.1 Dispersion aérienne des microbiomes végétales

La phyllosphère est la partie aérienne de la plante, elle est considérée comme l'un des habitats microbiens les plus répandus sur la planète. Les épiphytes des plantes peuvent coloniser la plante de l'intérieur. De nombreuses bactéries de la phyllosphère sont probablement transmises par les bioaérosols, qui sont de minuscules particules comprenant des bactéries, des champignons, des virus ou du pollen, libérées dans l'atmosphère par des environnements terrestres et marins (Frank *et al.*, 2017).

2.2.3.2 Colonisation endophytique des feuilles par les stomates

Des études sur des bactéries endophytes ont montré qu'elles peuvent utiliser des ouvertures dans l'épiderme des plantes, notamment des stomates (ouvertures dans la partie aérienne des plantes qui permettent et contrôlent les échanges gazeux et la transpiration de l'eau entre les plantes et l'atmosphère), les lenticelles (pores surélevés dans la tige des plantes ligneuses qui permettent également les échanges gazeux) et les cloques (pores qui sécrètent de l'eau, généralement près des bords des feuilles). Les bactéries endophytes pénètrent dans les stomates sans nuire à la plante (Arnaud et Hwang, 2015, Carrell *et al.*, 2016). D'autres preuves soutenant la colonisation de bactéries bénéfiques dans les stomates proviennent de l'étude d'*Azospirillum brasiliense*. Lorsqu'elles sont appliquées au maïs en pulvérisation foliaire (pour contrôler l'entrée dans le sol), les bactéries ne peuvent pas survivre dans l'espace foliaire, mais colonisent à l'intérieur des feuilles et des tiges, éventuellement par le biais des stomates (Frank *et al.*, 2017).

2.2.4 Transmission des endophytes par les insectes

Les insectes qui se nourrissent de plantes peuvent être porteurs de maladies végétales. Ces insectes ont des pièces buccales perçantes et suceuses, qui peuvent percer les cellules du phloème ou du xylème et d'en aspirer le contenu, et parfois propager des agents pathogènes des plantes. La flore endophyte n'existe pas seulement dans les tiges dont se nourrissent les insectes, mais aussi dans l'ensemble de la plante réceptrice, y compris les racines. Par conséquent, les insectes se nourrissant de sève sont des vecteurs potentiels du microbiome bénéfique ou commensal des plantes (Frank *et al.*, 2017).

3 Effets des endophytes sur les plantes

Les endophytes ont des caractéristiques impliquées dans la facilitation de l'acquisition des nutriments, la production de phytohormones et la modulation de leurs niveaux, la tolérance aux stress abiotiques ou biotiques, la production de sidérophores et d'autres métabolites, et l'induction de la résistance aux maladies, l'amélioration de la qualité de vie des plantes (Del Barrio-Duque *et al.*, 2019).

Les bactéries fonctionnent principalement sous forme de consortiums dans divers microbiomes naturels. Cependant, la base moléculaire des associations plantes-NRE reste mal comprise, du moins par rapport à ce que l'on sait des relations symbiotiques entre les légumineuses et les endophytes sont très complexes. Dans le cas particulier des légumineuses, les NRE vivant dans les nodules agissent certainement en symbiose pour augmenter la croissance, la santé et la survie des plantes (Menéndez et Paço, 2020).

3.1 Production de phytohormones et promotion de la croissance des racines

Les hormones végétales sont des messagers chimiques qui influent sur la capacité d'une plante à réagir à son environnement. Il existe cinq grands groupes d'hormones : les auxines, les gibbérellines, l'éthylène, les cytokinines et l'acide abscissique. L'acide indole-3-acétique (AIA) (Tableau 2) est considéré généralement comme la plus importante auxine native. Il fonctionne comme une molécule signal importante dans la régulation du développement des plantes, y compris l'organogenèse (croissance des racines), réponses tropicales, les réponses cellulaires telles que l'expansion, la division et la différenciation cellulaires, et la régulation des gènes. La production de composés semblables à l'auxine augmente la production et la germination des graines ainsi que la croissance des pousses et le tallage. 65 bactéries endophytes ont été isolées à partir de la tige, de la racine et des nodules de deux variétés de soja, et 56 isolats étaient capables de produire de l'AIA dans différentes conditions à différentes concentrations (Dudeja et Giri, 2014). Un total de 166 bactéries endophytes provenant des racines du pois chiche (*Cicer arietinum*), du pois (*Pisum sativum*) et de luzerne (*Medicago sativa*) dont la majorité d'entre elles ont favorisé la croissance des racines (Verma *et al.*, 2021).

3.2 Solubilisation du phosphore

Un autre attribut bénéfique important des bactéries endophytes est la solubilisation du phosphore (P) (Tableau 2). L'amélioration de la fertilité des sols est l'une des stratégies les

plus courantes pour augmenter la production agricole. La fixation biologique de l'azote est très importante pour améliorer la fertilité des sols, la solubilisation du phosphate est aussi importante. Le P est l'un des principaux macronutriments essentiels à la croissance et au développement biologiques. Les microorganismes offrent un système de secours biologique capable de solubiliser le P inorganique insoluble du sol et de le rendre disponible pour les plantes. La capacité de certains microorganismes à convertir le P insoluble en une forme accessible, comme l'orthophosphate, et à le rendre disponible pour les plantes. Les bactéries sécrètent des acides organiques et des phosphatases pour solubiliser le P (Hossain et Lundquist, 2016).

3.3 Production de métabolites

Les bactéries endophytes produisent divers types de métabolites secondaires comme les antibiotiques, les acides organiques, l'ammoniac, les enzymes et les hormones de croissance (type d'acides organiques) (Tableau 2). Ces métabolites ont un effet bénéfique direct ou indirect sur la plante. L'ammoniac répond à la demande en azote des plantes et les acides organiques aident à la solubilisation des nutriments insolubles. Dudeja et Giri (2014) ont signalé la production de métabolites par les endophytes, ils ont trouvé que sur 10⁹ bactéries endophytes, 33 % produisaient du peptide, 33 % produisaient l'enzyme pectinase et 51 % produisaient l'enzyme cellulase.

3.4 Production de sidérophores

Les sidérophores bactériens sont des composés de faible poids moléculaire ayant une grande affinité de chélation du fer (III) qui sont responsables de la solubilisation et du transport du fer (III) dans les cellules bactériennes. Le fer est un minéral essentiel et sa séquestration par des sidérophores bactériens spécifiques peut induire le développement de maladies végétales (Menéndez et Paço, 2020).

L'acquisition du fer à partir des sidérophores produits par des espèces microbiennes (Tableau 2) a été décrite pour *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium* (Martinez *et al.*, 1990) et *Actinobacillus pleuropneumoniae* (Diarra *et al.*, 1996). Lacava *et al.* (2006) ont évalué la capacité de *Methylobacterium* sp. isolée en tant que bactérie endophyte à produire des sidérophores. Toutes les souches de *Methylobacterium* sp. testées étaient « Milieu Chrome Azurol S » CAS-positives pour la production de sidérophores.

3.5 Activités de biocontrôle

Les endophytes jouent un rôle important dans la protection des plantes hôtes contre les agents pathogènes. Les endophytes ne sont pas affectés par la compétition des microorganismes du sol et la colonisation des tissus végétaux. Ils peuvent pénétrer dans les cellules végétales, stimuler la réponse de défense de la plante et produire des métabolites antifongiques *in situ* (Tableau 2). Le rôle potentiel d'un grand nombre de microorganismes endophytes comme agents de lutte biologique anti-fusarium a été étudié (Verma *et al.*, 2021).

Tableau 2. NRE et leurs effets sur la promotion de la croissance des plantes.

NRE	Caractéristiques de promotion de la croissance des plantes	Références
<i>Pseudomonas putida</i>	AIA, sidérophores, HCN, ammoniac, exopolysaccharides, solubilisation du P	(Ahemad et Khan, 2011a)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	AIA, sidérophores, HCN, ammoniac, exopolysaccharides, solubilisation du P	(Ahemad et Khan, 2010a)
<i>Klebsiella</i> sp.	AIA, sidérophores, HCN, ammoniac, exopolysaccharides, solubilisation du P	(Ahemad et Khan, 2011b)
<i>Enterobacter asburiae</i>	AIA, sidérophores, HCN, ammoniac, exopolysaccharides, solubilisation du P	(Ahemad et Khan, 2010b)
<i>Acinetobacter</i> sp.	AIA, P solubilisation, sidérophores	(Rokhbakhsh-Zamin <i>et al.</i> , 2011)
<i>Pseudomonas</i> sp.	AIA, sidérophores	(Ma <i>et al.</i> , 2011)
<i>Psychrobacter</i> sp.	Mobilisation des métaux lourds.	(Ma <i>et al.</i> , 2011)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> 4EA <i>Pseudomonas</i> sp.	Sidérophores	(Naik et Dubey, 2011)
<i>Ochrobactrum cytisi</i> , <i>Bacillus</i> sp. PSB10	AIA, sidérophores, HCN, Ammoniac	(Wani et Khan, 2010)
<i>Paenibacillus polymyxa</i>	AIA, sidérophores	(Phi <i>et al.</i> , 2010)
<i>Rahnella aquatilis</i>	Solubilisation du P, AIA, ACC désaminase	(Mehnaz, 2011)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Sidérophores	(Braud <i>et al.</i> , 2009)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Ralstonia metallidurans</i>	Sidérophores	(Braud <i>et al.</i> , 2009)
<i>Proteus vulgaris</i>	Sidérophores	(Braud <i>et al.</i> , 2009)
<i>Pseudomonas</i> sp.	Solubilisation du P, AIA, sidérophores, HCN, activité de biocontrôle	(Braud <i>et al.</i> , 2009)

Chapitre 3

Interactions entre les légumineuses et les bactéries endophytes

Les bactéries NRE sont présentes dans plusieurs espèces végétales, suggérant une présence ubiquitaire dans presque toutes les plantes supérieures (Luo *et al.*, 2012). La structure de ces communautés dépend des facteurs biotiques et abiotiques du sol qui affectent la survie des bactéries, des facteurs de l'hôte qui permettent la colonisation et des déterminants microbiens qui affectent la capacité des endophytes à se reproduire (Gaiero *et al.*, 2013). L'application de nouveaux outils tels que les technologies de séquençage de nouvelle génération dans l'étude de la flore endophyte des plantes montre que sa composition est largement sous-estimée (Hardoim *et al.*, 2015).

1 Les signaux chimiotactiques entre les plantes et les endophytes

Les bactéries endophytes envahissent et colonisent les tissus internes des plantes. Elles utilisent les métabolites organiques des plantes pour leur croissance et leur survie, et évitent les réponses de défense de l'hôte. Le principal site d'entrée des endophytes dans les tissus végétaux est la zone racinaire (Compant *et al.*, 2005, Gaiero *et al.*, 2013) mais ils peuvent également envahir les tissus aériens (Chi *et al.*, 2005). Les bactéries NRE peuvent pénétrer par les fleurs de la plante, et peuvent être trouvées dans les fruits. Une autre façon d'invasion de la plante hôte est l'infection des graines, assurant ainsi leur présence dans de nouvelles plantes (Ibáñez *et al.*, 2017).

Les signaux chimiotactiques jouent un rôle très important dans la première étape de la colonisation de la surface racinaire. De plus, ils peuvent améliorer leurs performances compétitives et réguler l'expression des gènes impliqués dans les tissus végétaux invasifs (Compant *et al.*, 2010, Compant *et al.*, 2005). Pendant ce temps, la plante hôte reconnaît et sélectionne les bactéries bénéfiques avec lesquelles elle s'associe, par conséquent, la communauté bactérienne endophyte peut être différente de la communauté bactérienne de la rhizosphère. Par conséquent les associations microorganismes-microorganismes et microorganismes-plantes sont impliqués dans le processus de colonisation des tissus végétaux. Le dialogue croisé entre les plantes hôtes et les bactéries endophytes potentielles commence par des molécules de signalisation libérées par les racines des plantes (Bais *et al.*, 2004).

Les signaux chimiques et les nutriments sécrétés par les racines régulent et déterminent l'abondance et la diversité des bactéries qui colonisent la racine des plantes (Ibáñez *et al.*, 2017), le système de détection du quorum « *Quorum Sensing* » (QS) des endophytes potentiels joue un rôle important dans la colonisation des tissus végétaux, car il

régule l'expression des gènes bactériens impliqués dans ce processus. Les signaux QS les plus courants chez les bactéries Gram-négatives sont les N-Acyl Homosérine Lactones (AHL) tandis que chez les bactéries Gram-positives, ce sont des peptides (Gaiero *et al.*, 2013, Kleerebezem *et al.*, 1997). Il est bien connu que les plantes peuvent affecter positivement ou négativement les réponses QS dépendantes des AHL (Gaiero *et al.*, 2013).

Une fois que NRE potentiel est attiré par les racines de la plante, il doit s'y attacher. Les pili de type IV sont essentiels à l'adhésion et à la colonisation bactériennes aux surfaces des cellules hôtes. De plus, les composants de surface, les exopolysaccharides (EPS) et les lipopolysaccharides (LPS), des bactéries Gram-négatives participent à l'attachement et à la colonisation. En outre, la reconnaissance plante-bactérie peut être régulée par des effecteurs bactériens délivrés dans les cellules végétales par un système de sécrétion protéique de type III (Carvalho *et al.*, 2016).

Une fois que les bactéries endophytes potentielles sont attirées par la racine et se fixent à sa surface, elles se multiplieront et atteindront une densité de population qui leur permet de former des biofilms. La formation de biofilms permet aux bactéries du sol non sporulées de coloniser leur habitat environnant. Les principaux composants des biofilms sont l'eau et les cellules bactériennes. Le deuxième composant le plus important est la matrice EPS, qui constitue une barrière physique pour empêcher la diffusion de substances défensives de l'hôte et protéger contre le stress environnemental. Les composants mineurs comprennent des macromolécules comme les protéines, l'ADN et d'autres produits libérés par la lyse cellulaire (Rinaudi et Giordano, 2010, Meneses *et al.*, 2011). Meneses *et al.* (2011) ont prouvé que la biosynthèse des EPS est nécessaire à la formation du biofilm de *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5 et à la colonisation endophytique des racines, car lorsqu'ils ont éliminé un gène impliqué dans la biosynthèse des EPS, les bactéries mutantes ont été éliminées. Les bactéries mutantes présentaient des défauts de formation de biofilm, de l'attachement à la surface des racines et de la colonisation endophytique.

La reconnaissance des signaux bactériens par les plantes est principalement assurée par les récepteurs kinases de la plante « *Receptor-Like Kinase* » (RLK), telles que les récepteurs kinases riches en leucine « *Leucine-Riche Repeat Receptor-Like Kinase* » (LRR-RLKs), les kinases associées à la paroi « *Wall Associated Kinases* » (WAK), les kinases de type récepteur de lectine « *Lectine Receptor-Like Kinase* » (LecRLKs), les récepteurs Lys-motif (LysM), entre autres ; et par les petits ARN des plantes comme les microARN

(miRNA) et les petits ARN interférents « *Small Interfering RNA* » (siRNA) (Carvalho *et al.*, 2016).

Après la colonisation initiale, certains endophytes pénètrent dans les racines et accèdent aux tissus intérieurs, ils migrent vers le haut jusqu'à la base des feuilles ou des tiges. Ils peuvent passer par l'extrémité de la racine (voie apicale) ou par la couche médiane de l'épiderme (Compant *et al.*, 2005). Trois modes d'entrée des organismes fixateurs d'azote dans les racines ont été décrits : (a) par les blessures, en particulier dans les racines latérales ou adventives, (b) à travers les poils racinaires, (c) entre les cellules épidermiques non endommagées (Cocking, 2003). Il a été proposé que les enzymes cellulolytiques et pectinolytiques produites par les endophytes soient impliquées processus d'infection (Hallmann *et al.*, 1997). Le mécanisme " *crack entry* " permet à certains endophytes de pénétrer passivement à l'intérieur de la plante en utilisant les jonctions entre le poile racinaire et les cellules épidermiques adjacentes, ou les couches cellulaires endodermiques perturbées résultant de l'émergence des cellules en développement. Ce mode d'entrée (généralement associé avec une pénétration active) a été suggéré pour différentes espèces bactériennes telles que *Burkholderia*, *Bacillus*, et *Herbaspirillum* (Ji *et al.*, 2008, Compant *et al.*, 2005). Fait intéressant, cette voie d'entrée est une ancienne stratégie utilisée par les rhizobiums lorsqu'ils entrent en symbiose avec certaines légumineuses (Fabra *et al.*, 2010).

2 NRE dans les nodules des légumineuses

Bien que l'intérieur de n'importe quel organe végétal puisse être colonisé, une colonisation endophytique particulière a lieu dans les nodules des racines de légumineuses. Nous appelons les bactéries endophytes des nodules comme les occupants des nodules incapables d'induire leur formation, excluant ainsi les rhizobiums compatibles (Ibáñez *et al.*, 2017). Au début, les NRE des nodules étaient considérées comme des artefacts provenant d'une surface défectueuse. Plus tard, qu'elles étaient capables de coloniser efficacement l'intérieur des nodules induits par des souches rhizobiennes compatibles. A l'heure actuelle, la colonisation endophytique des nodules de légumineuses est un domaine prometteur pour l'identification de souches bactériennes ayant de nouvelles activités de « *Plant Growth Promoting Bacteria* » (PGPB) ou pour l'optimisation de l'inoculation de rhizobactéries favorisant la croissance des plantes « *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* » (PGPR). En effet, ces NRE et les rhizobiums partagent des ressources nodulaires, du moins en théorie, ils peuvent avoir un impact positif ou négatif sur la fixation biologique de l'azote. De plus,

les nodules fournissent un environnement contrôlé et riche en source de carbone où les bactéries endophytes peuvent se multiplier (Bai *et al.*, 2002, Ibáñez *et al.*, 2017).

2.1 Diversité des NRE et de leurs légumineuses hôtes

Au fur et à mesure que la recherche s'étend pour inclure de nouvelles zones géographiques ou d'autres clades de légumineuses, de plus en plus de NRE sont décrits à l'intérieur des nodules. Jusqu'à 2017, une large gamme de bactéries a été décrite comme endophytes des nodules. Elles comprennent des bactéries Gram-négatives ou Gram-positives incluses dans des phyla phylogénétiquement diversifiés telles que les *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* et le groupe *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides* (CFB) (Ibáñez *et al.*, 2017).

Chez les *Proteobacteria*, les NRE ont été trouvées principalement dans les espèces d'alpha, bêta, et gamma. Dans les *Firmicutes* les genres *Bacillus* et *Paenibacillus* contiennent la plupart des endophytes non nodulants. Au sein d'*Actinobacteria*, les bactéries appartenant aux genres *Microbacterium*, *Mycobacterium*, *Agromyces*, *Ornithinococcus*, *Nocardia*, *Streptomyces* et *Micromonospora* ont été décrites comme des endophytes des nodules (Zakhia *et al.*, 2006, Trujillo *et al.*, 2010). Compte tenu de tous ces rapports, les bactéries d'*Agrobacterium*, suivies de *Bacillus* et *Pseudomonas* sont les genres les plus fréquemment obtenus à partir de l'intérieur de nodules d'une grande diversité de légumineuses (Verma *et al.*, 2021, Ibáñez *et al.*, 2017).

Quant aux légumineuses hôtes, elles appartiennent à deux sous-familles (*Papilionoideae* et *Mimosoideae*). Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a rapporté la présence des microorganismes endophytes dans les nodules des membres de la sous-famille des *Caesalpinioideae*. Cette situation peut être liée au fait que la nodulation n'est pas si courante dans ce groupe de légumineuses, ainsi qu'à l'absence de racines profondes, et au manque d'études approfondies sur ces plantes. L'élargissement des études sur les NRE et les membres nodulant ce groupe de légumineuses permettra de mieux comprendre la diversité bactérienne présente dans les nodules (Ibáñez *et al.*, 2017).

Concernant l'existence d'une spécificité dans l'association endophytique, les preuves suggèrent qu'il n'existe pas de mécanismes de reconnaissance aussi stricts que ceux impliqués dans la symbiose rhizobiennes pour la colonisation endophytique des nodules (De Meyer *et al.*, 2015). Premièrement, la grande diversité phylogénétique des bactéries endophytes comparées à la gamme phylogénétique (relativement) étroite des rhizobiums.

Deuxièmement, certains genres tels qu'*Agrobacterium*, *Bacillus* et *Pseudomonas* peuvent coloniser les nodules de légumineuses phylogénétiquement diverses. De même, les nodules d'une même espèce végétale peuvent héberger un groupe très diversifié de bactéries endophytes. Par exemple, les bactéries des genres phylogénétiquement distants *Bacillus*, *Agrobacterium* et *Pantoea* ont été décrites comme des endophytes des nodules de *Glycine*. Cependant, les données semblent indiquer que les plantes peuvent sélectionner un sous-ensemble spécifique de micro-organismes pour permettre la colonisation des nodules. De plus, les auteurs ont proposé une corrélation entre certains rhizobiums occupant les nodules et certains groupes de microorganismes endophytes. Cependant, ce concept n'a pas encore été confirmé (Ibáñez *et al.*, 2017).

2.2 Mode d'entrée des NRE dans les racines et les nodosités des légumineuses

Les genres bactériens les plus fréquemment isolés à l'intérieur des nodules racinaires sont également ceux qu'on rencontre souvent comme endophytes des légumineuses, ce qui suggère que la colonisation des nodules ne repose pas n'est pas basée sur des caractéristiques microbiennes spécifiques autres que celles requises pour la colonisation racinaire (Compant *et al.*, 2010). Cependant, il n'est pas clair s'il existe un trait microbien supplémentaire associé à la colonisation des nodules racinaires (Figure 4), ou une signalisation spécifique plante-microbe pour l'invasion de cet organe spécialisé. Les sites de colonisation primaire et d'entrée des NRE dans la plante sont les tissus indifférenciés situés au-dessus de l'extrémité des racines et les points d'émergence des racines latérales, comme également décrit pour les rhizobiums. La première étape du processus d'entrée des endophytes non-symbiotiques dans les tissus implique également l'adsorption des racines et la prolifération bactérienne, formant des structures de biofilm à la surface des racines (Reinhold-Hurek et Hurek, 2011).

La diversité génétique entre les endophytes des nodules et leur large gamme d'hôtes indiquent l'absence de reconnaissance moléculaire sophistiquée entre les partenaires. Cependant, il devient clair que les plantes peuvent sélectionner leur population bactérienne endophyte par des mécanismes encore mal compris. Il se peut que les endophytes utilisent une forme ancestrale de colonisation et d'accommodation, impliquant des caractéristiques anciennes. Des recherches sur les déterminants génétiques des partenaires qui permettent aux endophytes de coloniser et de s'adapter au sein des nodules peuvent révéler la première étape des interactions bénéfiques entre les plantes et les bactéries (Zgadzaj *et al.*, 2015, Shiraishi *et al.*, 2010).

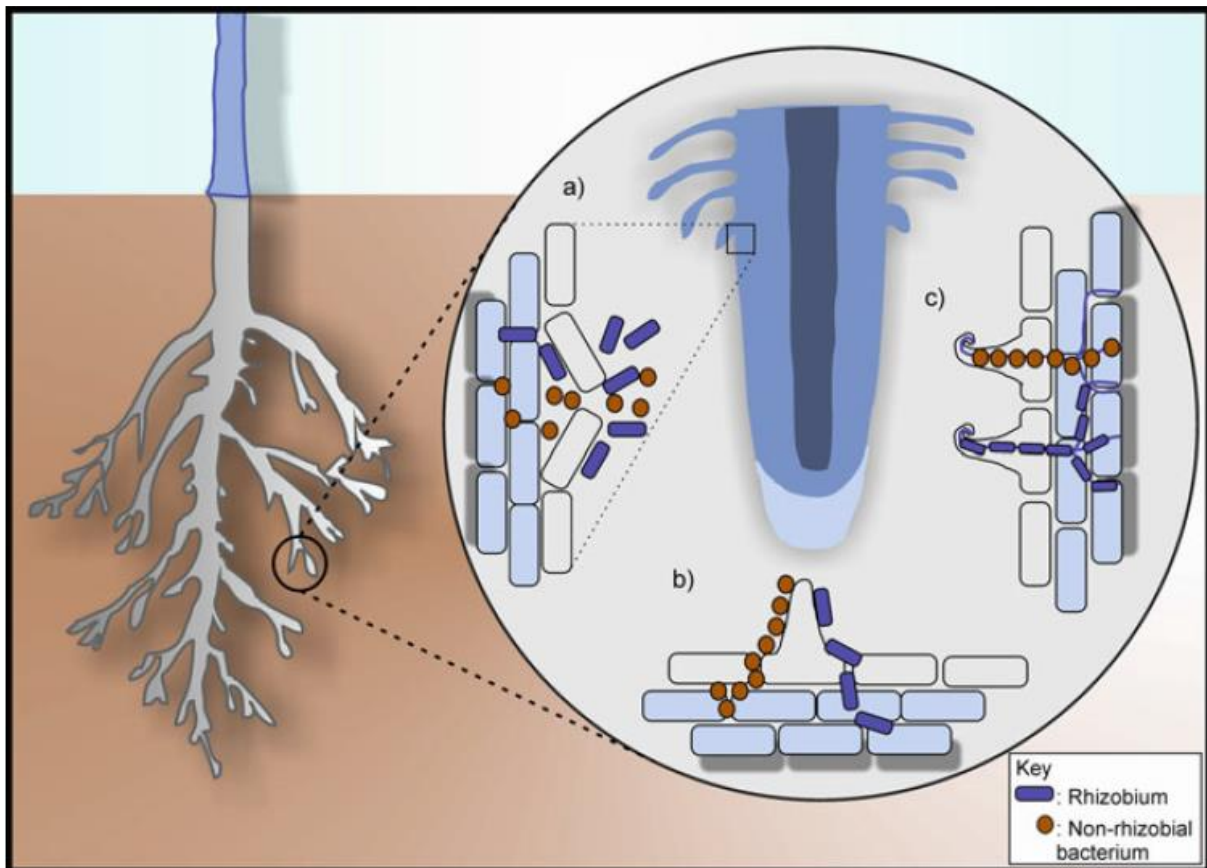


Figure 4. Mode d'entrée dans les racines des plantes partagé par les rhizobiums et les NRE (Ibáñez *et al.*, 2017).

(a) Mode d'entrée à travers des couches cellulaires épidermiques perturbées résultant de l'émergence de racines latérales en développement (crack entry), (b) la colonisation des poils absorbants, sans induction de changements morphologiques, et l'invasion ultérieure par les espaces intercellulaires à travers les espaces intercellulaires, (c) la colonisation des cordons d'infection préalablement induits par des souches rhizobiennes.

2.3 Effets bénéfiques des endophytes sur les nodules racinaires

Le nodule racinaire est une niche environnementale induite par des bactéries symbiotiques. Depuis longtemps, les chercheurs ont pensé que les rhizobiums ou les *Frankia* étaient les seuls habitants des nodules chez les légumineuses et les plantes actinorhiziennes respectivement. Les données actuelles montrent que les nodules hébergent une grande diversité bactérienne et que des endophytes symbiotiques et non symbiotiques coexistent. *Micromonospora saelicesensis* a été identifié comme l'espèce bactérienne la plus fréquemment isolée dans les nodules des plantes légumineuses et actinorhiziennes (Trujillo *et al.*, 2010, Gaiero *et al.*, 2013).

Cependant, le rôle écologique des bactéries endophytes autres que les rhizobiums et *Frankia* dans le nodule racinaire et leur interaction avec ces bactéries fixatrices d'azote sont encore mal connues. Chez *Lotus japonicus*, il a été rapporté que la colonisation des nodules par les bactéries endophytes est un processus sélectif, contrôlé par l'hôte, et que l'infection

chronique des nodules nécessite des EPS bactériens. Par conséquent, il semble que l'hôte légumineux envahi par la formation du cordon d'infection contrôle non seulement l'entrée des symbiotes dans les nodules, mais également les endophytes (Ibáñez *et al.*, 2017). Cependant, aucune information n'est disponible chez les légumineuses infectées de manière intercellulaire sans cordon d'infection. Considérant que certaines légumineuses peuvent contrôler l'entrée des endophytes dans les nodules, on peut en déduire que ces bactéries situées dans les nodules sont bénéfiques (Zgadzaaj *et al.*, 2015, Gaiero *et al.*, 2013).

En fait, les rapports montrent que la co-inoculation avec les NRE améliore la santé et le rendement des plantes par rapport à l'inoculation avec des rhizobiums seuls (Sturz *et al.*, 1997). Plusieurs auteurs ont découvert que lorsqu'il est combiné avec les rhizobiums, le NRE agit comme un partenaire efficace et améliore la fixation de l'azote chez les légumineuses (Martínez-Hidalgo et Hirsch, 2017, Sturz *et al.*, 2000). Il a également été démontré que l'inoculation de *Micromonospora* améliore la croissance aérienne de la luzerne et l'absorption d'azote par la plante. L'augmentation de l'absorption d'azote par la plante est un phénomène général dans cette interaction (Martínez-Hidalgo *et al.*, 2014). Dans le même sens, la co-inoculation de l'arachide avec le symbiote *Bradyrhizobium* et *Enterobacter* a augmenté le nombre de nodules (Ibáñez *et al.*, 2009). Chez *Melilotus dentatus*, il a été démontré qu'une souche d'*Agrobacterium* initialement isolée des nodules d'*Onobrychis viciifolia* pouvait co-habiter les nodules racinaires avec la souche symbiotique *Sinorhizobium meliloti*, sans affecter la croissance et la nodulation des plantes (Wang *et al.*, 2006).

Comme nous le savons tous, les légumineuses peuvent reconnaître les performances des rhizobiums dans les nodules racinaires et imposer des sanctions qui affectent la santé du symbiote. Par conséquent, les effets positifs (ou du moins non nuisible) du NRE sur les plantes hôtes conduiront également à l'aptitude écologique de ces endophytes. Cependant, il a été constaté que l'inoculation de NRE peut affecter négativement les paramètres de croissance et de rendement des haricots communs. Par exemple, les souches d'*Agrobacterium* peuvent réduire la nodulation de *Rhizobium gallicum* chez cette plante. Cet effet semble être spécifique à l'hôte, car le NRE n'ont pas affecté la nodulation de *Sinorhizobium meliloti* avec la luzerne (Ibáñez *et al.*, 2017).

3 *Pisum sativum*-Bactéries endophytes

Pisum sativum L. (pois) fait partie de la famille des *Fabaceae*, qui regroupe diverses espèces de plantes herbacées annuelles. Elle est composée de 751 genres répartis en 19000 espèces différentes. La culture du pois a besoin d'un climat relativement frais ; les températures moyennes doivent être comprises entre 7-24°C. *P. sativum* est cultivé dans les régions où les précipitations ne dépassent pas 400 mm. En raison de sa teneur en fibres, en protéines, en amidon et de nombreuses autres propriétés, cette espèce fournit plusieurs types d'aliments et d'importantes cultures de saison fraîche pour l'Homme et les animaux (Maheshwari *et al.*, 2019, Maheshwari *et al.*, 2020).

Un grand nombre de genres bactériens endophytes a été signalé dans les nodules et les racines de *P. sativum* (Tariq *et al.*, 2012). Comme *Pantoea* (Shishido *et al.*, 1996), *Escherichia* et *Bosea* (Sun *et al.*, 2009), *Phyllobacterium* (Romero *et al.*, 2014), *Sphingomonas* (Hallmann *et al.*, 1997), *Pseudomonas* et *Agromyces* (Sturz *et al.*, 2000), *Microbacterium* et *Paenibacillus*, *Aerobacter* (Garcia *et al.*, 2010), *Agrobacterium* (Rosenblueth et Martínez-Romero, 2006), *Chryseomonas* et *Curtobacterium* et *Erwinia* (Mishra *et al.*, 2009), *Flavimonas* (Sturz et Nowak, 2000), *Sphingomonas*, *Methylobacterium* (Tariq *et al.*, 2012), *Blastobacter* (Stajković *et al.*, 2009), *Devosia*, *Rhodopseudomonas*, *Phyllobacterium* (Sturz et Nowak, 2000).

Maheshwari *et al.* (2019) ont trouvé que presque tous les isolats du pois étaient des producteurs d'ammoniac. Les bactéries endophytes produisent également un certain nombre d'acides organiques comme les acides gluconique, oxalique, lactique, malique, formique, etc. (Sharma *et al.*, 2013). Ces acides organiques favorisent la croissance des plantes en solubilisant les minéraux, en chélatant les métaux et en rendant les nutriments disponibles pour les plantes. Le nombre le plus élevé de producteurs d'acides organiques provenait des nodules par rapport aux racines du pois (Maheshwari *et al.*, 2019).

3.1 Solubilisation du phosphore et production des siderophores chez *P. sativum*

Le phosphore est le deuxième élément nutritif le plus nécessaire à la croissance des plantes. Il existe dans le sol sous forme insoluble et n'est pas accessible directement aux plantes (Miller *et al.*, 2010). De nombreuses études ont rapporté la présence d'endophytes solubilisant le phosphore des différentes parties du pois (Maheshwari *et al.*, 2019) principalement des *Pseudomonaceae*, *Burkholderiaceae* et *Enterobacteriaceae*. (Maheshwari *et al.*, 2019) ont trouvé également quelques isolats bactériens endophytes qui

produisent des sidérophores comme *Bacillus cereus*, *B. flexus*, *B. megaterium*, *Lysinibacillus fusiformis*, *L. sphaericus*, *Microbacterium phyllosphaerae*, *Micrococcus luteus* (Mishra *et al.*, 2009, Garcia *et al.*, 2010, Maheshwari *et al.*, 2019).

3.2 Infection de *P. sativum* par l'endophyte *Rhodococcus fascians*

Plusieurs souches de la bactérie du sol *Rhodococcus fascians* maintiennent un mode de vie épiphyte tandis que d'autres deviennent endophytes et pathogènes. L'infection par des souches pathogènes de *R. fascians* peut provoquer une déformation des feuilles, fasciation des galles foliaires et la formation d'un balai de sorcière chez de nombreuses plantes monocotylédones et dicotylédones, ainsi qu'une inhibition de la croissance des racines comme cela a été montré chez le pois. Dhandapani *et al.* (2018) ont constaté que la souche virulente de *R. fascians* a transformé le cotylédon d'une source unique de graine germée en une source compétitive de nutriments pour l'agent pathogène. De toute évidence, la souche virulente avait un impact significatif sur la tige de la plante en tant que source de nutriments. Cependant, les souches endophytes ont continué à affecter les transporteurs de nutriments dans la tige. La croissance des racines est inhibée par le virulent *R. fascians*. Étant donné que le niveau endogène dans la racine est considéré comme super-optimal et que la cytokinine appliquée inhibe la croissance des racines, une inhibition supplémentaire pourrait être si *R. fascians* augmentait les niveaux de cytokinine endogène. L'inférence que les niveaux plus élevés de cytokinine dans les racines sont liés à l'accumulation de chlorophylle. Cependant, en termes de cytokinines individuelles mesurées, il existe un manque de corrélation entre la cytokinine des racines de virus (inhibition de la croissance) et la teneur en cytokinine similaire ou supérieure des racines chez le pois (Dhandapani *et al.*, 2018).

4 Importance des endophytes en agriculture

Les bactéries endophytes sont importantes en agriculture et peuvent former des nodules sur les racines et/ou les tiges en association avec des bactéries fixatrices d'azote du phylum *Proteobacteria* (Mishra *et al.*, 2009). Les bactéries endophytes ont une variété d'effets bénéfiques sur leur plante hôte, notamment une activité favorisant la croissance, régulant le métabolisme des plantes et la signalisation des phytohormones qui conduisent à l'adaptation au stress environnemental abiotique ou biotique, contrôlent les phytopathogènes. Dans ce sens, il existe de nombreuses études qui ont prouvé les effets

bénéfiques des NRE, comme : *Bacillus* sp. dans des plantes d'*Arachis hypogaea* a induit une résistance systémique contre *Sclerotium rollo* (Cocking, 2003).

L'utilisation de bactéries endophytes est d'une importance particulière pour le développement d'applications agricoles pour améliorer les performances des cultures dans des conditions de stress associées au froid, à la sécheresse ou aux sols contaminés, ou de renforcer la résistance (Miliute *et al.*, 2015).

De nombreuses publications ont documenté divers effets des bactéries endophytes sur la santé et la croissance des plantes. Étant donné que les bactéries endophytes peuvent produire une variété de composés, tels que les antibiotiques ou la chitinase, elles peuvent inhiber la croissance des agents pathogènes, jouant ainsi un rôle dans le contrôle biologique, de sorte que les bactéries endophytes favorisent la disponibilité et l'absorption des nutriments, et fournissent à la plante un agent de résistance aux maladies. Il a également été démontré que les endophytes stimulent un mécanisme de défense contre les maladies latentes, appelé résistance systémique induite (RSI), qui confère un niveau de protection plus élevé contre une variété d'agents pathogènes, les endophytes peuvent être utilisés sous forme de bioinoculants dans l'agriculture comme amendements pour promouvoir la croissance et la santé des plantes (Miliute *et al.*, 2015).

Certaines bactéries endophytes qui ont la capacité de tolérer ou de résister à des concentrations élevées de polluants présentent également les caractéristiques pour favoriser la croissance des plantes. Santoyo *et al.* (2016) ont rapporté que plusieurs bactéries endophytes ont été isolés de la plante hyper accumulatrice de Zn/Cd *Sedum plumbizincicola* et cinq isolats montrant des activités PGPB ont été sélectionnées pour une étude plus approfondie. Ces activités comprenaient une activité ACC désaminase, la production d'acide indole-3-acétique, la synthèse de sidérophores et la solubilisation du phosphore. De plus, les souches ont montré une résistance élevée à l'inhibition de la croissance par les métaux lourds, notamment Cd, Zn et Pb. Une souche particulière, *Bacillus pumilus* E2S2, a augmenté de manière significative l'absorption du Cd par la plante, la longueur des racines et des parties aériennes, ainsi que la biomasse fraîche et sèche, par rapport aux plantes non inoculées. Ainsi, les bactéries endophytes de *S. plumbizincicola* ont amélioré sa capacité de phytoextraction et, en même temps, ont favorisé la croissance de cette plantes (Santoyo *et al.*, 2016).

Conclusion

On conclut que la grande diversité des bactéries endophytes dans les plantes légumineuses jouent un rôle essentiel dans l'équilibre physiologique des plantes et dans le fonctionnement des agroécosystèmes parce que certains endophytes bactériens ont le potentiel de coloniser toutes les parties de la plante et d'interagir de manière bénéfique avec la plante hôte (favorisant une meilleure assimilation et absorption des nutriments...). Ces traits spécifiques permettent aux légumineuses d'améliorer également leur capacité à promouvoir la croissance dans des conditions de stress biotique et abiotique.

Les légumineuses (notamment la luzerne, le trèfle, les lupins, les haricots verts, les pois, les arachides, le soja, les fèves, les pois chiches et lentilles) représentent des composants importants de l'alimentation humaine. En effet, les légumineuses sont une riche source de protéines de fibres alimentaires, de micronutriments et de composés bioactifs. Donc l'interaction entre les légumineuses et les endophytes possèdent souvent des caractéristiques intéressantes qui peuvent être exploitées dans plusieurs applications biotechnologiques, des applications agricoles, industrielles ou environnementales, et peuvent être aussi appliqués dans le biocontrôle, la biofertilisation, la production de bioénergie et la biorémediation.

L'impact écologique global est encore mal connu et doit être abordé dans les futures études. L'application réussie et durable des interactions bactériennes doit être poursuivie pour une agriculture meilleure, plus verte, et plus rentable.

Références bibliographiques

- Abedinzadeh, M., Etesami, H. & Alikhani, H. A. 2018. Characterization of rhizosphere and endophytic bacteria from roots of maize (*Zea mays L.*) plant irrigated with wastewater with biotechnological potential in agriculture. *Biotechnology reports*, 20, 1-12.
- Ahemad, M. & Khan, M. S. 2010a. Comparative toxicity of selected insecticides to pea plants and growth promotion in response to insecticide-tolerant and plant growth promoting *Rhizobium leguminosarum*. *Crop Protection*, 29, 325-329.
- Ahemad, M. & Khan, M. S. 2010b. Growth promotion and protection of lentil (*Lens esculenta*) against herbicide stress by *Rhizobium* species. *Annals of microbiology*, 60, 735-745.
- Ahemad, M. & Khan, M. S. 2011a. Effect of pesticides on plant growth promoting traits of greengram-symbiont, *Bradyrhizobium* sp. strain MRM6. *Bulletin of environmental contamination toxicology*, 86, 384-388.
- Ahemad, M. & Khan, M. S. 2011b. Toxicological effects of selective herbicides on plant growth promoting activities of phosphate solubilizing *Klebsiella* sp. strain PS19. *Current microbiology*, 62, 532-538.
- Ahmad, F., Ahmad, I. & Khan, M. 2008. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological research*, 163, 173-181.
- Alibrandi, P., Cardinale, M., Rahman, M. M., Strati, F., Ciná, P., De Viana, M. L., Giamminola, E. M., Gallo, G., Schnell, S. & De Filippo, C. 2018. The seed endosphere of *Anadenanthera colubrina* is inhabited by a complex microbiota, including *Methylobacterium* spp. and *Staphylococcus* spp. with potential plant-growth promoting activities. *plant soil*, 422, 81-99.
- Amarger, N., Macheret, V. & Laguerre, G. 1997. *Rhizobium gallicum* sp. nov. and *Rhizobium giardinii* sp. nov., from *Phaseolus vulgaris* nodules. *International journal of systematic bacteriology* 47, 996-1006.
- Araújo, W. L., Maccheroni Jr, W., Aguilar-Vildoso, C. I., Barroso, P. A., Saridakis, H. O. & Azevedo, J. L. 2001. Variability and interactions between endophytic bacteria and fungi isolated from leaf tissues of citrus rootstocks. *Journal canadien du microbiologie* 47, 229-236.
- Arnaud, D. & Hwang, I. 2015. A sophisticated network of signaling pathways regulates stomatal defenses to bacterial pathogens. *Molecular plant*, 8, 566-581.
- Arnold, A. E. 2007. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal biology reviews* 21, 51-66.
- Asis Jr, C. & Adachi, K. 2003. Isolation of endophytic diazotroph *Pantoea agglomerans* and nondiazotroph *Enterobacter asburiae* from sweetpotato stem in Japan. *Letters in applied microbiology* 38, 19-23.
- Azani, N., Babineau, M., Bailey, C. D., Banks, H., Barbosa, A. R., Pinto, R. B., Boatwright, J. S., Borges, L. M., Brown, G. K. & Bruneau, A. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny: The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon* 66, 44-77.
- Bai, Y., D'aoust, F., Smith, D. L. & Driscoll, B. T. 2002. Isolation of plant-growth-promoting *Bacillus* strains from soybean root nodules. *Canadian Journal of Microbiology* 48, 230-238.
- Bais, H. P., Park, S.-W., Weir, T. L., Callaway, R. M. & Vivanco, J. M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in plant science*, 9, 26-32.
- Bautista, V. V., Monsalud, R. G. & Yokota, A. 2010. *Devosia yakushimensis* sp. nov., isolated from root nodules of *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi. *International journal of systematic evolutionary microbiology*, 60, 627-632.

- Benhizia, Y., Benhizia, H., Benguedouar, A., Muresu, R., Giacomini, A. & Squartini, A. 2004. *Gamma proteobacteria* can nodulate legumes of the genus *Hedysarum*. *Systematic Applied Microbiology*, 27, 462-468.
- Bhattacharyya, P. N. & Jha, D. K. 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World journal of microbiology biotechnology*, 28, 1327-1350.
- Boumaza, O. 2006. *Recherche et détermination structurale des métabolites secondaires de Genista tricuspidata (Fabaceae), et Haloxylon scoparium (Chenopodiaceae)*. These de doctorat, Mentouri constantine.
- Braud, A., Jézéquel, K., Bazot, S. & Lebeau, T. 2009. Enhanced phytoextraction of an agricultural Cr-and Pb-contaminated soil by bioaugmentation with siderophore-producing bacteria. *Chemosphere*, 74, 280-286.
- Carrell, A. A., Carper, D. L. & Frank, A. C. 2016. Subalpine conifers in different geographical locations host highly similar foliar bacterial endophyte communities. *FEMS microbiology ecology*, 92, 1-9.
- Carvalho, T., Ballesteros, H., Thiebaut, F., Ferreira, P. & Hemerly, A. J. 2016. Nice to meet you: genetic, epigenetic and metabolic controls of plant perception of beneficial associative and endophytic diazotrophic bacteria in non-leguminous plants. *Plant molecular biology*, 90, 561-574.
- Charkowski, A. O., Sarreal, C. Z. & Mandrell, R. E. 2001. Wrinkled alfalfa seeds harbor more aerobic bacteria and are more difficult to sanitize than smooth seeds. *Journal of food protection*, 64, 1292-1298.
- Châtaigner, J.-M. & Duponnois, R. 2017. Les microorganismes du sol: des outils biologiques pour satisfaire les objectifs du développement durable (ODD). *Annales des Mines-Realites industrielles*, 94-98.
- Chi, F., Shen, S.-H., Cheng, H.-P., Jing, Y.-X., Yanni, Y. G. & Dazzo, F. B. 2005. Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology. *Applied environmental microbiology*, 71, 7271-7278.
- Clay, K. & Schardl, C. 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The american naturalist*, 160, S99-S127.
- Cocking, E. C. 2003. Endophytic colonization of plant roots by nitrogen-fixing bacteria. *Plant soil*, 252, 169-175.
- Compant, S., Clément, C. & Sessitsch, A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology Biochemistry*, 42, 669-678.
- Compant, S., Mitter, B., Colli-Mull, J. G., Gangl, H. & Sessitsch, A. 2011. Endophytes of grapevine flowers, berries, and seeds: identification of cultivable bacteria, comparison with other plant parts, and visualization of niches of colonization. *Microbial ecology*, 62, 188-197.
- Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clément, C. & Ait Barka, E. D. 2005. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. strain PsJN. *Applied environmental microbiology*, 71, 1685-1693.
- Correa-Galeote, D., Bedmar, E. J. & Arone, G. J. 2018. Maize Endophytic Bacterial Diversity as Affected by Soil Cultivation History. *Frontiers in microbiology*, 9, 185-225.
- Costa, L. E. D. O., Queiroz, M. V. D., Borges, A. C., Moraes, C. a. D. & Araújo, E. F. D. 2012. Isolation and characterization of endophytic bacteria isolated from the leaves of the common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Brazilian journal of microbiology* 43, 1562-1575.
- Das, A. & Varma, A. 2009. Symbiosis: the art of living. *Symbiotic Fungi*, 18, 1-28.

- De Meyer, S. E., De Beuf, K., Vekeman, B. & Willems, A. 2015. A large diversity of non-rhizobial endophytes found in legume root nodules in Flanders (Belgium). *Soil Biology Biochemistry*, 83, 1-11.
- Del Barrio-Duque, A., Ley, J., Samad, A., Antonielli, L., Sessitsch, A. & Compant, S. 2019a. Beneficial endophytic *bacteria-Serendipita indica* interaction for crop enhancement and resistance to phytopathogens. *Frontiers in microbiology* 10, 2888.
- Del Barrio-Duque, A., Ley, J., Samad, A., Antonielli, L., Sessitsch, A. & Compant, S. 2019b. Beneficial endophytic *bacteria-Serendipita indica* interaction for crop enhancement and resistance to phytopathogens. *Frontiers in microbiology*, 10, 1-24.
- Dhandapani, P., Song, J., Novak, O. & Jameson, P. E. 2018. Both epiphytic and endophytic strains of *Rhodococcus fascians* influence transporter gene expression and cytokinins in infected *Pisum sativum* L. seedlings. *Plant Growth Regulation*, 85, 231-242.
- Diarra, M. S., Dolence, J. A., Dolence, E. K., Darwish, I., Miller, M. J., Malouin, F. & Jacques, M. 1996. Growth of *Actinobacillus pleuropneumoniae* is promoted by *exogenous hydroxamate* and *catechol siderophores*. *Applied Environmental microbiology reports*, 62, 853-859.
- Downie, A. J. 2014. Legume nodulation. *Current biology*, 24, 184-190.
- Dudeja, S. S. & Giri, R. 2014. Beneficial properties, colonization, establishment and molecular diversity of endophytic bacteria in legumes and non legumes. *African journal of microbiology research*, 8, 1562-1572.
- Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H. & Bà, A. 2013. Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires. *Harizon*, 5, 322-511.
- Engelhard, M., Hurek, T. & Reinhold-Hurek, B. 2000. Preferential occurrence of diazotrophic endophytes, *Azoarcus* spp., in wild rice species and land races of *Oryza sativa* in comparison with modern races. *Environmental microbiology* 2, 131-141.
- Estrella, M. J., Muñoz, S., Soto, M. J., Ruiz, O. & Sanjuán, J. 2009. Genetic diversity and host range of rhizobia nodulating *Lotus tenuis* in typical soils of the Salado River Basin (Argentina). *Applied environmental microbiology reports*, 75, 1088-1098.
- Fabra, A., Castro, S., Taurian, T., Angelini, J., Ibañez, F., Dardanelli, M., Tonelli, M., Bianucci, E. & Valetti, L. 2010. Interaction among *Arachis hypogaea* L.(peanut) and beneficial soil microorganisms: how much is it known? *Critical reviews in microbiology*, 36, 179-194.
- Frank, A. C., Saldierna Guzmán, J. P. & Shay, J. E. 2017a. Transmission of Bacterial Endophytes. *microorganisms*, 5, 1-70.
- Frank, A. C., Saldierna Guzmán, J. P. & Shay, J. E. 2017b. Transmission of bacterial endophytes. *Microorganisms*, 5, 70.
- Gaiero, J. R., McCall, C. A., Thompson, K. A., Day, N. J., Best, A. S. & Dunfield, K. E. 2013. Inside the root microbiome: bacterial root endophytes and plant growth promotion. *American journal of botany*, 100, 1738-1750.
- García, L. C., Martínez-Molina, E. & Trujillo, M. E. 2010. *Micromonospora pisi* sp. nov., isolated from root nodules of *Pisum sativum*. *International journal of systematic evolutionary microbiology*, 60, 331-337.
- Goggin, D. E., Emery, R. N., Kurepin, L. V. & Powles, S. B. 2015. A potential role for *endogenous microflora* in dormancy release, cytokinin metabolism and the response to fluridone in *Lolium rigidum* seeds. *Annals of botany*, 115, 293-301.
- Hallmann, J., Quadt-Hallmann, A., Mahaffee, W. & Kloepper, J. 1997. Bacterial endophytes in agricultural crops. *Canadian journal of microbiology*, 43, 895-914.
- Hardoim, P. R., Hardoim, C. C., Van Overbeek, L. S. & Van Elsas, J. D. 2012. Dynamics of seed-borne rice endophytes on early plant growth stages. *PloS one*, 7, 30-43.

- Hardoim, P. R., Van Overbeek, L. S., Berg, G., Pirttilä, A. M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M. & Sessitsch, A. 2015. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology Molecular Biology Reviews*, 79, 293-320.
- Hardoim, P. R., Van Overbeek, L. S. & Van Elsas, J. D. 2008. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in microbiology*, 16, 463-471.
- Hossain, M. Z. & Lundquist, P. O. 2016. Nodule inhabiting non-rhizobial bacteria and their influence on growth of selected leguminous plants of Bangladesh. *Bioresearch Communications*, 2, 134-138.
- Ibáñez, F., Angelini, J., Taurian, T., Tonelli, M. L. & Fabra, A. 2009. Endophytic occupation of peanut root nodules by opportunistic *Gammaproteobacteria*. *Systematic and Applied Microbiology*, 32, 49-55.
- Ibáñez, F., Tonelli, M. L., Muñoz, V., Figueredo, M. S. & Fabra, A. 2017. Bacterial endophytes of plants: diversity, invasion mechanisms and effects on the host. In: MAHESHWARI, D. (ed.) *Endophytes: Biology and Biotechnology*. Springer: Springer, Cham.
- Imran, A., Hafeez, F. Y., Frühling, A., Schumann, P., Malik, K. & Stackebrandt, E. J. 2010. *Ochrobactrum ciceri* sp. nov., isolated from nodules of *Cicer arietinum*. *International journal of systematic evolutionary microbiology*, 60, 1548-1553.
- Iyer, B. & Rajkumar, S. 2017. Host specificity and plant growth promotion by bacterial endophytes. *Current Research in Microbiology Biotechnology*, 5, 1018-1030.
- Ji, X., Lu, G., Gai, Y., Zheng, C. & Mu, Z. 2008. Biological control against bacterial wilt and colonization of mulberry by an endophytic *Bacillus subtilis* strain. *FEMS MICROBIOLOGY ECOLOGY*, 65, 565-573.
- Jiang, C. Y., Sheng, X. F., Qian, M. & Wang, Q. Y. 2008. Isolation and characterization of a heavy metal-resistant *Burkholderia* sp. from heavy metal-contaminated paddy field soil and its potential in promoting plant growth and heavy metal accumulation in metal-polluted soil. *Chemosphere*, 72, 157-164.
- Johnston-Monje, D. & Raizada, M. N. 2011. Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, ethnography and ecology. *PloS one*, 6, 20-96.
- Kalam, S., Das, S. N., Basu, A. & Podile, A. R. 2017. Population densities of indigenous Acidobacteria change in the presence of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in rhizosphere. *Journal of basic microbiology* 57, 376-385.
- Khan, Z., Guelich, G., Phan, H., Redman, R. & Doty, S. 2012. Bacterial and yeast endophytes from poplar and willow promote growth in crop plants and grasses. *International Scholarly Research Notices*, 2012, 1-11.
- Kleerebezem, M., Quadri, L. E., Kuipers, O. P. & De Vos, W. M. 1997. Quorum sensing by peptide pheromones and two-component signal-transduction systems in Gram-positive bacteria. *Molecular Microbiology*, 24, 895-904.
- Kobayashi, D. & Palumbo, J. 2000. Bacterial endophytes and their effects on plants and uses in agriculture. *Microbial endophytes*, 213-250.
- Lacava, P. T., Stenico, M. E. S., Pacheco, F. T., Araújo, W. L., Simionato, A. V., Carrilho, E., Tsai, S. M. & Azevedo, J. L. 2006. Detection of siderophores in the endophytic bacteria *methylobacterium* spp. association with *xylia fastidiosa*. In: ESSER, T. (ed.) *Symposium Proceedings*. : California Department of Food and Agriculture.
- Liu, Y., Zuo, S., Zou, Y., Wang, J. & Song, W. 2013. Investigation on diversity and population succession dynamics of endophytic bacteria from seeds of maize (*Zea mays* L., Nongda108) at different growth stages. *Annals of microbiology*, 63, 71-79.
- Long, S. R. 1996. Rhizobium symbiosis: Nod factors in perspective. *The plant cell* 8, 1885-1898.

- López-López, A., Rogel, M. A., Ormeno-Orrillo, E., Martínez-Romero, J. & Martínez-Romero, E. 2010a. *Phaseolus vulgaris* seed-borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. *Systematic and applied microbiology* 33, 322-327.
- López-López, A., Rogel, M. A., Ormeno-Orrillo, E., Martínez-Romero, J. & Martínez-Romero, E. 2010b. *Phaseolus vulgaris* seed-borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. *Systematic Applied Microbiology*, 33, 322-327.
- Luo, S., Xu, T., Chen, L., Chen, J., Rao, C., Xiao, X., Wan, Y., Zeng, G., Long, F. & Liu, C. 2012. Endophyte-assisted promotion of biomass production and metal-uptake of energy crop sweet sorghum by plant-growth-promoting endophyte *Bacillus* sp. SLS18. *Applied Microbiology Biotechnology*, 93, 1745–1753
- Ma, Y., Rajkumar, M., Luo, Y. & Freitas, H. 2011. Inoculation of endophytic bacteria on host and non-host plants—effects on plant growth and Ni uptake. *Journal of Hazardous Materials*, 195, 230-237.
- Maheshwari, R., Bhutani, N., Bhardwaj, A. & Suneja, P. 2019. Functional diversity of cultivable endophytes from *Cicer arietinum* and *Pisum sativum*: bioprospecting their plant growth potential. *Biocatalysis Agricultural Biotechnology*, 20, 101-229.
- Maheshwari, R., Bhutani, N. & Suneja, P. 2020. Isolation and characterization of ACC Deaminase Producing Endophytic *Bacillus mojavensis* PRN2 from *Pisum sativum*. *Iranian Journal of Biotechnology*, 18, 11-20.
- Mantelin, S., Fischer-Le Saux, M., Zakhia, F., Béna, G., Bonneau, S., Jeder, H., De Lajudie, P. & Cleyet-Marel, J.-C. 2006. Emended description of the genus *Phyllobacterium* and description of four novel species associated with plant roots: *Phyllobacterium bourgognense* sp. nov., *Phyllobacterium ifriqiyense* sp. nov., *Phyllobacterium leguminum* sp. nov. and *Phyllobacterium brassicacearum* sp. nov. *International journal of systematic evolutionary microbiology*, 56, 827-839.
- Martínez-Hidalgo, P., Galindo-Villardón, P., Trujillo, M. E., Igual, J. M. & Martínez-Molina, E. 2014. *Micromonospora* from nitrogen fixing nodules of alfalfa (*Medicago sativa* L.). A new promising Plant Probiotic Bacteria. *Scientific reports*, 4, 1-11.
- Martínez-Hidalgo, P. & Hirsch, A. M. 2017. The nodule microbiome: N2-fixing rhizobia do not live alone. *phytobiomes* 1, 70-82.
- Martinez, J., Delgado-Iribarren, A. & Baquero, F. 1990. Mechanisms of iron acquisition and bacterial virulence. *FEMS Microbiology Letters*, 75, 45-56.
- Mcinroy, J. A. & Kloepper, J. W. 1995a. Population dynamics of endophytic bacteria in field-grown sweet corn and cotton. *Canadian journal of microbiology*, 41, 895-901.
- Mcinroy, J. A. & Kloepper, J. W. 1995b. Survey of indigenous bacterial endophytes from cotton and sweet corn. *plant and soil* 173, 337-342.
- Mehnaz, S. 2011. Plant growth-promoting bacteria associated with sugarcane. In: MAHESHWARI, D. K. (ed.) *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Ecosystems*. : Springer.
- Mekkiou, R. 2005. *Recherche et détermination structurale des métabolites secondaires d'espèces du genre Genista (Fabaceae) :G. saharae, G. ferox*. These de doctorat, Mentouri constantine.
- Menéndez, E. & Paço, A. 2020a. Is the application of plant probiotic bacterial consortia always beneficial for plants? Exploring synergies between rhizobial and non-rhizobial bacteria and their effects on agro-economically valuable crops. *Life* 10, 24.
- Menéndez, E. & Paço, A. 2020b. Is the Application of Plant Probiotic Bacterial Consortia Always Beneficial for Plants? Exploring Synergies between Rhizobial and Non-Rhizobial Bacteria and Their Effects on Agro-Economically Valuable Crops. *Life*, 10, 1-24.

- Meneses, C. H., Rouws, L. F., Simões-Araújo, J. L., Vidal, M. S. & Baldani, J. I. 2011. Exopolysaccharide production is required for biofilm formation and plant colonization by the nitrogen-fixing endophyte *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Molecular plant-microbe interactions*, 24, 1448-1458.
- Miliute, I., Buzaitė, O., Baniulis, D. & Stanys, V. 2015. Bacterial endophytes in agricultural crops and their role in stress tolerance: a review. *Zemdirbyste-Agriculture*, 102, 465-478.
- Miller, S. H., Browne, P., Prigent-Combaret, C., Combes-Meynet, E., Morrissey, J. P. & O'gara, F. 2010. Biochemical and genomic comparison of inorganic phosphate solubilization in *Pseudomonas* species. *Environmental microbiology reports*, 2, 403-411.
- Miral, A. 2018. *Helichrysum italicum* et ses micromycètes endophytes: diversité et biotransformations. These de doctorat, Université Toulouse III-Paul Sabatier.
- Mishra, P. K., Mishra, S., Selvakumar, G., Bisht, J., Kundu, S. & Gupta, H. S. 2009. Coinoculation of *Bacillus thuringiensis*-KR1 with *Rhizobium leguminosarum* enhances plant growth and nodulation of pea (*Pisum sativum* L.) and lentil (*Lens culinaris* L.). *World Journal of Microbiology Biotechnology*, 25, 753-761.
- Mitter, B., Pfaffenbichler, N., Flavell, R., Compant, S., Antonielli, L., Petric, A., Berninger, T., Naveed, M., Sheibani-Tezerji, R. & Von Maltzahn, G. 2017. A new approach to modify plant microbiomes and traits by introducing beneficial bacteria at flowering into progeny seeds. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1-11.
- Naik, M. M. & Dubey, S. K. 2011. Lead-enhanced siderophore production and alteration in cell morphology in a Pb-resistant *Pseudomonas aeruginosa* strain 4EA. *Current microbiology*, 62, 409-414.
- Nelson, E. B. 2004. Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annu Rev Phytopathol*, 42, 271-309.
- Palaniappan, P., Chauhan, P. S., Saravanan, V. S., Anandham, R. & Sa, T. 2010. Isolation and characterization of plant growth promoting endophytic bacterial isolates from root nodule of *Lespedeza* sp. *Biology fertility of soils*, 46, 807-816.
- Phi, Q. T., Park, Y. M., Seul, K. J., Ryu, C. M., Park, S. H., Kim, J. G. & Ghim, S. Y. 2010. Assessment of root-associated *Paenibacillus polymyxa* groups on growth promotion and induced systemic resistance in pepper. *Journal of Microbiology Biotechnology Reports*, 20, 1605-1613.
- Porrás-Alfaro, A. & Bayman, P. 2011. Hidden fungi, emergent properties: endophytes and microbiomes. *Annual review of phytopathology* 49, 291-315.
- Rajendran, A. 2016. Diversity of endophytic fungi from the ornamental plant–*Adenium obesum*. *Studies in fungi*, 1, 34-42.
- Reinhold-Hurek, B. & Hurek, T. 2011. Living inside plants: bacterial endophytes. *Current Opinion in Plant Biology*, 14, 435-443.
- Repussard, C., Zbib, N., Tardieu, D. & Guerre, P. 2013. Les champignons endophytes du genre *Neotyphodium* et leurs toxines: généralités et problématique française. *Rev. Méd. Vét*, 164, 583-606.
- Rinaudi, L. V. & Giordano, W. 2010. An integrated view of biofilm formation in rhizobia. *FEMS Microbiology letters*, 304, 1-11.
- Rivas, R., Velázquez, E., Zurdo-Piñeiro, J. L., Mateos, P. F. & Molina, E. M. N. 2004. Identification of microorganisms by PCR amplification and sequencing of a universal amplified ribosomal region present in both prokaryotes and eukaryotes. *journal of microbiological methods*, 56, 413-426.
- Roberts, D., Baker, C., Mckenna, L., Liu, S., Buyer, J. & Kobayashi, D. 2009. Influence of host seed on metabolic activity of *Enterobacter cloacae* in the spermosphere. *Soil Biology Biochemistry*, 41, 754-761.

- Rodrigues, E. P., Rodrigues, L. S., De Oliveira, A. L. M., Baldani, V. L. D., Dos Santos Teixeira, K. R., Urquiaga, S. & Reis, V. M. 2008. *Azospirillum amazonense* inoculation: effects on growth, yield and N₂ fixation of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant soil*, 302, 249-261.
- Rokhbakhsh-Zamin, F., Sachdev, D., Kazemi-Pour, N., Engineer, A., Pardesi, K. R., Zinjarde, S., Dhakephalkar, P. K. & Chopade, B. A. 2011. Characterization of plant-growth-promoting traits of *Acinetobacter* species isolated from rhizosphere of *Pennisetum glaucum*. *Journal of Microbiology Biotechnology Reports*, 21, 556-566.
- Romero, F. M., Marina, M. & Pieckenstain, F. L. 2014. The communities of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaf endophytic bacteria, analyzed by 16S-ribosomal RNA gene pyrosequencing. *FEMS microbiology letters*, 351, 187-194.
- Rosenblueth, M. & Martínez-Romero, E. 2006. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Molecular plant-microbe interactions*, 19, 827-837.
- Sahraoui, H. & Lounes, A. 2013. La Mycorhize à arbuscules: quels bénéfices pour l'homme et son environnement dans un contexte de développement durable? *Synthese : Revue des sciences et de la technologie*, 26, 06-19.
- Santoyo, G., Moreno-Hagelsieb, G., Del Carmen Orozco-Mosqueda, M. & Glick, B. R. 2016. Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological research*, 1-183, 92-99.
- Schiltz, S., Gaillard, I., Pawlicki-Julian, N., Thiombiano, B., Mesnard, F. & Gontier, E. 2015. A review: what is the spermosphere and how can it be studied? *Journal of applied microbiology*, 119, 1467-1481.
- Schulz, B. 2006. Mutualistic interactions with fungal root endophytes. *Microbial root endophytes*, 261-279.
- Sharma, S. B., Sayyed, R. Z., Trivedi, M. H. & Gobi, T. A. 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springer Plus*, 2, 1-14.
- Shiraishi, A., Matsushita, N. & Hougetsu, T. 2010. Nodulation in black locust by the *Gammaproteobacteria Pseudomonas* sp. and the *Betaproteobacteria Burkholderia* sp. *Systematic and Applied Microbiology*, 33, 269-274.
- Shishido, M., Petersen, D. J., Massicotte, H. B. & Chanway, C. P. 1996. Pine and spruce seedling growth and mycorrhizal infection after inoculation with plant growth promoting *Pseudomonas* strains. *FEMS microbiology ecology*, 21, 109-119.
- Sinclair, J. & Cerkauskas, R. 1996. Latent infection vs. endophytic colonization by fungi. *Endophytic fungi in grasses woody plants*, 3-29.
- Sørensen, J. & Sessitsch, A. 2007. Plant-associated bacteria lifestyle and molecular interactions. *Modern soil microbiology*, 2, 211-236.
- Sturz, A., Christie, B., Matheson, B. & Nowak, J. 1997. Biodiversity of endophytic bacteria which colonize red clover nodules, roots, stems and foliage and their influence on host growth. *Biology Fertility of Soils*, 25, 13-19.
- Sturz, A. & Nowak, J. 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied soil ecology*, 15, 183-190.
- Sturz, A. V., Christie, B. R. & Nowak, J. 2000. Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production. *Critical reviews in plant sciences*, 19, 1-30.
- Sun, Y., Cheng, Z. & Glick, B. R. 2009. The presence of a 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase deletion mutation alters the physiology of the endophytic plant growth-promoting bacterium *Burkholderia phytofirmans* PsJN. *FEMS microbiology letters*, 296, 131-136.

- Tan, R. X. & Zou, W. X. 2001. Endophytes: a rich source of functional metabolites. *Natural product reports* 18, 448-459.
- Tariq, M., Hameed, S., Yasmeen, T. & Ali, A. 2012. Non-rhizobial bacteria for improved nodulation and grain yield of mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. *African Journal of Biotechnology*, 11, 15012-15019.
- Thakuria, D., Talukdar, N., Goswami, C., Hazarika, S., Boro, R. & Khan, M. 2004. Characterization and screening of bacteria from rhizosphere of rice grown in acidic soils of Assam. *Current science* 86, 978-985.
- Tian, C. F., Wang, E. T., Wu, L. J., Han, T. X., Chen, W. F., Gu, C. T., Gu, J. G. & Chen, W. X. 2008. *Rhizobium fabae* sp. nov., a bacterium that nodulates *Vicia faba*. *International journal of systematic evolutionary microbiology* 58, 2871-2875.
- Tintjer, T., Leuchtman, A. & Clay, K. 2008. Variation in horizontal and vertical transmission of the endophyte *Epichloë elymi* infecting the grass *Elymus hystrix*. *New phytologist* 179, 236-246.
- Trujillo, M. E., Alonso-Vega, P., Rodríguez, R., Carro, L., Cerda, E., Alonso, P. & Martínez-Molina, E. 2010. The genus *Micromonospora* is widespread in legume root nodules: the example of *Lupinus angustifolius*. *The ISME journal*, 4, 1265-1281.
- Truyens, S., Weyens, N., Cuypers, A. & Vangronsveld, J. 2015. Bacterial seed endophytes: genera, vertical transmission and interaction with plants. *Environmental Microbiology Reports*, 7, 40-50.
- Van Berkum, P., Beyene, D., Bao, G., Campbell, T. A. & Eardly, B. D. 1998. *Rhizobium mongolense* sp. nov. is one of three rhizobial genotypes identified which nodulate and form nitrogen-fixing symbioses with *Medicago ruthenica* [(L.) Ledebour]. *International journal of systematic evolutionary microbiology*, 48, 13-22.
- Verma, S. C., Singh, A., Chowdhury, S. P. & Tripathi, A. K. 2004. Endophytic colonization ability of two deep-water rice endophytes, *Pantoea* sp. and *Ochrobactrum* sp. using green fluorescent protein reporter. *Biotechnology letters*, 26, 425-429.
- Verma, S. K., Sahu, P. K., Kumar, K., Pal, G., Gond, S. K., Kharwar, R. N. & White, J. F. 2021a. Endophyte roles in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance. *Journal of Applied Microbiology*, 1, 1-23.
- Verma, S. K., Sahu, P. K., Kumar, K., Pal, G., Gond, S. K., Kharwar, R. N. & White, J. F. J. J. O. a. M. 2021b. Endophyte roles in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance.
- Vincent, B. 2018. *Contribution de la symbiose fixatrice d'azote dans l'adaptation d'une légumineuse à des sols contrastés: le modèle Acacia spirorbis et les contraintes édaphiques extrêmes rencontrées en Nouvelle-Calédonie*. These de doctorat, Université de Montpellier.
- Wang, L. L., Wang, E. T., Liu, J., Li, Y. & Chen, W. X. 2006. Endophytic occupation of root nodules and roots of *Melilotus dentatus* by *Agrobacterium tumefaciens*. *Microbial ecology*, 52, 436-443.
- Wang, Y. & Dai, C.-C. 2011. Endophytes: a potential resource for biosynthesis, biotransformation, and biodegradation. *Annals of microbiology* 61, 207-215.
- Wani, P. A. & Khan, M. S. 2010. *Bacillus* species enhance growth parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in chromium stressed soils. *Food Chemical Toxicology*, 48, 3262-3267.
- Wilson, D. 2000. Ecology of woody plant endophytes. *Microbial endophytes*, 403-434.
- Zakhia, F., Jeder, H., Willems, A., Gillis, M., Dreyfus, B. & De Lajudie, P. J. M. E. 2006. Diverse bacteria associated with root nodules of spontaneous legumes in Tunisia and first report for nifH-like gene within the genera *Microbacterium* and *Starkeya*. 51, 375-393.

- Zgad Zaj, R., James, E. K., Kelly, S., Kawaharada, Y., De Jonge, N., Jensen, D. B., Madsen, L. H. & Radutoiu, S. 2015. A legume genetic framework controls infection of nodules by symbiotic and endophytic bacteria. *PLoS genetics*, 11, 1-52.
- Zhang, B., Du, N., Li, Y., Shi, P. & Wei, G. 2018. Distinct biogeographic patterns of rhizobia and non-rhizobial endophytes associated with soybean nodules across China. *Science of the total environment*, 643, 569-578.
- Zinniel, D. K., Lambrecht, P., Harris, N. B., Feng, Z., Kuczmarski, D., Higley, P., Ishimaru, C. A., Arunakumari, A., Barletta, R. G. & Vidaver, A. K. 2002. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. *Applied and environmental microbiology*, 68, 2198-2208.
- Zurdo-Pineiro, J. L., Rivas, R., Trujillo, M. E., Vizcaino, N., Carrasco, J. A., Chamber, M., Palomares, A., Mateos, P. F., Martinez-Molina, E. & Velazquez, E. J. 2007. *Ochrobactrum cytisi* sp. nov., isolated from nodules of *Cytisus scoparius* in Spain. *International Journal of Systematic Evolutionary Microbiology*, 57, 784-788.

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Filière : Ecologie et Environnement

Spécialité : Ecologie Microbienne

Les bactéries endophytes isolées à partir des légumineuses

Résumé

L'association des plantes et des bactéries endophytes comprend une grande diversité de taxons bactériens et d'hôtes végétaux. Dans cette étude bibliographique nous présentons un aperçu général sur la relation entre les légumineuses et les bactéries endophytes non rhizobiennes « Non Rhizobial Endophytes » (NRE). Les légumineuses sont des plantes hôtes de communautés complexes de bactéries endophytes qui colonisent l'intérieur des tissus souterrains et aériennes, il y a plusieurs mécanismes impliqués dans l'invasion des endophytes et leurs effets sur les hôtes (négatifs ou positifs). Les bactéries NRE peuvent être acquises horizontalement à partir de l'environnement à chaque nouvelle génération (via le sol, l'atmosphère et les insectes...), ou transmises verticalement de génération en génération (via les graines et le pollen...). La majorité des bactéries NRE sont capables de favoriser la croissance des légumineuses par la production de phytohormones, l'acquisition de nutriments et en conférant une tolérance aux stress abiotiques et biotiques. La colonisation par les endophytes est essentielle pour apporter ces avantages à la plante hôte, et les plantes en retour fournissent les nutriments pour leur croissance. L'utilisation de bactéries endophytes présente un intérêt particulier pour le développement d'applications agricoles permettant d'améliorer les performances des cultures dans des conditions de stress liées au froid, à la sécheresse ou aux sols contaminés, ou de renforcer la résistance.

Mot clés : Bactéries NRE, Légumineuses, Plante hôte, Communautés, Phytohormones.

Membre du jury :

Présidente du jury : Mme. GUERGOURI I. (Maître Assistante- UFM Constantine 1).

Rapporteuse : Mme. GACI M. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

Examinatrice : Mme. BOUCHLOUKH W. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

Présentée par : ARIBA Asma
BENHAMAMA Chaima Dina
BOUSBA Yousra

Année universitaire : 2020-2021