

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة 8 ماي 1945 قالمة

Université 8 Mai 1945 Guelma

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sciences de la Terre et de l'Univers



## Mémoire En Vue de l'Obtention du Diplôme de Master

**Domaine :** Science de la Nature et de la Vie

**Filière :** Sciences Biologiques

**Spécialité/Option :** Microbiologie Appliquée

**Département :** Ecologie et Génie de l'Environnement

---

### Thème

**Etude des différents types d'interactions microbiennes avec les plantes légumineuses**

---

**Présenté par :**

- Affati Dounia
- Kerdouci Khawla

**Devant la commission composée de :**

<b>Président(e) :</b> Mr Bara Mouslim	<b>M.C.A</b>	<b>Université de Guelma</b>
<b>Examineur :</b> Mr Aissaoui Ryadh	<b>M.C.B</b>	<b>Université de Guelma</b>
<b>Encadreur :</b> Mme Torche Esma	<b>M.C.B</b>	<b>Université de Guelma</b>

**Septembre - 2020**



## **Remerciement**

*Nous remercions **DIEU** tout puissant, maitre des cieux et de terre, qui nous a permis de mener à bien ce travail.*

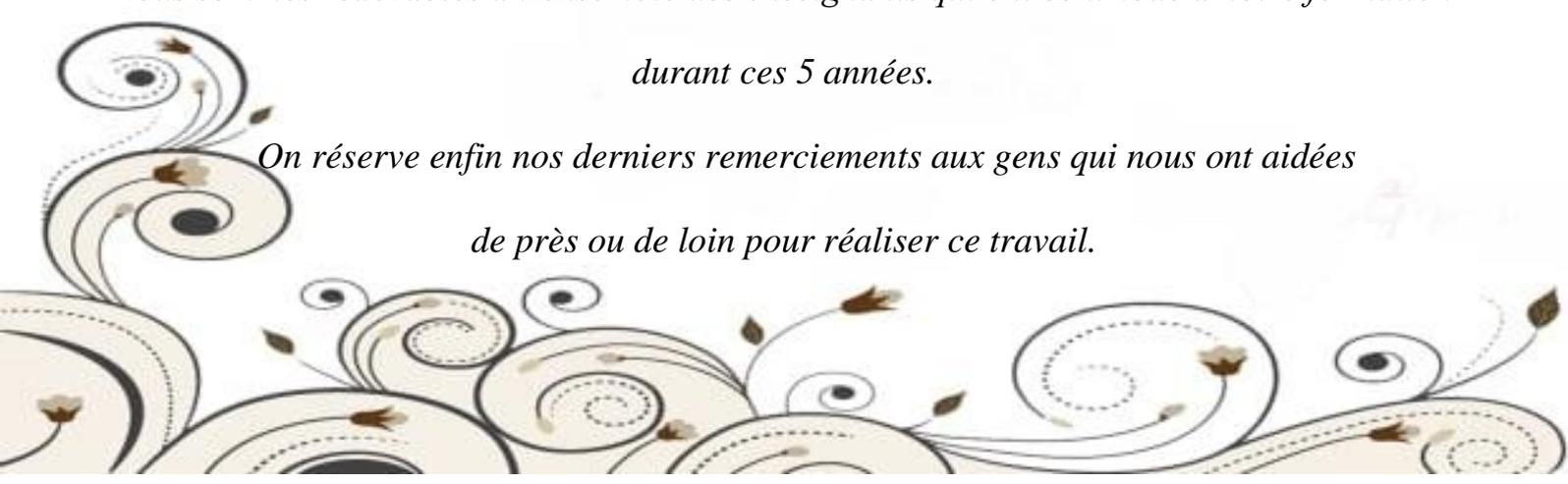
*Nous exprimons nos gratitudes à **Mr Aissaoui Ryadh** Maitre de conférence Classe B de l'université 8 mai 1945 Guelma d'avoir accepté d'examiner ce modeste travail et **Mr Bara Mouslim** Maitre de conférence Classe A de l'université 8 mai 1945 Guelma de présider le jury.*

*Nous tenons à adresser l'expression de nos profonds remerciements à notre encadreur **Mme Torche Asma** qui nous a fait l'honneur d'assurer la direction de ce mémoire. Nous la remercions pour son soutien, la pertinence de ses conseils, sa grande disponibilité, sa patience et son aide précieuse pour l'élaboration de ce travail.*

*Nos remerciements vont également à nos chers parents de tous les sacrifices qu'ils ont consentis pour nous permettre de suivre nos études dans les meilleurs conditions possible et n'avoir jamais cessé de nous encourager tout au long de nos années d'étude, nos chères sœurs et frères.*

*Nous sommes redevables à l'ensemble des enseignants qui ont contribué à notre formation durant ces 5 années.*

*On réserve enfin nos derniers remerciements aux gens qui nous ont aidés de près ou de loin pour réaliser ce travail.*





# *Dédicace*



*Je dédie ce modeste travail à celle qui m'a donné la vie,*

*Le symbole de tendresse, qui s'est sacrifiée pour mon bonheur et ma réussite, à ma  
mère **Nacira***

*A mon père **Abd elkarim**, l'école de mon enfance, qui a été mon ombre durant  
toutes les années des études, et qui a veillé tout au long de ma vie à m'encourager,  
à me donner l'aide et à me protéger*

*A mon cher frère **Abd rezak** et à mes adorables sœurs **Samiha, Rima, Asma** et  
**Hanen**, je vous aime...*

*A mes adorables anges, mes neveux et mes nièces que j'adore...*

*A tous la famille **Kerdouci** et la famille **Mazouz**...*

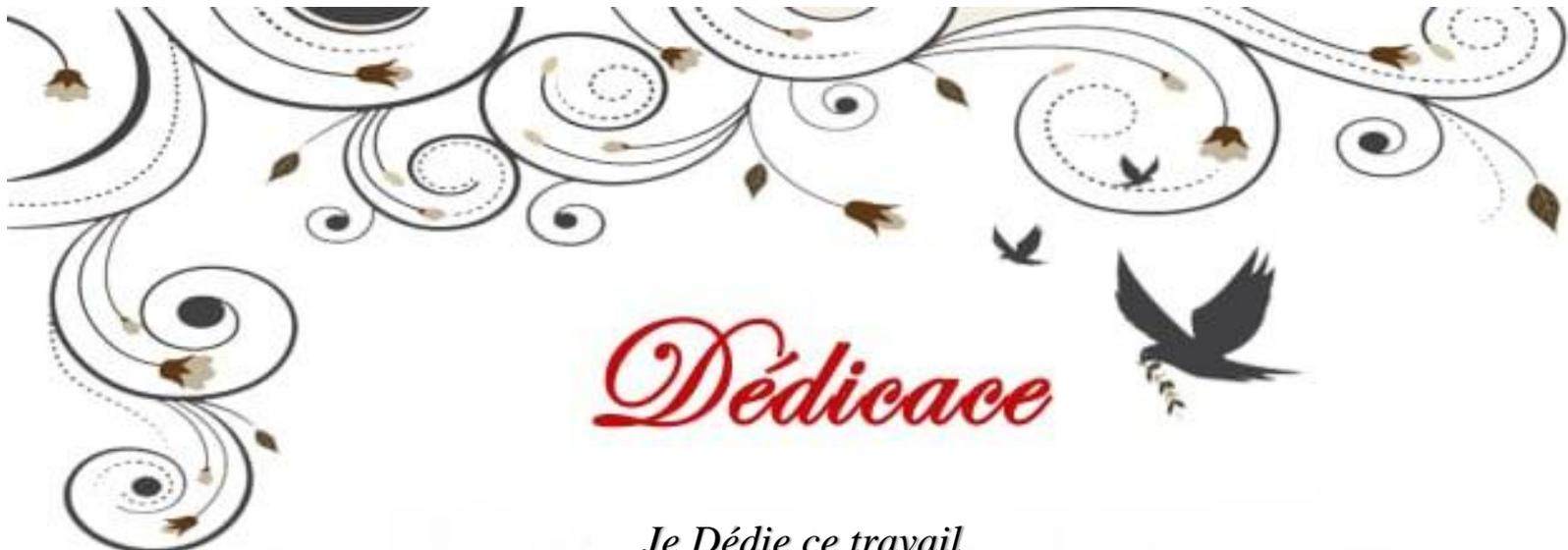
*A ma chère sœur, mon amie, mon binôme **Dounia** que dieu vous protège*

*A mes chères amies **Chaima, Narimen, Meriem, Rima, Yasamine**...*

*A tous mes collègues de la promotion 2020...*



*Khawla*



# *Dédicace*

*Je Dédie ce travail*

*A mon père **Affati hassine** et ma mère **Belhazar loubna***

*Voilà le jour que vous avez impatiemment attendu. Aucun mot, aucune dédicace ne sauraient exprimer mon respect et l'amour éternel que je vous porte pour les sacrifices que vous avez consentis pour mon éducation et mon bien être*

*En ce jour, j'espère réaliser l'un de vos rêves et j'espère ne jamais vous décevoir. Que Dieu, le tout puissant, vous protège et vous accorde santé et longue vie, afin que je puisse vous rendre un minimum de ce que je vous dois*

*A mes chères frères « **fadi** et **mirou** »*

*Je vous remercie que dieu vous protège et j'espère que vous ferez mieux que votre grande sœur*

*A mon binôme **khawla** pour les bons moments passés ensemble, merci à toi que dieux te protège*

*A mes amies : **Amira, Nina, Yassmine, Hanene***

*A toute ma famille maternelle et paternelle. A tous ce qui me sont chers*

*DOUNIA*



## **Résumé**

Dans le monde végétal, il existe de nombreuses associations entre les plantes et les microorganismes. Ces interactions peuvent affecter négativement ou positivement la croissance et la santé des plantes. Les associations symbiotiques ou positives se manifestent entre les plantes légumineuses et les rhizobia conduisant à la formation des nodules sièges de la fixation biologique de l'azote. De même il y'a des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes (PGPR) qui améliorent la croissance des plantes. Les mycorhizes peuvent aussi affecter les plantes positivement par l'absorption des éléments minéraux et l'amélioration de la nutrition des légumineuses. Cette interaction implique des échanges à bénéfices réciproques entre les champignons et les racines des plantes. D'autre part, il existe des microorganismes phytopathogènes et affectent négativement la santé des plantes par la provocation de diverses maladies comme des tumeurs et des lésions des tissus des végétaux.

**Mot clés :** Plantes légumineuses, Rhizobiums interaction symbiotique, nodulation, mycorhize, Phyopathogènes.

## **Abstract**

In the plant world, there are many associations between plants and microorganisms. These interactions can negatively or positively affect the growth and health of plants. The symbiotic or positive associations that manifest between leguminous plants and rhizobia lead to the formation of nodules, sites of biological nitrogen fixation. Likewise, there are Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPRs) which enhance plant growth. Mycorrhizae can also positively affect plants by absorbing mineral elements and improving the nutrition of legumes. This interaction involves mutually beneficial exchanges between fungi and plant roots. On the other hand, there are phytopathogenic microorganisms and negatively affect the health of plants by causing various diseases such as tumors and damage to plant tissues.

**Key words:** Leguminous plants, Rhizobium, symbiotic interaction, nodulation, mycorrhizae, phytopathogens.

## الملخص

في عالم النبات يوجد العديد من الارتباطات بين النباتات والكائنات الحية الدقيقة. يمكن أن تؤثر هذه التفاعلات سلبًا أو إيجابيًا على نمو النباتات وصحتها.

تؤدي الارتباطات التكافلية أو الإيجابية التي تظهر بين النباتات البقولية والريزوبيا إلى تكوين العقد الجذرية، مواقع تثبيت النيتروجين البيولوجي. وبالمثل، توجد بكتيريا من منطقة الريزوسفير تعمل على تحفيز وتعزيز نمو النبات. يمكن أن تؤثر الفطريات أيضًا بشكل إيجابي على النباتات عن طريق امتصاص العناصر المعدنية وتحسين تغذية البقوليات. تتضمن هذه التفاعلات تبادل المنفعة المتبادلة بين الفطريات وجذور النباتات.

من ناحية أخرى، هناك كائنات دقيقة ممرضة للنبات وتؤثر سلبًا على صحة النباتات من خلال التسبب في أمراض مختلفة مثل الأورام وتلف الأنسجة النباتية.

### الكلمات المفتاحية:

النباتات البقولية، الريزوبيا، التفاعل التكافلي، العقدة الجذرية، الفطريات، الممرضات النباتية.

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère.....	4
<b>Figure 02</b> : Ensemble des microorganismes présents dans le zoo de la rhizosphère.....	4
<b>Figure 03</b> : Cycle de l'azote.....	9
<b>Figure 04</b> : Structure de la nitrogénase.....	13
<b>Figure 05</b> : Structure des nodules de légumineuses A : Nodule de Légumineuse de type indéterminé. B : Nodule de Légumineuse de type déterminé. I : zone méristématique; II : zone d'infection; II-III : interzone II-III ; IV : zone de sénescence.....	20
<b>Figure 06</b> : Dialogue moléculaire entre les deux partenaires symbiotiques implique l'action des facteurs Nod.....	24
<b>Figure 07</b> : Différentes étapes de l'établissement de la symbiose rhizobia-légumineuses.....	27
<b>Figure 08</b> : Les principaux types de morphologie mycorhizienne, représentés sur une coupe transversale de racine.....	29
<b>Figure 09</b> : Structures caractéristiques des champignons mycorhiziens arbusculaires.....	33
<b>Figure 10</b> : Prolifération des hyphes, formation des arbuscules et des vésicules.....	34
<b>Figure 11</b> : Schéma de différentes étapes de colonisation des champignons MA.....	35
<b>Figure 12</b> : Structure des strigolactones naturelles.....	37
<b>Figure 13</b> : Structures chimiques des lipo-chitoooligosaccharides (LCO).....	38
<b>Figure 14</b> : Les différents rôles des PGPR.....	46
<b>Figure 15</b> : Interactions entre les plantes et les bactéries dans la rhizosphère.....	47
<b>Figure 16</b> : Structure générale des siderophores citrate-hydroxamate.....	49
<b>Figure 17</b> : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR.....	53
<b>Figure 18</b> : Cycle simplifié du P montrant la répartition des différents stocks de P du sol.....	55

<b>Figure 19</b> : Différents signaux de danger reconnus par la plante .....	52
<b>Figure 20</b> : Représentation schématique des différentes barrières de défense impliquées Spécifique .....	65
<b>Figure 21</b> : Symptômes de la fusariose vasculaire du pois chiche.....	71
<b>Figure 22</b> : Symptômes de <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>phaseolicola</i> sur feuille et gousse de haricot.....	74

## **Liste des tableaux**

<b>Tableau 1</b> : Classification des légumineuses.....	6
<b>Tableau 2</b> : Classification des rhizobias.....	16

## Table des matières

Remerciement

Dédicace

Résumé

Liste des figures

Liste des tableaux

Table des matières

Introduction .....1

### Chapitre 1 : Généralité

1- La rhizosphère .....3

1-1- Le rhizoplane .....3

1-2- L'endorhizosphère .....3

1-3- L'exorhizosphère .....3

2- Les microorganismes de la rhizosphère .....3

3- Les plantes légumineuses .....5

3-1- Les Mimosoideae .....5

3-2- Les Caesalpinioideae .....6

3-3- Les Papilionoideae .....6

4- Types d'interactions microorganismes- plantes légumineuses .....7

4-1- Interaction de type commensal .....7

4-2- Interaction de type parasitaire ou pathogène .....8

4-3- Interaction de type symbiose .....8

### Chapitre 2 : Interaction symbiotique plantes légumineuse- bactérie

1- Fixation biologique de l'azote .....9

1-1- Cycle d'azote .....9

1-2- Fixateurs biologiques de l'azote .....10

1-3- Importance de la fixation biologique de l'azote .....11

1-4- Molécules clés de la fixation biologique de l'azote .....12

<b>2- Le micro symbiote bactérien (rhizobia)</b> .....	13
2-1- Caractéristiques des rhizobia .....	14
2-2- Classifications des rhizobia .....	16
<b>3- La nodulation</b> .....	19
3-1- Type des nodules .....	19
3-2- Génétique de la nodulation .....	21
3-3- Substance responsable de la nodulation .....	23
3-4- Les étapes de la nodulation .....	25

### **Chapitre 3 : Interaction symbiotique plantes légumineuse- Mycorhize**

<b>1- La symbiose mycorhizienne</b> .....	28
1-1- Historique .....	28
<b>2- Type de mycorhizes</b> .....	29
2-1- Ectomycorhizes (ECM) .....	30
2-2- Endomycorhizes .....	30
2-3- Ectendomycorhizes .....	33
<b>3- Processus de la mycorhization</b> .....	33
3-1- Développement des hyphes dans le sol .....	33
3-2- Rencontre avec la racine .....	34
3-3- Prolifération intra-racinaire et la formation des arbuscules .....	35
3-4- Formation des Vésicules .....	35
<b>4- La génétique de la mycorhization</b> .....	36
4-1- Les signaux émis par la plante : les strigolactones .....	36
4-2- Les signaux émis par le champignon : Les Myc factors .....	37
<b>5- L'importance de la mycorhization</b> .....	38
5-1- Rôle nutritionnel .....	38
5-2- Rôle protecteur .....	39
5-3- Rôle écologique .....	39

### **Chapitre 4 : Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (RFCP)= PGPR**

<b>1- Les Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes</b> .....	41
1-1- Quelques bactéries PGPR .....	42
<b>2- Rôle des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes</b> .....	44
2-1- La fixation d'azote (N <sub>2</sub> ) .....	44
2-2- La résistance aux pathogènes du sol .....	45
2-3- La croissance racinaire .....	45
2-4- L'amélioration de la qualité du sol .....	45

2-5-	Induction de l'immunité .....	45
2-6-	Augmentation de la biodisponibilité de certains éléments essentiels .....	46
2-7-	Tolérance aux stress .....	46
<b>3-</b>	<b>Effets des RFCP sur la croissance des plantes légumineuses .....</b>	<b>47</b>
3-1-	Effet direct .....	47
3-2-	Effet indirect .....	51
<b>4-</b>	<b>Solubilisation du phosphore par les RFCP .....</b>	<b>53</b>
4-1-	Le phosphore dans la nature .....	53
4-2-	La Solubilisation du phosphate .....	55
<b>5-</b>	<b>Utilisation des RFCP dans l'agriculture .....</b>	<b>56</b>

## **Chapitre 5 : l'interaction plante légumineuses- pathogène**

<b>1-</b>	<b>Les microorganismes phytopathogènes .....</b>	<b>58</b>
1-1-	Virus et viroïdes .....	58
1-2-	Bactéries .....	59
1-3-	Champignons .....	59
1-4-	Protozoaires .....	60
1-5-	Nématodes .....	60
<b>2-</b>	<b>Reconnaissance de l'agent pathogène .....</b>	<b>60</b>
2-1-	Reconnaissance non spécifique .....	60
2-2-	Reconnaissance spécifique .....	60
<b>3-</b>	<b>Immunité des plantes .....</b>	<b>61</b>
3-1-	Perception de l'agent pathogène .....	61
3-2-	Transduction du signal .....	63
3-3-	Les réponses de défense .....	64
<b>4-</b>	<b>Mécanisme d'infection et de résistance aux bactéries .....</b>	<b>66</b>
4-1-	La phase de conservation .....	66
4-2-	La phase d'infection .....	66
4-3-	La phase de dispersion .....	67
4-4-	La résistance .....	67
<b>5-</b>	<b>Exemples de maladies phytopathogènes de légumineuses .....</b>	<b>69</b>
5-1-	La fusariose vasculaire .....	70
5-2-	La graisse bactérienne .....	72
<b>Conclusion</b> .....	<b>83</b>	

## **Références bibliographiques**

## **Introduction**

Le sol est un réservoir important de microorganismes, il renferme une microflore complexe et variée qui joue des rôles essentiels pour l'écosystème tellurique et les organismes pluri cellulaires qui y vivent (Munees et Mulugeta, 2013).

Parmi les organismes supérieurs du sol nous trouvons les plantes vertes qui constituent le groupe le plus vaste, avec environ 278 000 espèces différentes. Les quatre principales subdivisions du groupe des plantes vertes sont les mousses, les fougères, les conifères et les plantes à fleurs (Jacques fortin, 2005). Elles sont ancrées dans le sol par leur système racinaire qui se développe au contact de la plus grande diversité d'organismes vivants qui existe sur terre (Hirsch et Mauchline, 2012).

Les légumineuses constituant une des familles les plus abondantes et diversifiées des plantes supérieures avec plus de 650 genres et 18000 espèces (In Sebihi, 2008). Cette famille comprend des espèces des formes herbacées se rencontrent surtout dans les régions tempérées et les formes arborescentes dans les régions chaudes (Merzoug et *al.*, 2008). Elle présente des nodules sur leurs racines et sur les tiges dans lesquels se trouvent les bactéries, fixant l'azote atmosphérique (Merzoug H *et al.*, 2008). Les légumineuses présentent une importance économique majeure, de nombreuses espèces constituent des ressources en fourrage tel que la Luzerne (*Medicago sativa*), l'aliment Soja (*Glycine max* L.), Haricot (*Phaseolus* sp.), Arachides (*Arachis hypogaea* L.) et Horticoles (Mimosas) ou présentent des propriétés médicinales (In Sebihi, 2008). En Algérie, les légumineuses occupent une place importante et constituent avec les céréales l'épine dorsale du système alimentaire algérien. Elle se caractérise par une grande diversité de légumineuses spontanées et cultivées (In Ouslim, 2016).

La rhizosphère, ce terme qui désigne la zone du sol dans laquelle la microflore tellurique est soumise aux influences des racines (Campbell et Greaves, 1990). C'est une zone d'intense activité microbiologique en raison des exsudats racinaires des plantes, ces activités bénéfiques peuvent être directes par le biais des relations symbiose avec les plantes, ou indirectes via l'action des microorganismes vivant librement dans la rhizosphère qui modifient les taux d'approvisionnement en éléments nutritifs et la répartition des ressources (Belaid et *al.*, 2013). La microbiologie du sol est complexe et variée, elle comprend des bactéries, des champignons, des protozoaires et des virus. La distribution des micro-organismes du sol est hétérogène et

dépend des facteurs nutritionnels et des facteurs physico chimique (In Bendjida et Aouadi, 2019).

Il a été estimé qu'un gramme de sol contenait de  $10^{10}$  à  $10^{11}$  bactéries, et de 6 000 à 5 000 espèces bactériennes (Curtis et *al.*, 2002 ; Horner et *al.*, 2003). Certains de ces microorganismes jouent un rôle clé dans un grand nombre de processus incluant : l'acquisition d'éléments nutritifs pour les plantes, les cycles géochimiques comme celui de l'azote, et la structure du sol (Kowalchuk et Stephen, 2001 ; Rillig et Mummey, 2006).

Dans leur environnement naturel, les plantes sont en contact avec une grande diversité de populations microbiennes avec lesquelles elles établissent différents types d'interactions (Barrett et *al.*, 2009). Certains microorganismes établissent une relation symbiotique avec la plante profitant aux deux partenaires. D'autres vivent en épiphytes sur les plantes qui leurs fournissent une niche et n'ont apparemment aucun effet. Enfin, certains microorganismes parasites nuisent aux plantes et affectent leur croissance et leur reproduction de manière plus ou moins importante. Les interfaces entre plantes et micro-organismes représentent donc le lien entre les facteurs biologiques et environnementaux et la production durable des écosystèmes (Mathieu hanemian, 2012).

L'objectif de notre étude est la détermination des différents types d'interaction microbienne avec les plantes légumineuses.

Le travail est organisé en cinq chapitres :

Le premier chapitre est une revue générale sur les plantes légumineuses et les microorganismes de la rhizosphère et l'interaction existant entre eux. Le deuxième chapitre est consacré à l'étude de l'interaction symbiotique des plantes légumineuses avec les bactéries alors que le troisième chapitre se concentre sur la symbiose avec les mycorhizes. Dans le quatrième chapitre on étudie les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes. Enfin, le cinquième chapitre présente l'interaction entre les plantes légumineuses et les microorganismes pathogènes.

La dernière partie présentera une conclusion qui récapitule les connaissances acquises lors de ce travail ainsi que les perspectives.

---

# **CHAPITRE 1 : GENERALITES**

---

## 1- La rhizosphère

La rhizosphère, terme employé pour la première fois en 1904 par Hiltner, correspond à la zone du sol soumise à l'influence des racines vivantes (Cregut, 2009). Cette partie du sol est le siège des interactions mutuelles entre le sol, les microorganismes et la plante (Kirdi, 2011). La rhizosphère peut être définie comme la partie du sol qui est adjacente au système racinaire d'une plante et qui est influencée par les exsudats racinaires. Les racines libèrent une grande quantité de métabolites à partir de poils absorbants ou de systèmes racinaires fibreux. Ces métabolites agissent comme des signaux chimiques pour que les bactéries motiles se déplacent vers la surface des racines, mais représentent aussi les principales sources de nutriments disponibles pour soutenir la croissance et la persistance dans la rhizosphère (Manoharachary et Mukerji, 2006 ; Nihorimbere *et al.*, 2010).

Il y a trois zones distinctes dans la rhizosphère : l'endorhizosphère, le rhizoplane et l'ectorhizosphère (Huang *et al.*, 2014) (figure 1).

### 1-1- Le rhizoplane

Le rhizoplane est la zone de la surface des racines où les micro-organismes se fixent en utilisant des structures de surface telles que les flagelles, les fimbriae ou les polysaccharides de la surface cellulaire (Mwajita *et al.*, 2013).

### 1-2- L'endorhizosphère

Le terme endorhizosphère désigne l'intérieure de la racine y compris cortex racinaire, épiderme et poils racinaires, Il évoque le passage graduel du sol à l'intérieur de la racine. C'est l'introduction des champignons et bactéries dans les cellules du parenchyme cortical de la plante, utilisant ses exsudats sans provoquer de lyse cellulaire (Maougal, 2014).

### 1-3- L'exorhizosphère

C'est le sol adhérent à la partie racinaire de la plante (Maougal, 2014).

## 2- Les microorganismes de la rhizosphère

La rhizosphère est une fine couche de sol qui entoure immédiatement les racines des plantes. Ceci est une zone extrêmement importante et active pour l'activité racinaire et le métabolisme. Un grand nombre de micro-organismes tels que les bactéries, les champignons, les protozoaires et les algues coexistent dans la rhizosphère. Les bactéries sont les plus abondantes d'entre eux ( $10^8$  -  $10^9$  g<sup>-1</sup>) (Mwajita *et al.*, 2013) (Figure2).

Les microorganismes de la rhizosphère interviennent dans la nutrition des plantes en influençant : la disponibilité des nutriments, la croissance et la morphologie racinaire, le processus de prélèvement des nutriments (Limam, 2015).

La biodiversité des micro-organismes dans la rhizosphère des plantes est réduite par rapport à ce qu'elle est réellement dans le sol. Le nombre d'individus par gramme de sol est en général plus élevé dans le sol rhizosphérique car les ressources trophiques et spatiales y sont plus élevées, mais la diversité des espèces présentes est moindre [1].

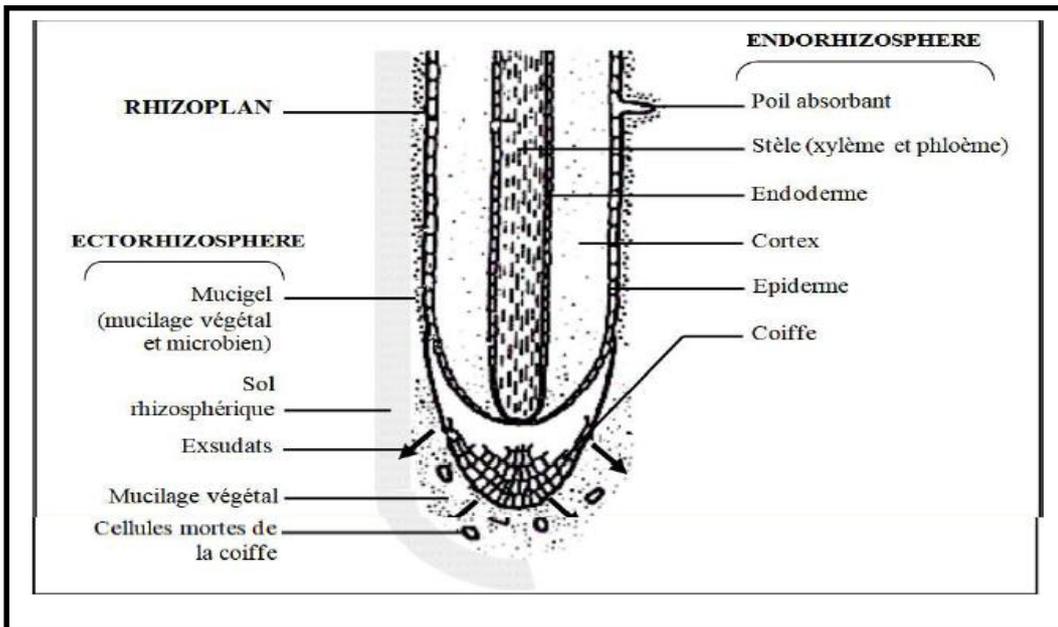


Figure 1 : Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère (Lepinay, 2013).

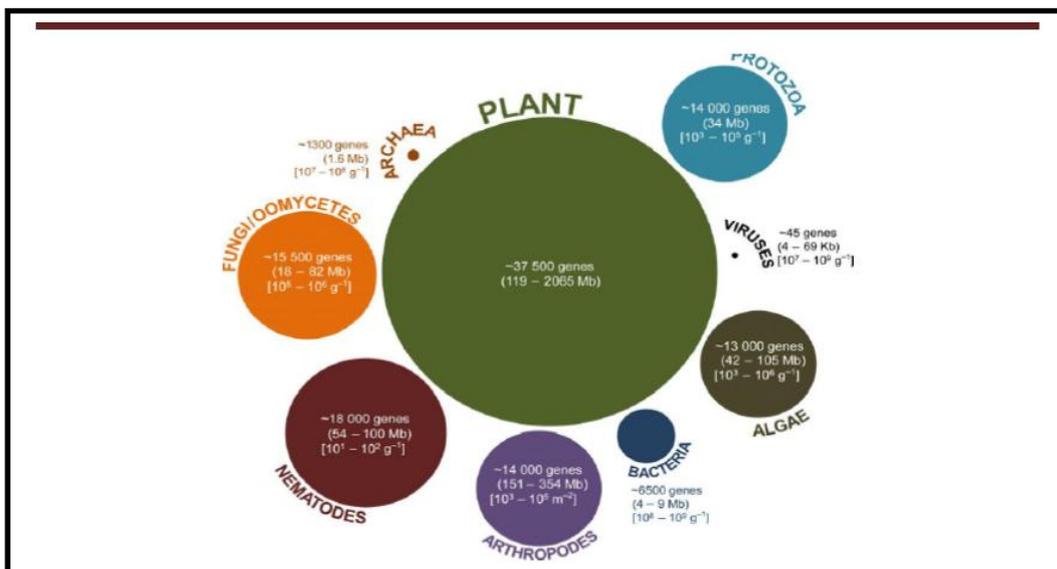


Figure 2 : Ensemble des microorganismes présents dans le zoo de la rhizosphère (Mendes1 et al., 2013).

### 3- Les plantes légumineuses

Le premier processus qui intervient dans la rhizosphère est commandé par les racines des plantes qui opèrent des changements qualitatifs du sol qui les entoure, de façon physique par leur croissance et chimique par leur exsudation. Elles modifient les propriétés physicochimiques du sol tant au niveau de sa microporosité que de macroporosité (modification du pH, du potentiel redox, de la température, de l'aération, de l'humidité et de la salinité ...) qui conduisent à des modifications des propriétés biologiques et microbiologiques (Limam, 2015).

Les plantes libèrent au sein de la rhizosphère divers éléments carbonés, dont les photosynthétats, regroupés sous le terme de rhizodépôts. Ces derniers sont composés des exsudats racinaires (ou photosynthétats : sucres, acides aminés, acides organiques, hormones, vitamines), de sécrétions de mucilage (sucres polymérisés, enzymes) et de cellules sénescents (cellules de la coiffe racinaire, cellules corticales et épidermiques) puis de l'ensemble de la racine à la mort de la plante (Lepinay, 2013).

La famille des légumineuses (Fabacées) est la troisième plus grande famille d'Angiospermes après les Orchidacées et les Astéracées, avec environ plus de 18000 espèces réparties en 750 genres, (Allen et Allen, 1981 ; Lewis et *al.*, 2005 ; Bruneau et *al.*, 2013). Ayant une distribution mondiale et une grande importance écologique et économique, couvrant tous les principaux biomes et formant des constituants écologiquement importants des écosystèmes tempérés, méditerranéens, tropicaux, arides, saisonnièrement secs, des forêts tropicales et de savanes (Doyle et Luckow, 2003 ; Schrire et *al.*, 2005).

La famille des *Fabaceae* se divise en trois grands sous-groupes, qui sont généralement considérés comme des sous familles : Mimosoideae, Caesalpinioideae et Papilionoideae (Botineau, 2010).

#### 3-1-Les Mimosoideae

Ont de très nombreuses petites fleurs en grappes serrées à nombreuses étamines saillantes en dehors des petits pétales ; les fleurs sont symétriques. Sont en majorité des arbres et arbuste des régions tropicales et subtropicales. Cette sous-famille comprend 62 genres et environ 2500 espèces. Parmi les 10% d'espèces déjà examinées, la majorité sont nodulées (*Glycine*, *Acacia*,...) (Maxted et Bennett, 2001a).

### 3-2- Les Caesalpinioideae

Ont habituellement des fleurs comme des papillons et à étamines unies. Comprenant environ 150 genres et 2200 espèces, sont principalement des arbres ou arbustes retrouvés en régions tropicales et subtropicales. 23 % seulement des espèces parmi celles examinées, sont connues pour être nodulées par les rhizobia. Ces espèces nodulées se retrouvent majoritairement dans les tribus des *Caesalpinieae* et *Cassieae* ; les tribus *Cercideae* et *Amherstieae* étant très peu nodulées (Maxted et Bennett, 2001a).

### 3-3- Les Papilionoideae

Comprennent plus des deux tiers des espèces des trois sous-familles. Cette sous famille est très cosmopolite et compte près de 14000 espèces réparties en 476 genres de légumineuses tropicales et tempérées. Les plantes sont principalement des herbacées mais comprennent aussi des arbres et des arbustes, Parmi les espèces étudiées (21% du total), 97% sont nodulées par les rhizobia. Les Papilionoideae ont une grande importance au niveau de l'agriculture. Elles sont cultivées pour leurs graines riches en protéines ou pour leurs propriétés fourragères (In Riah, 2014).

**Tableau 1 :** Classification des légumineuses (In Saoudi, 2008).

<b>Mimosoideae</b>	<i>Albizia</i> avec l'arbre de soie, <i>Inga</i> , <i>Pithecellobium</i> , <i>Acacia</i> , avec le mimosa, <i>Mimosa</i> .
<b>Caesalpinioideae</b>	<i>Caesalpinia</i> , avec le Pernambouc ou le Pau-Brasil, <i>Parkinsonia</i> , <i>Delonix</i> , <i>Gleditsia</i> , avec le févier épineux , <i>Haematoxylum</i> , <i>Sclerolobium</i> , <i>Melanoxylon</i> , <i>Bauhinia</i> , <i>Cercis</i> , avec l'arbre de Judée ( <i>Cercis siliquastrum</i> ) , <i>Cassia</i> , <i>Ceratonia</i> , avec le Caroubier ( <i>Ceratonia siliqua</i> ) , <i>Colophospermum</i> , <i>Copaifera</i> , <i>Brachystegia</i> <i>Tamarindus</i> , <i>Amherstia</i> , etc.
<b>Papilionoideae ou Faboideae</b>	<i>Abrus</i> , <i>Arachis</i> , l'arachide, <i>Astragalus</i> -les astragales, <i>Cicer arietinum</i> -le pois chiche, <i>Cytisus</i> -certains genêts comme le genêt à

	<i>balais, Coronilla-Coronille, Genista-c'est le genêt poilu ou le genêt des teinturiers, Glycine-qui nous donne le soja (ne pas confondre avec la glycine nom de genre Wisteria), Glycyrrhiza-la réglisse, Hippocrepis le fer à cheval, Laburnum, le cytise, Lathyrus, les gesses, Lens-les lentilles, Lotus-le lotier, Lupinus-le lupin, Medicago-les luzernes, Melilotus-les mélilots, Ononis les bugranes, Phaseolus-les haricots, Pisum-les pois, Robinia-le robinier faux-acacia avec son bois dur imputrescible.</i>
--	---

#### 4- Types d'interactions microorganismes- plantes légumineuses

Des nombreuses interactions sont observées entre les plantes et les microorganismes, ces interactions peuvent affecter négativement la croissance et la santé des plantes puisqu'elles peuvent provoquer beaucoup de dégâts chez la plante comme la provocation des maladies telles que la nécrose, les tumeurs et les lésions. Mais aussi a des effets positifs puisqu'elles peuvent améliorer la croissance des plantes et aident la plante à résister à des conditions de stress biotique et abiotiques (Aurelie, 2010 ; Djigal, 2003 ; Clementine, 2013).

En effet, il existe trois grands types d'interactions entre les plantes et les microorganismes :

##### 4-1- Interaction de type commensal

Est une interaction biologique à bénéfice non réciproque où l'un des partenaires n'a aucune influence sur l'autre. Par exemple : la bactérie *Pseudomonas fluorescens* forme des biofilms sur la racine des plantes sans qu'il n'y ait d'avantages ni pour la plante ni pour la bactérie. Sur les feuilles on trouve *Methylobacterium* et *Sphingomonas* dans ce type d'interaction (Patrick, 2011).

## 4-2- Interaction de type parasitaire ou pathogène

Est une interaction biologique dont un des protagonistes (le parasite) tire profit (en se nourrissant, en s'abritant ou en se reproduisant) d'un autre organisme (hôtes) (Khasirikani., 2009). Par exemple, il y a beaucoup de bactéries pathogènes chez les plantes (*Agrobacterium* sp, *Pseudomonas syringae*, *Xanthomonas* sp, *Ralstonia solanacearum*), mais ce sont surtout les champignons, les oomycètes et les virus qui provoquent le plus de dégâts chez les plantes (Patrick, 2011).

## 4-3- Interaction de type symbiose

Le terme symbiose fut utilisé pour la première fois par l'allemand Frank en 1877 pour qualifier la coexistence d'organismes différents (Hubert, 1997). En effet, on utilise le terme de symbionte pour caractériser une variété de bactéries/champignons qui établissent une interaction/infection soutenue avec leur hôte au cours de laquelle la colonisation et la multiplication sont contrôlées sans compromettre la vitalité de l'hôte. L'association symbiotique est souvent construite autour d'un grand partenaire appelé hôte et de plus petits partenaires appelés symbiontes (Philippe, 2009).

---

**CHAPITRE 2 : INTERACTION SYMBIOTIQUE  
PLANTES LEGUMINEUSES- BACTERIES**

---

# 1- Fixation biologique de l'azote

## 1-1- Cycle d'azote

L'azote, en tant que composant omniprésent dans les biomolécules (protéines, acides nucléiques, vitamines...), est l'élément constitutif des végétaux le plus important après le carbone. Malheureusement, la concentration de ses formes assimilables dans le sol (ammonium, nitrate, etc.) est souvent limitante pour la bonne croissance des plantes et constitue de ce fait, très fréquemment, le facteur clé de la production agricole (Roger *et al.*, 1996). L'atmosphère terrestre est composée majoritairement d'azote sous forme gazeuse ou moléculaire ( $N_2$ ) (diazote) non assimilable par les plantes (Cleland et Harpole, 2010).

Au centre du concept du cycle de l'azote (Figure 3) se trouve l'azote contenu dans le sol. L'azote du sol pénètre dans la biomasse surtout sous la forme des nitrates ( $NO_3^-$ ) qui est absorbé par les plantes et les microorganismes. Une fois assimilé, l'azote nitrique est converti en azote organique sous la forme d'acides aminés, et d'autres composés azotés qui constitueront les protéines et d'autres macromolécules. L'azote continue son chemin dans la chaîne alimentaire, lorsque les animaux mangent les plantes. Puis l'azote retourne au sol sous la forme des déchets animaux, ou lors de la mort et la décomposition des différents organismes.

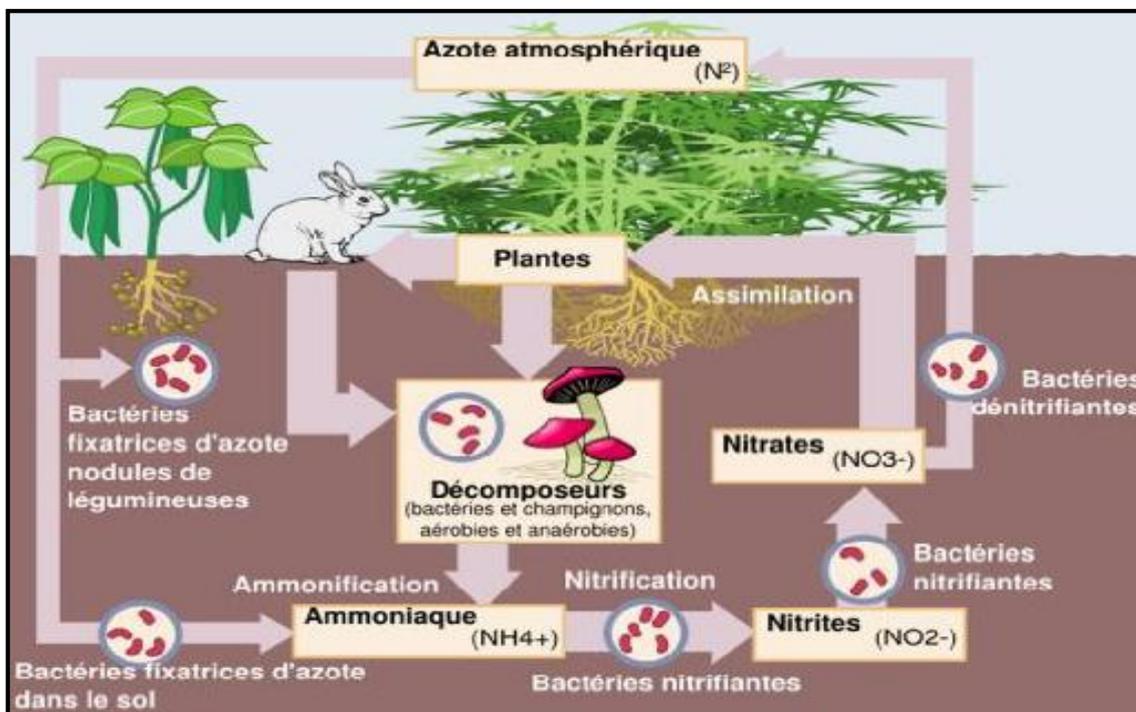


Figure 3 : Cycle de l'azote (Peret, 2007)

Au cours de la décomposition, l'azote organique est transformé en ammoniac par une série de microorganismes ce processus est connu sous le terme d'ammonification. Une partie de l'ammoniac peut être volatilisé et retourne dans l'atmosphère, mais la plus grand partie est recyclé en nitrate par des bactéries du sol. La première étape de la formation de nitrate, est l'oxydation de l'ammoniac en nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ) par des bactéries appartenant aux genres *Nitrosomonas* ou *Nitrococcus*. Le nitrite est ensuite oxydé en nitrate par des membres du genre *Nitrobacter* ces deux groupes bactériens sont dits bactéries nitrifiantes, le résultat de leurs activité est la nitrification. Les bactéries nitrifiantes sont chimioautotrophes, ce qui signifie que l'énergie libérée par l'oxydation des matières inorganiques telles que l'ammonium ou le nitrite est utilisée pour convertir le dioxyde de carbone en carbone organique. En prélevant de l'azote dans le sol, les plantes entrent en compétition avec des bactéries dites dénitrifiantes (ex : *Thiobacillus denitrificans*) (Hokpins, 2003).

## 1-2- Fixateurs biologiques de l'azote

De même que le carbone (C), l'azote (N) est un des éléments majeurs constituant les composants cellulaires nécessaires à la vie (notamment les acides nucléiques et les protéines indispensables à la reproduction et à la croissance). Seules certaines familles d'êtres vivants peuvent utiliser directement l'azote gazeux qui est présent dans l'air. Le mécanisme en jeu, appelé fixation biologique du diazote  $\text{N}_2$  (diazotrophie), est le mécanisme principal permettant l'introduction d'azote dans la biosphère. La fixation biologique de l'azote est un processus métabolique exclusivement réalisé par les organismes procaryotes : certaines bactéries et cyanobactéries libres dans le sol ou l'eau, et les bactéries symbiotiques des légumineuses (La Bauer et Treseder, 2008).

### 1-2-1- Fixateurs libres de l'azote

Il existe des bactéries libres qui vivent dans le sol et assurent la fixation de l'azote, soit seules, soit en symbiose avec d'autres bactéries. Ce sont principalement, des bactéries aérobies (*Azotobacter*, *Azomonas*) et des bactéries anaérobies (*Clostridium...*) (In Saoudi, 2008). En plus des bactéries, plusieurs genres de cyanobactéries comprennent des espèces fixatrices d'azote. Leur nitrogénase est enfermée dans un hétérocyste, une structure cellulaire spécialisée qui fournit les conditions anaérobies nécessaire à la fixation de l'azote (Tortora et *al.*, 2003).

### 1-2-2- Fixateurs symbiotiques

La forme la plus commune d'association symbiotique provoque la formation sur la racine (ou parfois sur la tige) de la plante hôte des structures multicellulaires hypertrophiées nommées nodules (Hopkins, 2003).

Parmi les bactéries du sol qui forment des nodosités sur les racines des plantes (symbioses vraies), les rhizobia s'associent aux espèces de la famille des légumineuses et au seul genre *Parasponia* de la famille des Ulmacées. L'autre type de bactérie formant des nodosités racinaires, *Frankia*, de l'ordre des Actinomycétales, s'associe à des espèces ligneuses, réparties dans différentes familles botaniques et appartenant aux genres *Alnus*, *Eleagnus*, *Casuarina* ou *Myrica*. Les cyanobactéries, qui possèdent une photosynthèse de type végétal, s'associent à des fougères aquatiques flottantes (*Azolla*), des lichens et des plantes herbacées. Des associations de type endophytique sont également décrites, telles deux espèces bactériennes associées aux tiges et aux racines de la canne à sucre : *Acetobacter diazotrophicus* et *Herbaspirillum seropedicae* (Domergue, 2006).

### 1-3- Importance de la fixation biologique de l'azote

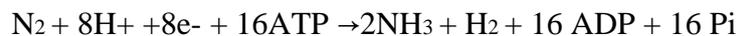
La fixation symbiotique de l'azote, associant des rhizobia à des légumineuses, permet de diminuer les apports d'azote dans le sol via l'utilisation d'engrais chimiques tout en conservant un niveau de fertilité d'azote adéquat pour assurer la productivité de l'agrosystème (Dwivedi et al., 2015). En conséquence, la valorisation de la fixation symbiotique de l'azote est une composante fondamentale dans la conception d'une révolution doublement verte en offrant toute une gamme d'avantages contribuant à l'identification de pratiques culturelles respectueuses de l'environnement. En effet, les légumineuses ont de nombreuses propriétés allant de la production de ressources riches en protéines, en lipides, en éléments minéraux et en vitamines jusqu'à l'amélioration de la qualité des sols (teneurs en azote, en matière organique, structure du sol) permettant ainsi d'optimiser durablement la productivité de l'agrosystème mais également sa rentabilité financière (Köpke et Nemecek, 2010 ; Chianu et al., 2011; Lupwayi et al., 2011; Mahieu et al., 2011).

## 1-4- Molécules clés de la fixation biologique de l'azote

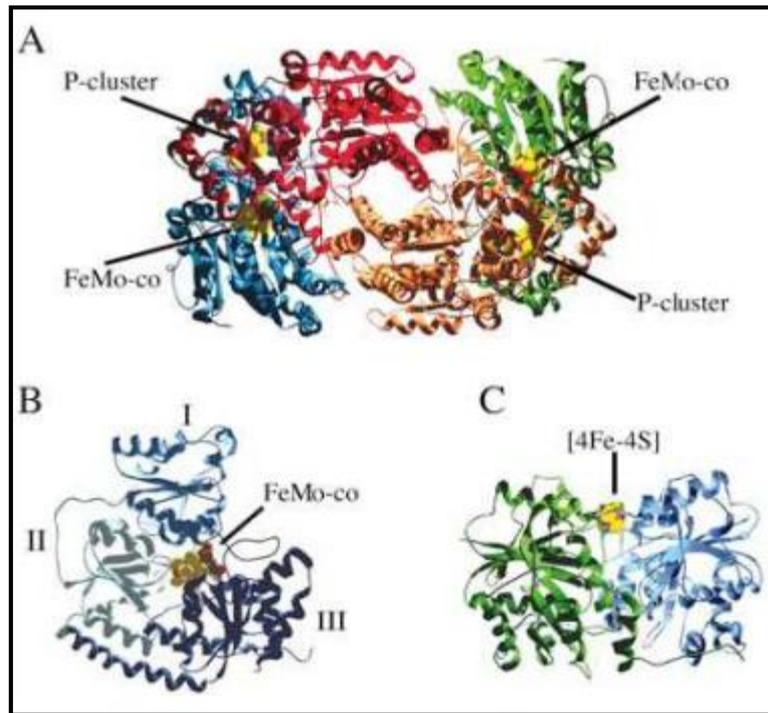
### 1-4-1- Nitrogénase

La fixation biologique de l'azote atmosphérique est catalysée par un complexe enzymatique appelé complexe nitrogénase (Rees et Howard, 2000). Cette enzyme a été mise en évidence uniquement chez des procaryotes. Le complexe nitrogénase est très conservé chez les bactéries fixatrices d'azote tant au niveau de sa séquence que de sa structure. Il est constitué de deux métalloprotéines. Le site de la réduction du substrat est la protéine MoFe (composant I ou dinitrogénase) et le donneur d'électrons est la protéine Fe (composant II ou dinitrogénase réductase). Le composant I est un hétérotétramère de type  $\alpha_2\beta_2$  codé par les gènes *nifD* et *nifK* et le composant II est un homodimère codé par le gène *nifH* (Howard et Rees, 2000). La régulation de l'expression de la nitrogénase est complexe ; elle fait intervenir au niveau transcriptionnel d'autres gènes *nif* de l'opéron (*nifA* et *nifL* notamment) et au niveau post traductionnel un système d'ADPribosylation (répression de l'enzyme par  $\text{NH}_4^+$  et l'obscurité). Le complexe nitrogénase est extrêmement labile en présence de dioxygène (In Saoudi, 2008).

La réaction catalysée par cette enzyme est la suivante :



La réaction de fixation de l'azote est très coûteuse en énergie (ATP et pouvoir réducteur). De ce fait, la fixation de l'azote par les bactéries diazotrophes à l'état libre est peu efficace : de l'ordre de la dizaine de kg N.ha-1.an-1. L'association symbiotique entre des bactéries fixatrices d'azote et certaines plantes permet d'améliorer considérablement cette valeur pour atteindre une centaine de kg N.ha-1.an-1 (Bohlool et al., 1992). La symbiose *Rhizobium*-Légumineuses est la plus étudiée car elle concerne beaucoup d'espèces d'intérêt agronomique (alimentation humaine et animale). Les symbioses actinorhiziennes sont moins étudiées mais ont néanmoins une grande importance écologique (In Saoudi, 2008).



**Figure 4:** Structure de la nitrogénase (Rubio et Ludden, 2005)

Le complexe nitrogénase catalyse la réaction de fixation de l'azote atmosphérique. Cette enzyme n'existe que chez les organismes procaryotes. Elle est constituée de deux composants : le composant I est un hétérotétramère constitué de deux sous-unités représentées en bleu et vert et deux sous-unités représentées en rouge et orange (A), le détail de la sous-unité est donné (B) et le composant II est un homodimère (C) (Rubio et Ludden, 2005).

### 1-4-2- Lèghémoglobine

La lèghémoglobine est une protéine pigmentée de couleur rose foncée. Elle ressemble beaucoup à l'hémoglobine des animaux, elle fixe l'oxygène gazeux rejeté par la photosynthèse et qui inhiberait la nitrogénase de la bactérie. Elle laisse suffisamment d'oxygène pour la respiration des bactéries (Suty, 2015).

## 2- Le micro symbiote bactérien (rhizobia)

Le premier isolement et la première culture pure de bactéries fixatrices d'azote à partir d'un nodule de légumineuse remonte à la fin du XIXème siècle (Beijerinck, 1888). L'année suivante, cette bactérie est appelée *Rhizobium leguminosarum* (Frank, 1889).

Du grec rhiza (qui signifie racine) et bio (vie), rhizobium signifie donc littéralement organisme vivant dans la racine. Les Rhizobia sont des bactéries aérobies du sol appartenant à

la famille des Rhizobiaceae. Ces bactéries présentent la capacité de former une symbiose avec des plantes de la famille des légumineuses (Benahmed, 2010). A l'état libre, les rhizobia vivent dans le sol et dans la rhizosphère. Avec quelques exceptions (dont *Azorhizobium*), les rhizobia n'ont pas la possibilité de fixer l'azote atmosphérique, lorsqu'ils sont à l'état libre (Emile et Michel, 2004).

## 2-1 - Caractéristiques des rhizobia

Une caractéristique des rhizobia est leur aptitude à infecter la racine ou parfois la tige des légumineuses pour y former des nodules (test piégeage) (Emile et Michel, 2004).

### 2-1-1- Caractères morphologiques

Les rhizobia sont des bactéries à Gram négatifs, non sporulants. Ces bactéries sont mobiles par un seul flagelle polaire ou par deux à six flagelles péritriches et apparaissent sous forme de bâtonnets réguliers de 0,5 à 0,8  $\mu\text{m}$  de largeur sur 1,2 à 3  $\mu\text{m}$  de longueur pour les rhizobia à croissance rapide. Les rhizobia à croissance lente sont mobiles par un seul flagelle polaire ou un flagelle subpolaire (Somasegaran et Hoben, 1994).

À l'intérieur des cellules du cortex racinaire, les rhizobia se transforment en bactéroïdes de forme branchée, sphérique ou en massue (Perry et *al.*, 2004). Donc on distingue deux formes :

**Une forme végétative (non bactéroïdes) :** ce sont des microorganismes réguliers que l'on trouve dans la rhizosphère et/ou dans le cordon d'infection, très mobiles quand ils sont jeunes (Torche, 2006).

**Une forme bactéroïdes :** chez les groupes *Rhizobium trifoli*, *Rhizobium meliloti* et *Rhizobium leguminosarum*, les individus sont irréguliers et ont une taille à peu près dix fois plus grande que ceux de la forme végétative (Somasegaran et Hoben, 1994).

### 2-1-2- Caractères biochimiques

Les rhizobia sont des bactéries chimioorganotrophes ; ils utilisent des carbohydrates relativement simples comme le glucose, le mannitol, le saccharose et des composés aminés. Certaines espèces exigent des vitamines pour leurs croissances. Les rhizobia à croissance rapide peuvent croître dans une large gamme de carbohydrates, mais ils ont une croissance meilleure sur le glucose, le mannitol ou le saccharose. La majorité des souches à croissance lente préfère le pentose (Somasegaran et Hoben, 1994). Les rhizobia n'assimilent pas l'azote en dehors de la

plante et ont besoin d'une source d'azote ammoniacal ou aminé pour se développer à l'état libre (Pelmont, 1995).

### 2-1-3- Caractères physiologiques

*Rhizobium* est un micro-organisme aérobie ou microaérophile et peut se contenter d'une faible tension en oxygène (pression de 0,01 atm). Le pH optimum de la croissance se situe entre 6 et 7, plus exactement 6.8, mais certaines souches tolèrent un milieu acide (pH = 4) comme *Rhizobium japonicum*. La température idéale se situe entre 25-30°C (Somasegaran et Hoben, 1994).

### 2-1-4- Caractères génétique

La génétique du *Rhizobium* n'est pas chose simple, en raison du grand nombre de gènes impliqués dans la symbiose et les nombreuses particularités d'une souche à l'autre (Gharzouli, 2006). La taille des génomes rhizobiens connus varie de 5,4 à 9,2 Mb et le nombre de plasmides varie entre 0 et 7 (Laranjo et al., 2014).

La présence d'un plasmide de grande dimension ou mégaplasmide (P<sub>sym</sub>) est une caractéristique intéressante dans toutes les souches de *Rhizobium meliloti* (Gharzouli, 2006).

### 2-1-5- Caractères cultureux

Le yeast mannitol agar (YMA) est un des milieux solides les plus utilisés pour la culture des rhizobia (Vincent, 1970). Sur ce milieu les colonies apparaissent sous forme circulaire, blanche, opaque ou laiteuses, humides, translucides, elles peuvent être brillantes. Les colonies jaunes sont pâles rencontrées surtout dans les cultures âgées (Somasegaran et Hoben, 1994). Il est admis que seules les bactéries correspondant aux bactéries non différenciées en bactéroïdes sont capables de pousser sur boîte de Pétri (Boivin-Masson et al., 2006).

### 2-1-6- Caractères symbiotiques

Dans la relation symbiotique *Rhizobium* / plante-hôte, deux critères sont à prendre en compte, l'aptitude à noduler ou ineffectivité et l'aptitude à fixer l'azote atmosphérique en symbiose ou effectivité. Ces deux critères peuvent être appréciés du point de vue de la bactérie ou de la plante-hôte et sous l'influence des conditions environnementales (Emile et Michel, 2004).

## 2-2- Classifications des rhizobia

La progression de la taxonomie des rhizobia est due à un nombre croissant de techniques efficaces disponibles dans la caractérisation bactérienne. La classification des rhizobia a subi de grands changements au cours des dernières années en raison de nouvelles données phylogénétiques et polyphasiques qui ont mené à la description de nouveaux taxons (Zahran, 2006).

Selon le Bergey's Manuel (Jordan, 1984) les rhizobia appartiennent au règne des Procaryotes à la division des Gracilicutes, au domaine des Bacteria, à l'embranchement des Proteobacteria, à la classe Alpha, à l'ordre Rhizobiales et à la famille Rhizobiaceae (Jordan, 1984)

**Tableau 02 :** classification des rhizobia (Berrada et Fikri-Benbrahim, 2014)

Espèce	Plante-hôte
Classe : <b>Alphaproteobacteria</b> Ordre : <b>Rhizobiales</b>	
Famille : <b>Rhizobiaceae</b> Genre : <b>Rhizobium</b> <i>R. leguminosarum</i>	<i>Pisum sativum</i> , <i>Vicia</i> <i>Lathyrus</i> , <i>Lens</i> <i>Trifolium pratense</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> L.
biovar <i>viciae</i>	<i>P. vulgaris</i> L., <i>Leucaena</i> <i>P. vulgaris</i> L., <i>Leucaena</i>
biovar <i>trifolii</i> biovar <i>phaseoli</i> <i>R. tropici</i> Type II A Type II B <i>R. etli</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Leucaena</i> <i>Mimosa affinis</i> <i>Desmodium sinuatum</i> et autres plantes de région arides
biovar <i>phaseoli</i>	
biovar <i>mimosae</i> <i>R. hainanense</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> L. <i>Phaseolus vulgaris</i> L. <i>Medicago ruthenica</i>
<i>R. gallicum</i>	<i>Galega orientalis</i> <i>Galega officinalis</i>
biovar <i>gallicum</i> biovar <i>phaseoli</i> <i>R. mongolense</i> <i>R. galegae</i> biovar <i>orientalis</i> biovar <i>officinalis</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> L. <i>Phaseolus vulgaris</i> L. <i>Sesbania herbacea</i> <i>Indigofera</i> <i>Hedysaum coronarium</i> <i>Astragalus</i> , <i>Lespedeza</i> <i>Coronilla</i> , <i>Amphicarpaea</i> , <i>Gueldenstaedtia</i> Bioreactor Nod+ on <i>Medicago sativa</i>
<i>R. giardini</i> biovar <i>giardini</i> biovar <i>phaseoli</i>	
<i>R. huautlense</i> <i>R. indigoferae</i> <i>R. sullae</i> <i>R. loessense</i> <i>R. yanglingense</i>	
<i>R. daejeonense</i> <i>R. cellulolyticum</i>	
Genre : <b>Sinorhizobium</b>	<i>Medicago</i> , <i>Melilotus</i> , <i>Trigonella</i>
<i>S. meliloti</i>	
biovar <i>meliloti</i>	<i>M. lacinata</i> , <i>M. Sauvagei</i>
biovar <i>acaciae</i> biovar <i>medicaginis</i> <i>S. fredii</i>	<i>Glycine max</i> <i>Glycine max</i> <i>Glycine max</i> <i>Sesbania spp</i> <i>Acacia spp</i> <i>Sesbania spp</i>
chemovar <i>fredii</i> chemovar <i>stiensis</i> <i>Sinorhizobium xinjiangense</i> <i>S. sahelense</i> biovar <i>acaciae</i> biovar <i>sesbaniae</i> <i>S. teranga</i>	<i>Acacia spp</i> <i>Sesbania spp</i> <i>Medicago spp</i> <i>Acacia</i> , <i>Prosopis</i> <i>Leucaena leucocephala</i> <i>Acacia</i> <i>Acacia</i> , <i>Prosopis</i> <i>Kummerowia stipulacea</i> <i>Sesbania</i> , <i>Medicago</i>
biovar <i>acaciae</i> biovar <i>sesbaniae</i> <i>S. medicae</i> <i>S. kostiensis</i> <i>S. morelense</i> <i>S. americanum</i>	

<p><i>S. arboris</i>  <i>S. Kummerowiae</i>  <i>S. adhaerens</i></p> <p>Genre : <b>Allorhisobium</b>  <i>A. undicola</i>  Famille : <b>Phyllobacteriaceae</b>  Genre : <b>Mesorhizobium</b>  <i>M. loti</i>  <i>M. huakuii</i>  biovar<i>loti</i>  <i>M. ciceri</i>  <i>M. tianshanense</i></p> <p><i>M. mediterraneum</i>  <i>M. plurifarum</i>  <i>M. amorphae</i>  <i>M. chacoense</i>  <i>M. temperatum</i>  <i>M. septentrionale</i>  <i>M. thiogangeticum</i>  <i>M. albiziae</i>  Genre : <b>Phyllobacterium</b>  <i>P. trifolii</i></p> <p>Famille : <b>Methylobacteriaceae</b>  Genre : <b>Methylobacterium</b>  <i>M. nodulans</i></p> <p>Famille : <b>Brucellaceae</b>  Genre : <b>Ochrobactrum</b>  <i>Ochrobactrum</i>  <i>Ochrobactrum lupini</i>  Famille : <b>Hyphomicrobiaceae</b>  Genre : <b>Azorhizobium</b>  <i>A. caulinodans</i>  <i>A. johannense</i>  <i>Azorhizobium</i>  <i>sp.</i></p> <p>Genre : <b>Devosia</b>  <i>Devosianeptuniae</i></p> <p>Famille : <b>Bradyrhizobiaceae</b>  Genre : <b>Bradyrhizobium</b>  <i>B. japonicum</i>  biovar<i>genistearum</i>  biovar<i>glycinearum</i>  <i>B. elkanii</i>  <i>B. liaoningense</i>  biovar<i>glycinearum</i>  <i>B. yuanmingense</i>  <i>B. betae</i>  <i>B. canariense</i>  biovar<i>genistearum</i>  biovar<i>glycinearum</i>  <i>Bradyrhizobium</i>  <i>sp.</i></p> <p>Genre : <b>Blastobacter</b>  <i>B. denitrificans</i></p> <p>Classe : <b>Beta Proceobacteria</b>  Ordre : <b>Burkholderiales</b>  Famille : <b>Burkholderiaceae</b>  Genre : <b>Burkholderia</b>  <i>Burkholderia</i>  <i>sp.</i>  <i>B. caribensis</i>  <i>B. cepacia</i>  <i>B. tuberum</i>  <i>B. phymatum</i></p> <p>Genre : <b>Wautersia (Ralstonia)</b></p>	<p><i>Neptunianatans</i></p> <p><i>Lotus corniculatus</i>  <i>Astragalus sinicus, Acacia spp</i></p> <p><i>Cicer arietinum</i>  <i>Glycyrrhiza pallidiflora</i>  autres plantes tropicales  <i>Cicer arietinum</i>  <i>Acacia, Prosopis</i>  <i>Amorpha fruticosa</i>  <i>Prosopis alba</i>  <i>Astragalus adsurgens</i>  <i>Astragalus adsurgens</i>  soil (India, Clitoria ternatea)  <i>Albizia kalkora</i></p> <p><i>Trifolium pratense</i></p> <p><i>Crotalaria spp</i></p> <p><i>Acacia mangium</i>  <i>Lupinus albus</i></p> <p><i>Sesbania rostrata</i>  <i>Sesbania rostrata</i>  <i>Sesbania virgata</i>  <i>Sesbania rostrata</i></p> <p><i>Neptunianatans</i></p> <p><i>Glycine max, Glycine soja</i>  <i>Glycine max</i>  <i>Glycine max, Glycine soja</i></p> <p><i>Lespedeza spp</i>  <i>Bata vulgaris</i></p> <p><i>Genistea et Lotea</i></p> <p><i>Vigna, Lupinus, Mimosa,</i>  <i>Acacia, Aeschynomene</i></p> <p><i>Aeschynomene</i></p> <p><i>Machaerium lunatum,</i>  <i>Aspalatus</i>  <i>Alysicarpus glumaceus</i>  <i>Aspalatus carnosus</i>  <i>Aspalatus carnosus</i></p> <p><i>Mimosa spp</i></p>
--	--

<p><i>W. taiwanensis</i></p> <p>Genre : <b><i>Herbaspirillum</i></b> <i>H. lusitanum</i></p> <p>Classe : <b>Gamma-Proteobacteria</b> Ordre : <b>Enterobacteriales</b></p> <p><i>Pantoeaagglomerans</i> <i>EnterobacterKobei</i> <i>Enterobactercloacae</i> <i>Leclerciaadecarboxylata</i> <i>Escherichia vulneris</i></p> <p>Ordre : <b>Pseudomonadales</b> <i>Pseuomonassp</i></p>	<p><i>Phaseolusvulagris</i></p> <p><i>Hedysarumcarnosum,</i> <i>H. Spinosissimum,</i> <i>H. Pallidum,</i></p> <p><i>Hedysarumcarnosum,</i> <i>H. spinosissimum,</i> <i>H. pallidum</i></p>
---	--

### 3- La nodulation

Les légumineuses forment une endosymbiose avec des bactéries fixatrices d'azote appelées rhizobia dans un processus de développement soigneusement orchestré appelé nodulation (Guan et *al.*, 2013). La grande majorité des études sur la symbiose légumineuses-*Rhizobium* se sont concentrées sur le développement du nodule et l'initiation de la fixation de l'azote par les bactéroïdes (Fujishige et *al.*, 2006).

La nodulation est considérés comme la première caractéristique de l'association symbiotique se manifeste par l'apparition de nodules qui est strictement contrôlée par des mécanismes d'autorégulation interne de la plante hôte (Dhanefitouri, 2011).

Le nodule est un nouvel organe produit par la plante hôte au sein duquel les bactéries, différenciées en bacteroides, fixent l'azote atmosphérique. Pour permettre une activité optimale de la nitrogénase, enzyme irréversiblement inactive par l'oxygène, la plante maintient les nodules en condition de micro-oxie grâce au parenchyme nodulaire pendant que la légghemoglobine transporte et tamponne la concentration d'oxygène indispensable à la respiration (Ott et *al.*, 2005).

#### 3-1-Types des nodules

En fonction de la nature transitoire et persistante de la prolifération des cellules de l'hôte, les nodules des légumineuses peuvent avoir deux types de structure de nodules : déterminé ou

indéterminé (Kondorosi et *al.*, 2013). Le type de nodule dépend de la plante hôte, les espèces de légumineuses qui peuvent produire des nodules déterminés et indéterminés sont rares (Liu et *al.*, 2014).

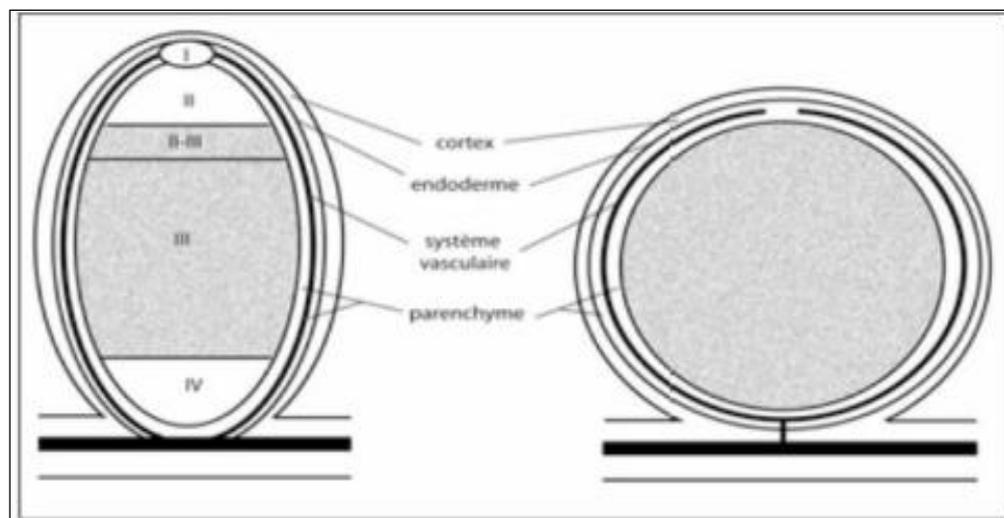
### 3-1-1- Les nodules de types indéterminés

Les nodules sont formés par les légumineuses issues de milieux tempérés comme la luzerne, le pois ou le trèfle. Ces nodules se développent à partir des cellules du cortex interne (Vernié, 2008). Ils ont un méristème apical persistant et adopte une forme cylindrique (Coba et *al.*, 2018).

### 3-1-2- Les nodules de types déterminés

Ces nodules sont formés par des légumineuses d'origine tropicale comme le soja ou le haricot. Ces nodules déterminés se développent à partir des cellules du cortex externe et sont caractérisés par la présence d'un méristème persistant (Vernié, 2008).

Ils ont un méristème latéral qui reste actif pendant quelques jours. Après l'arrêt de l'activité méristématique, le nodule se développe par expansion cellulaire et adopte une forme sphérique (Coba et *al.*, 2018).



**Figure 5:** Structure des nodules de légumineuses A: Nodule de Légumineuse de type indéterminé. B : Nodule de Légumineuse de type déterminé. I : zone méristématique ; II : zone d'infection ; II-III : interzone II-III ; IV : zone de sénescence (Chabbi, 2010).

## 3-2-Génétique de la nodulation

Au cours de la symbiose légumineuse-*Rhizobium*, les exigences génétiques de la reconnaissance spécifique ainsi que celles de la formation et la maturation fonctionnelle du nodule, sont partagées entre les deux partenaires (Dekkiche, 2018).

### 3-2-1- Génétique de la nodulation chez la bactérie

Un certain nombre de gènes bactériens indiqués *nod* et *nol* est exigé pour la nodulation. Ces gènes sont localisés sur un grand plasmide appelé plasmide symbiotique, mais de tels gènes sont situés sur le chromosome de *Bradyrhizobium* et *Azorhizobium* (In Torche, 2006).

#### 3-2-1-1- Gènes *nod*

Les plus importants gènes contribuant à la formation des nodules sont les gènes *nod* qui sont des déterminants essentiels de la spécificité (Geurts et *al.*, 2005). Les gènes *nod*, au nombre de 20 à 30, sont localisés sur des plasmides bactérien géants. Certains sont responsables de la reconnaissance spécifique de l'infection racinaire et de la nodulation (Dupuy et Nougier, 2005). Ces gènes sont nombreux, incluent des gènes communs, des gènes spécifiques de l'hôte à infecter et des gènes de régulation (Broughton et *al.*, 2000 ; Spaink, 2000).

- **Les gènes *nod* communs**

Les gènes *nod ABCIJ* sont des gènes communs retrouvés chez la plupart des espèces de *Rhizobium*, ils codent pour le squelette chitino-oligosaccharidique des facteurs de nodulation (Hopkins, 2003). Ces gènes sont situés sur un opéron du quel *nodABC* sont essentiels pour la nodulation. Ces derniers sont fonctionnellement interchangeables entre les espèces et nécessaires notamment pour induire le curling et inciter les cellules végétales à se diviser (Brewin et *al.*, 1992 ; Pelmont, 1995).

- **Les gènes *hsn***

Plusieurs gènes (*nodH*, *nodFE*, *nodG*, *nodMN*, *nodQ* etc.) sont généralement spécifiques de la plante à infecter (Pelmont, 1995 ; Davet, 1996), ils sont appelés les gènes *hsn* (host specific nodulation). Ils ne sont pas nécessairement présents ou fonctionnellement conservés chez tous les rhizobia (Sharma et *al.*, 1993). Les gènes *hsn* assurent les diverses substitutions des facteurs Nod (Brencic et Winans, 2005). Leur mutation peut provoquer un retard, une réduction de la

nodulation ou une modification de leur spécificité d'hôte (Debelle et Sharma, 1986 ; Horvath et *al.*, 1986 ; Cervantes et *al.*, 1989).

- **Les gènes *nodD***

Le gène *nod D* est le premier gène *nod* transcrit lors du processus de nodulation. Sa transcription se fait de manière constitutive et l'activation de son produit, la protéine NodD, est réalisée par les flavonoïdes (Geurts et Bisseling, 2005). Une fois activé, le NodD se lie aux sites régulateurs des opérons porteurs des autres gènes *nod* et active leur transcription (Rolfe et Gresshoff, 1988).

### **3-2-1-2- Les gènes *nif***

La synthèse de la dinitrogénase est sous la dépendance d'une série de gènes connus sous le terme de gènes *nif*. Ces gènes comprennent les gènes structuraux de la nitrogénase ; *nifH*, *nifD*, *nifK* dont *nifH* code pour la réductase et *nifD* et *nifK* pour les polypeptides de la protéine à cofacteur FeMo. Aussi les gènes par exemple, *nifB*, *nifE* sont impliqués dans la synthèse du cofacteur FeMo qui est nécessaire pour le fonctionnement de la nitrogénase (In Torche, 2006).

### **3-2-1-3- Les gènes *fix***

Contrairement aux gènes *nif*, les gènes *fix* sont propres aux fixateurs symbiotiques, sont impliqués dans les étapes tardives de développement des nodules et/ou lors de la fixation symbiotique azotée (Earl et *al.*, 1987 ; Brewin et *al.*, 1992 ; Noel, 2009). Les gènes *fix* *NOQP* codent pour le cytochrome oxydase, catalysant la régulation de l'oxygène lors de la fixation d'azote. Les gènes *fix* *ABCX*, codent pour la synthèse des flavoprotéines, nécessaires pour la fixation de l'azote (Crossman, 2004).

### **3-2-1-4- Les gènes *dct***

Les gènes *dct* (Dicarboxylate transport genes) également propres aux fixateurs symbiotiques sont nécessaires à l'assimilation par les bactéries des acides dicarboxyliques (succinate, malate) issus des composés carbonés (glucose, fructose) apportés par la plante au cours de la fixation azotée. La mutation de ces gènes chez les bactéries entraîne une faible prolifération des bactéroïdes et une déficience de ceux-ci lors de la fixation de l'azote (Dekkiche, 2018).

### 3-2-2- Génétique de la nodulation chez la plante

Le développement d'un nodule fonctionnel nécessite la production par les cellules hôtes d'un certain nombre de protéines nommées nodulines en réponses des stimuli provenant des bactéries symbiotiques. Ces protéines sont codées par des gènes NOD localisés dans le génome des cellules hôtes (Hopkins, 2003).

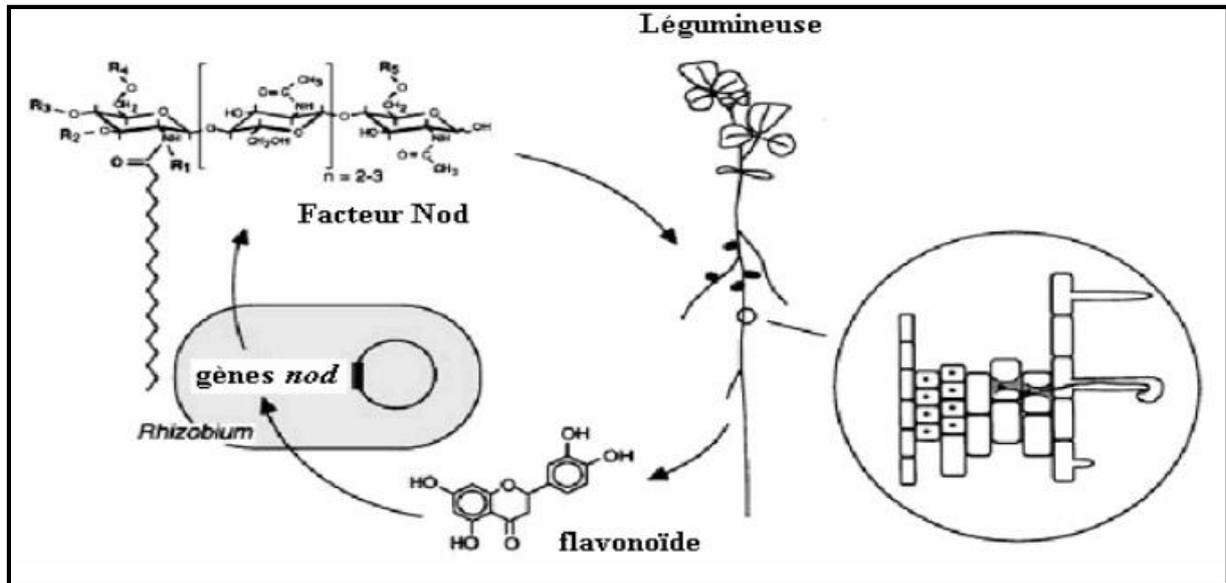
Une distinction est parfois faite entre les nodulines tardives, qui sont exprimées autour du début de la fixation de l'azote, et les nodulines précoces, qui sont exprimées aux étapes initiales de l'infection et du développement de nodule (Brewin et *al.*, 1992 ; Torche, 2006). Certaines de ces nodulines sont des enzymes du métabolisme azoté (glutamine synthétase, etc.) ou carboné (saccharose synthase, etc). La plus connue est une protéine (la globine) qui, associée à l'hème produit par les bactéroïdes, constitue la leghémoglobine, protéine fixatrice d'oxygène. Cette dernière protéine est indispensable à la fixation du N<sub>2</sub> et représente de 10 à 30% des protéines solubles dans un nodule mature. Par leurs propriétés de fixation de l'oxygène moléculaire, les leghémoglobines contrôlent la concentration en oxygène libre des cellules du nodule, tout en restant capables d'alimenter en oxygène la respiration intense des bactéroïdes (Ott et *al.*, 2005).

### 3-3- Substance responsable de la nodulation

#### 3-3-1-Flavonoïdes

Les flavonoïdes produits par la plante hôte ont longtemps été soupçonnés de jouer un rôle direct dans la formation des nodules. Les flavonoïdes sont des produits de type polyphénolique du métabolisme secondaire de la plante. Leur structure de base est un squelette à deux noyaux aromatiques A et B, séparés par un hétérocycle C (Hirsch, 1992). Chaque plante exsude un mélange de différents flavonoïdes dont les isoflavonoïdes qui sont spécifiques des légumineuses (Riah, 2014). En effet, les flavonoïdes avec leur importante diversité constituent les premiers signaux de l'hôte qui induisent le mécanisme du chimiotactisme des rhizobia et déclenchent chez eux l'expression du gène de régulation de la nodulation, (Peters and Verma, 1990 ; Dixon et *al.*, 2002 ; Cooper, 2004), et interagissent avec les protéines NodD qui servent comme sondes environnementales et activateurs de transcription (Broughton et *al.*, 2000). En plus à l'induction des gènes *nod*, les flavonoïdes semblent avoir des rôles multiples pendant plusieurs étapes du développement du nodule et de la plante (Terefework, 2002), et leur production est limitée à la zone de prolongation des poils

racinaires à partir de laquelle la plupart des nodules se développent plus tard (Broughton et *al.*, 2000 ; Torche, 2006).



**Figure 6 :** Dialogue moléculaire entre les deux partenaires symbiotiques implique l'action des facteurs Nod (Shultze et Kondorosi, 1998)

### 3-3-2- Facteurs Nod

L'identification du signal Nod, qui lance le dialogue moléculaire entre les légumineuses et leur rhizobia, est une étape essentielle dans la nodulation. Les signaux Nod, qui sont généralement connus sous le nom de facteurs Nod sont des molécules lipochitooligosaccharidiques (Terefework, 2002) constitués de 3 à 5 résidus de N-acétyl-*D*-glucosamine, substituée par une chaîne d'acyle au niveau de la glucosamine terminale non réductrice (Roche et *al.*, 1991b). Les facteurs Nod purifiés provoquent, spécifiquement sur les plantes hôtes, et à de très faibles concentrations, des réactions voisines de celles induites par les rhizobia vivants : déformations de poils absorbants, division des cellules corticales racinaires et, dans certains cas, formation de nodosités vides de bactéries (Dénarié et *al.*, 1996).

La biosynthèse et la sécrétion des facteurs Nod sont l'expression de gènes de nodulation où les gènes *nodABCD* codent pour la synthèse du noyau lipooligosaccharide de tous les facteurs Nod, et les gènes *hsn* pour les diverses substitutions des facteurs Nod, le produit du gène *nodC*, N-acetyl glucosamyl-transférase permet l'élongation de la chaîne. Le gène *nodB* code une N-déacétylase responsable du clivage du résidu N-acétyl de la

glucosamine terminale non réductrice, permettant ainsi au produit du gène *nodA*, une N-acyltransférase, d'y ajouter la chaîne d'acide gras (Spaink, 2000 ; D'Haeze et Holsters, 2002).

### 3-4-Les étapes de la nodulation

L'établissement de l'association symbiotique, la formation des nodules et la fixation de l'azote sont la conséquence d'une série d'interactions contrôlées par signaux moléculaires entre la plante et son hôte bactérien. L'organogénèse des nodosités, depuis l'infection jusqu'au développement, est aujourd'hui parfaitement bien connue (Madigan et al., 2007).

#### 3-4-1- Pré-échange de signal d'infection

Le processus de nodulation commence par un échange de signaux entre la plante hôte et la bactérie. En condition de carence en ions d'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), les plantes produisent des flavonoïdes (molécules signales) au niveau de leurs racines (Patriarca et al., 2004). Ce signal, une fois perçu par *Rhizobium*, induit l'expression de gènes *nod* codant pour les enzymes de synthèse de facteurs Nod (lipochitino-oligosaccharides ou LCO) (Dénarié, 2000). Ceux-ci sont des signaux de nodulation ciblant le programme organogénétique de la plante (Patriarca et al., 2004).

Les rhizobia diffèrent dans la structure de leurs facteurs de nodulation et constituent un deuxième niveau de contrôle de la spécificité d'hôte (Moschetti et al., 2005).

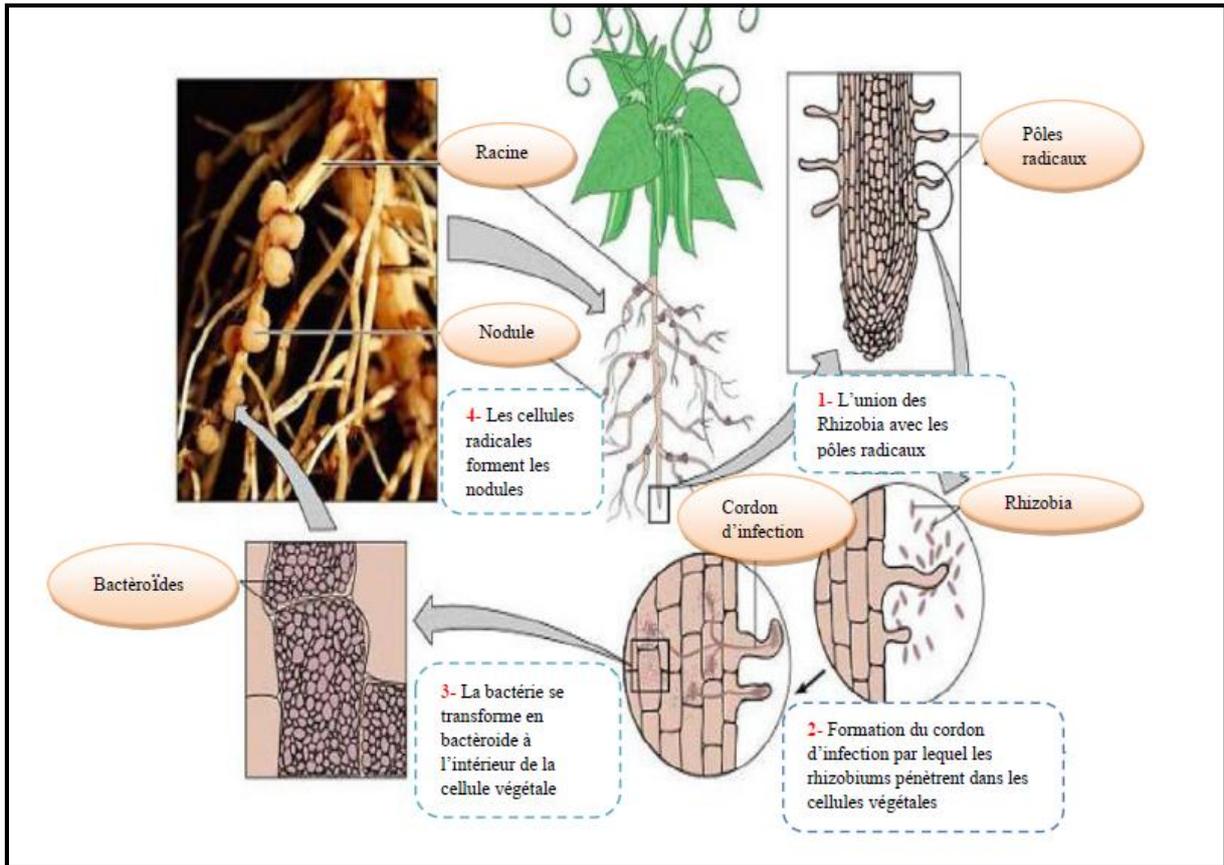
#### 3-4-2-Infection

Les bactéries s'attachent aux racines par l'intermédiaire d'une molécule d'adhésion spécifique localisée à la surface des cellules, « la rhicadhésine ». Des lectines sont également impliquées dans l'adhésion mais elles participent à un degré moindre que la rhicadhésine (Perry et al., 2004). Les bactéries migrent vers l'extrémité des poils absorbants, s'y fixent et libèrent à leur tour des hormones (acides gibbérellique et indole-acétique) qui assouplissent la paroi cellulaire (Dupuy et Nougier, 2005). Le *Rhizobium* s'apprête alors à entrer dans la plante. Le facteur de nodulation induira une dépolarisation de la membrane, une fuite d'électrolytes et une oscillation de la concentration du calcium (Bélangier, 1998). Seuls les jeunes poils absorbants peuvent être courbés pour entourer les cellules bactériennes (Machrafi, 2001). En réponse le poil absorbant secrète une enzyme, « la polygalacturonase », qui fragilise la paroi ; la pénétration des bactéries est ainsi facilitée (Dupuy et Nougier, 2005). Cette pénétration se fait par un mécanisme d'invagination (Perry et al., 2004). Les cellules bactériennes entrent par un

poil absorbant, perdent leur membrane externe et changent de forme, tout en produisant une cytokinine (sorte d'hormone de croissance) (Pelmont, 2005).

### 3-4-3- Développement du nodule et maturation des bactéroïdes

Dans le poil absorbant, des vésicules golgiennes convergent vers le point de contact, forment un cordon amorphe contenant des mucilages limités par des fibrilles celluloseuses d'origine végétale ; c'est le filament d'infection (Dupuy et Nougier, 2005). Ce cordon relie les cellules épidermiques aux cellules corticales. De là, l'organogenèse se poursuivra jusqu'à l'obtention d'un nodule (Bélanger, 1998). Arrivé dans la zone corticale, le cordon se ramifie et envahit la presque totalité de la racine. La zone corticale réagit par l'augmentation de taille mais aussi par la multiplication cellulaire activée par la libération de cytokinines bactériennes ; un méristème se forme ou différencie une excroissance appelée nodule (Dupuy et Nougier, 2005). La dernière étape de la formation du nodule consiste en un relâchement des rhizobia à partir des cordons d'infection à l'intérieur des cellules corticales suivi de la division et la différenciation des rhizobia en cellules fixatrices d'azote reconnues sous le nom de bactéroïdes (Machrafi, 2001). Une membrane pér bactéroïdienne enveloppe ces bactéroïdes (Perry et *al.*, 2004). Elle protège la plante contre l'ammoniac produit et une pathogénicité potentielle de la bactérie, tout en maintenant un gradient d'azote, d'oxygène et de nutriments nécessaires à la fixation de l'azote (Bélanger, 1998).



**Figure 7:** Différentes étapes de l'établissement de la symbiose rhizobia-légumineuses (Tortora et al., 2003).

---

**CHAPITRE 3 : INTERACTION SYMBIOTIQUE  
PLANTE LEGUMINEUSE- MYCORHIZE**

---

## 1- La symbiose mycorhizienne

Au sein de la rhizosphère, certains champignons peuvent établir une relation symbiotique avec les racines des plantes. Ainsi, en 1885, Albert Bernhard Frank fut le premier à donner à cette relation symbiotique le nom mycorhize (Batron et Northup, 2011). Le terme de mycorhize vient de l'association de deux mots grecs, mykes qui signifie champignon et rhiza qui signifie racine (Fortin et *al.*, 2016).

Les mycorhizes se définissent comme des associations durables impliquant des échanges à bénéfices réciproques, au sein de structures spécifiquement mises en place par les partenaires de la symbiose au niveau des racines des végétaux (Smith et Read, 2008). La fonction du mycorhize est primordiale dans tout ou partie du cycle de la plante hôte, surtout mais non exclusivement pour la nutrition. Elles favorisent l'absorption par les racines des éléments minéraux de la mycorrhizosphère et améliorent ainsi la nutrition de la plupart des espèces végétales. En retour, le végétal fournit le carbone nécessaire ; qu'ils sont incapables de tirer eux-mêmes du soleil (sous forme de sucres issus de la photosynthèse) à son partenaire fongique hétérotrophe et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose (Fortin et *al.*, 2016).

Les racines de plus de 80 % des espèces de plantes vasculaires présentent ou sont susceptibles de présenter des symbioses mycorhiziennes (Tedersoo, 2017). La symbiose mycorhizienne est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les Brassicacée, les Caryophyllacée, les Cypéracées, les Juncacées, les Chénopodiacées et les Amaranthacées qui ne présentent pas d'associations mycorhiziennes (Duponnois et *al.*, 2013).

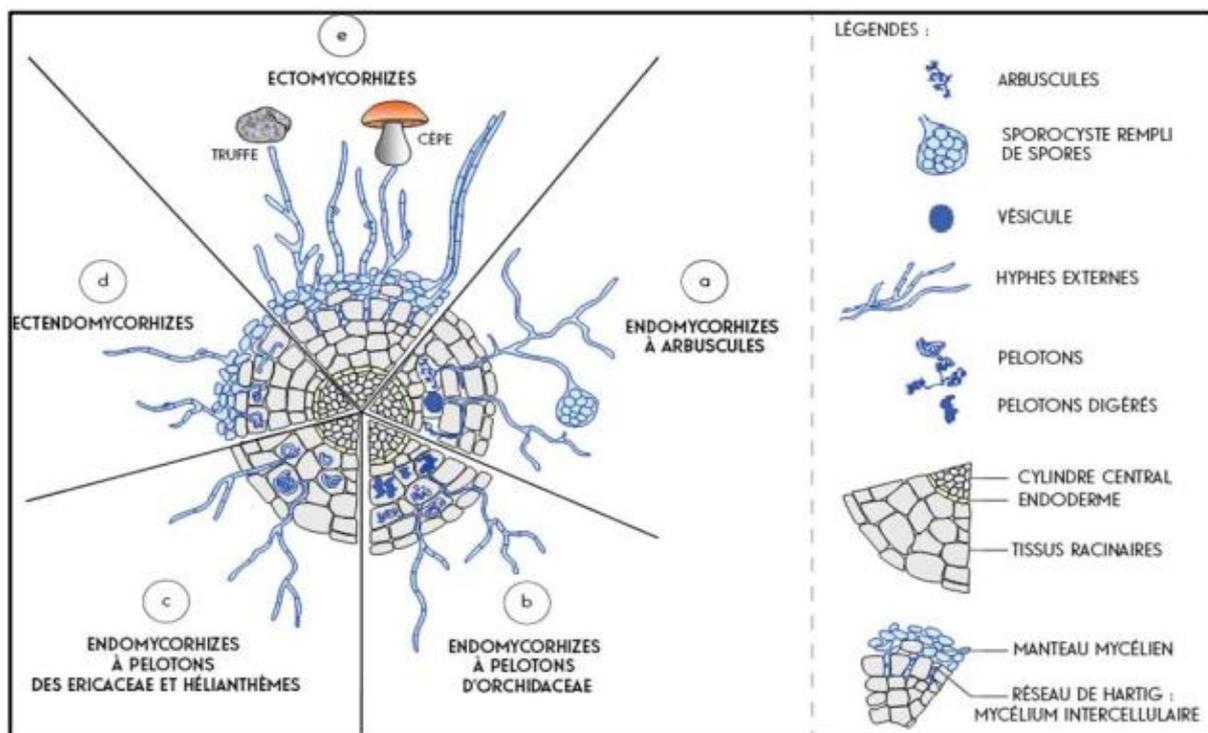
### 1-1- Historique

Les premières observations microscopiques de mycorhizes de différentes espèces d'arbres sont décrites dès 1840 par Theodor Hartig qui ne reconnaît pas la nature fongique des structures observées. En 1874, Bruchmann renouvelle sur des racines de pin ces premières observations et reconnaît la nature fongique du réseau qui enserre toutes les cellules des tissus externes de la racine. Albert Bernard Frank était le premier à synthétiser toutes les observations de cette association en prenant d'abord acte de la présence systématique de filaments fongiques à la surface et à l'intérieur des racines des arbres observés, il a soumis ce fait à l'expérience, et a démontré de façon causale le caractère obligatoire et bénéfique pour la plante de la présence

des champignons et il a conclu que l'association était nécessaire au bon développement des jeunes arbres. Ensuite en 1885, Frank a introduit le terme de mycorhize pour désigner les organes mixtes racines-champignons. En 1886, Robert Hartig approuve et défend la nouvelle théorie et fait définitivement adopter le nom de Réseau de Hartig en l'honneur de son père Theodor Hartig qui avait le premier décrit cette structure dès 1840. Par la suite, tout au long du XXe siècle, plusieurs chercheurs étudièrent d'autres types de mycorhizes (Garbaye, 2013).

## 2- Type de mycorhizes

Selon le partenaire fongique, il existe plusieurs formes d'association mycorhiziennes. En effet, sept types de mycorhizes ont été définis, ils se différencient entre eux par des caractères systématiques, morphologiques et physiologiques, dont deux prédominants chez les légumineuses : les mycorhizes à vésicule et à arbuscule et les ectomycorhizes (Peterson *et al.*, 2004) (figure 8).



**Figure 8** : Les principaux types de morphologie mycorhizienne, représentés sur une coupe transversale de racine. (a) endomycorhizes à arbuscules ; (b) endomycorhizes à pelotons d'Orchidaceae ; (c) endomycorhizes à pelotons des Ericaceae et Hélianthèmes ; (d) ectendomycorhizes ;(e) ectomycorhize (Le Tacon, 1985).

## 2-1- Ectomycorhizes (ECM)

Les ectomycorhizes (du grec *ektos* : à l'extérieur) sont des champignons qui se développent essentiellement autour de la racine, sans jamais entrer à l'intérieur de ces dernières. Ils forment des associations avec des plantes ligneuses notamment la sylviculture. Ce type d'association concerne 13 à 15% des plantes vasculaires. Ils appartiennent majoritairement à la famille des Ascomycètes (Truffes, Pezizes...) et des Basidiomycètes (Laccaires, Paxilles, Hébélomes, Bolets...). Ils se développent de manière intercellulaire, en effet le mycélium progresse entre les cellules du cortex racinaire mais ne pénètre pas dans les cellules vivantes (Debbi et Guerrouche, 2019).

Les ectomycorhizes sont formées par trois composants : un manteau fongique, Les hyphes constituent le réseau de Hartig et un réseau d'hyphes extra radiculaires (Wang et Qiu, 2006) (figure 8).

## 2- 2- Endomycorhizes

Les endomycorhizes ou les mycorhizes endotrophes sont différenciés par l'absence de manteau fongique autour de la racine dont l'aspect extérieur ne varie pas par rapport à une racine non infectée par le champignon et par la pénétration des hyphes mycéliennes à l'intérieur des cellules corticales, et par conséquent par l'absence du réseau de Hartig (Soualmia, 2010). Celles-ci ne peuvent pas décelées à l'œil nu ; on les observe sous microscope après une coloration spécifique. Selon la forme que prennent leurs champignons associés et selon le type de formation intra ou extra cellulaires on distingue ; les endomycorhizes à pelotons d'hyphes cloisonnés (les endomycorhizes éricoïdes et les endomycorhizes orchidoïdes), et les endomycorhizes à vésicules et arbuscules (Suty, 2015) (figure 8)

### 2-2-1- Mycorhizes à pelotons

Dans ce type d'endomycorhize, le champignon pénètre dans les cellules de la racine mais ne forme que très rarement un réseau intercellulaire. L'infection se propage directement d'une cellule à l'autre. Ces mycorhizes à pelotons sont essentiellement formés par des Ascomycètes ou des Basidiomycètes. Ce sont par exemple les mycorhizes des Orchidées ou les mycorhizes de divers genres d'Éricacées (*Calluna*, *Erica*, *Gaultheria*, *Vaccinium*) (Dexheimer, 1997).

### 2-2-1-1- Endomycorhizes éricoïdes (ERM)

Les champignons éricoïdes sont surtout des Ascomycètes (ex : *Hymenoscyphus*) et rarement des Basidiomycètes. Ils s'associent avec les plantes de la famille des *Ericacées* qui se développent dans divers milieux, très pauvres en nutriments (Kohout, 2017). Le mycélium éricoïde forme un peloton intracellulaire (Smith et Read, 2008). Les ERM ont de nombreuses caractéristiques communes avec les ECM et dériveraient probablement de ces dernières (Wang et Qiu, 2006). D'ailleurs de nombreuses espèces fongiques formant des ERM sont également capables de former des ECM avec d'autres espèces végétales (Kjoller et al., 2010) (figure 8).

### 2-2-1-2- Mycorhizes d'orchidées

Les mycorhizes d'orchidées sont les partenaires indispensables des Orchidaceae qui sont toutes, à un stade de leur vie, dépendantes d'une source externe de carbone. Dans ce type de champignons endomycorhiziens, on trouve les espèces *Rhizoctonia*, *Sebacina*, *Tulasnella* et *Russula* (ce sont des Basidiomycètes) (Redecker et al., 2000). Les mycorhizes orchidoïdes sont caractérisés par la formation des pelotons d'hyphes dans les cellules corticales du tissu de la racine. De passage, le champignon pénètre dans les cellules exodermiques et les hyphes se ramifient à travers le tissu cortical par pénétration intracellulaire. Les pelotons s'effondrent au fil du temps et les cellules peuvent être colonisées par plus d'un hyphe plusieurs fois (Smith et Read, 2008) (figure 8).

### 2-2-2- Endomycorhizes à vésicules et arbuscules

Elles concernent environ 95 % des taxons végétaux à mycorhizes : ligneuses, herbacées, mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes plusieurs conifères et la majorité des plantes à fleurs, mono et dicotylédones. Ce type est non visible à l'œil nu. Contrairement aux autres types de mycorhizes, ce sont des champignons aseptés faisant partie de l'ordre des Glomales (anciennement classé dans les Zygomycètes, il a été placé récemment dans un nouveau phylum : les Glomeromycètes) (Oehl et al., 2016).

Les hyphes des champignons mycorhize à arbuscule (MA) se développent dans le cortex racinaire où ils forment des arbuscules intracellulaires et des vésicules. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) aident les plantes à tolérer les contraintes édaphiques (Meddich et al., 2015) (figure 8).

Les structures des endomycorhizes à vésicules et arbuscules définies comme suivantes :

#### **2-2-2-1- Spore**

La spore sert d'organe de stockage et de propagation des CMA. Elle germe et donne naissance à des filaments mycéliens (Bouchet et *al.*, 2005). Elle est produite à l'extrémité d'un hyphe sporogène ou suspenseur ; structure reliant la spore aux hyphes du mycélium dont la morphologie est utilisée pour identifier certains genres de CMA, ou à l'intérieur des racines dans le sol ou encore elles adhèrent aux racines du végétale (Souza et *al.*, 2005).

#### **2-2-2-2- Arbuscule**

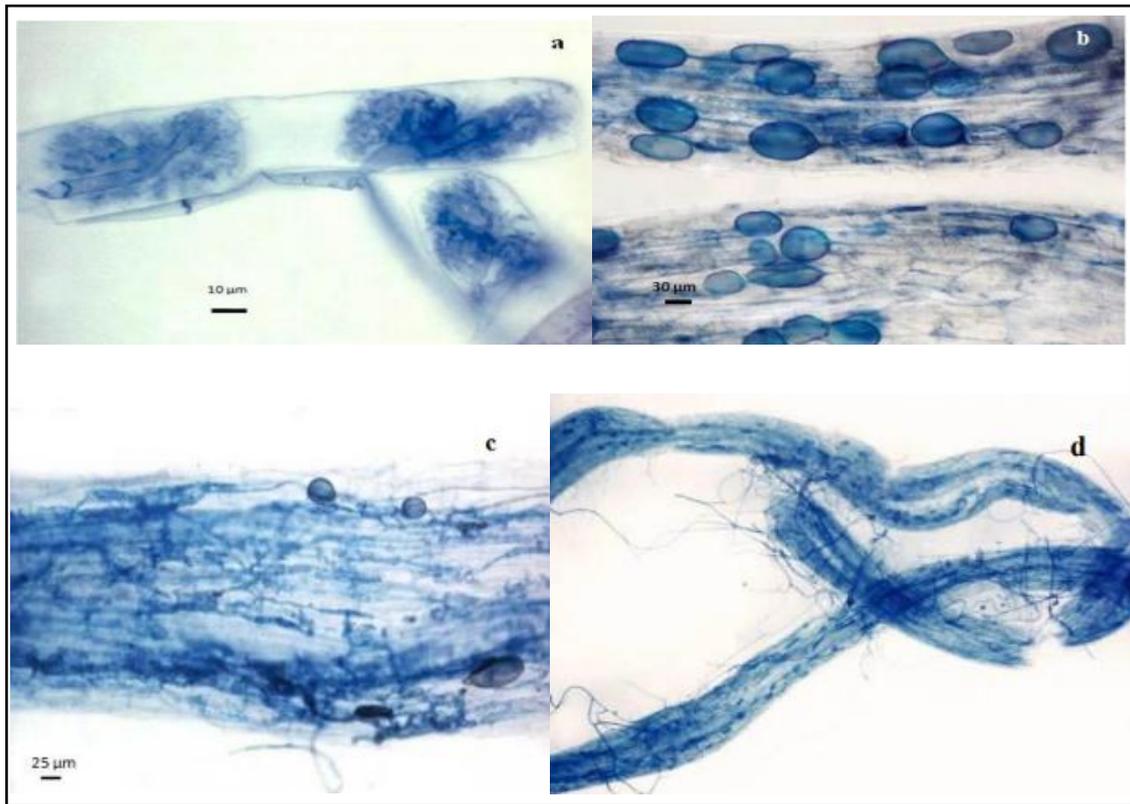
L'arbuscule est l'unité au niveau de laquelle se produisent les échanges entre la plante hôte et le champignon. C'est une ramification latérale des hyphes fongiques dans les cellules du cortex racinaire où le champignon pénètre et croît à l'intérieur. La membrane de la cellule hôte s'invagine et enveloppe le champignon, ce nouveau compartiment fournit un contact direct entre le champignon et la plante (Guissou, 2001).

#### **2-2-2-3- Vésicule**

La vésicule est une structure de stockage à paroi fine, à contenu lipidique et apparaît généralement dans les espaces intercellulaires (Limam, 2015).

#### **2-2-2-4- Hyphe extra-radiculaire**

L'hyphe extra-radiculaire produit par le champignon mycorhizien à arbuscule est l'un des organes de propagation et il peut coloniser autre une plante que la plante dont ils sont issus (Souza et *al.*, 2005).



**Figure 9 :** Structures caractéristiques des champignons mycorhiziens arbusculaires. (a) Arbuscules intercellulaires (b) vésicules intraradiculaires (c) Hyphes intraradiculaires (d) hyphes extraradiculaires (In Hamza Nabila, 2014)

### 2-3 - Ectendomycorhizes

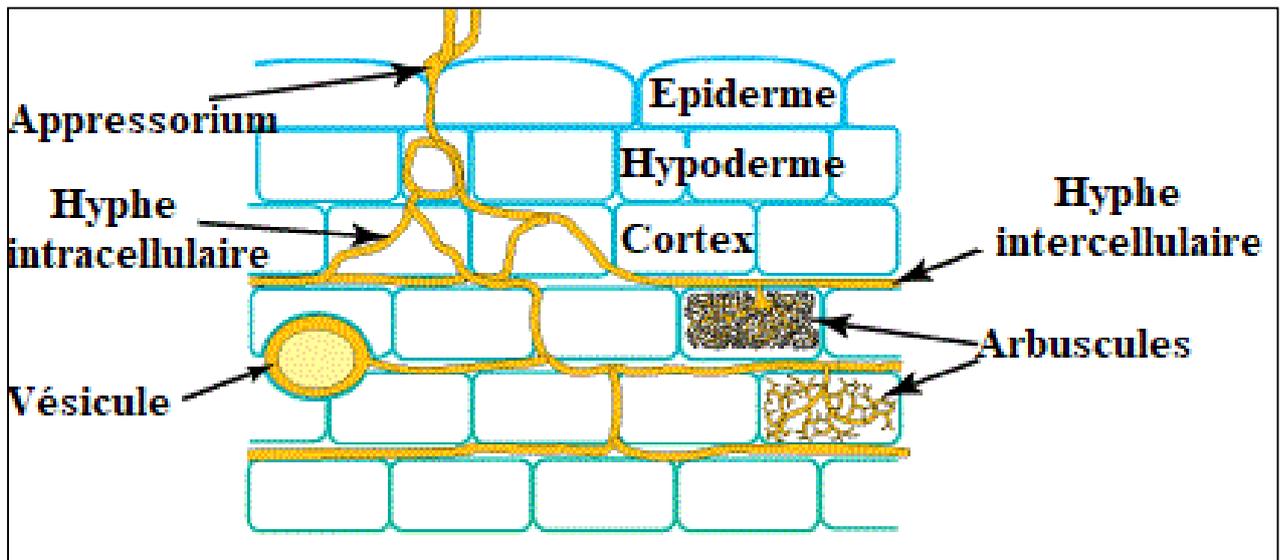
Les ectoendomycorhizes présentent à la fois les caractères structuraux des ectomycorhizes et des endomycorhizes par la présence du manteau mycélien et le développement d'hyphes inter et intracellulaires. Cependant elles ont une morphologie semblable à une ectomycorhize simple. En effet, il y a un manteau fongique mince, un réseau de Hartig et une formation de pelotons d'hyphes intracellulaires. Ce type de mycorhize a été observé chez les Arbutacées et les Monotropacées, ils sont formés par des Basidiomycètes (*Cortinarius*, *Boletus*). Et il a été également observés chez d'autres genres tels que *Casuarina*, *Eucalyptus* et *Popilus* qui sont formées par les Ascomycètes (Peterson et al., 2004) (figure 8).

## 3- Processus de la mycorhization

### 3-1- Développement des hyphes dans le sol

Les premiers hyphes ont deux origines possibles, elles sont issues de la germination d'une spore ou proviennent de racines mycorhizées qui se trouvent déjà dans le sol. Les hyphes issus de la germination de spores ont une durée de vie très limitée, elles dépérissent si elles ne

rencontrent pas rapidement une racine compatible ; ce champignon est en effet un biotrophe obligatoire, il ne peut pas se développer sans son hôte. Les hyphes d'origine racinaire sont des filaments résultant de l'activité d'une mycorhization antérieure qui développe son réseau mycélien dans le but de rechercher des éléments nutritifs ou à partir de la conquête d'autres racines. Ces hyphes ne sont pas cloisonnés, elles ont une structure coenocytique, les noyaux sont dans un même cytoplasme (Pierre, 2012) (figure 10).



**Figure 10** : Prolifération des hyphes, formation des arbuscules et des vésicules (Pierre, 2012)

### 3-2- Rencontre avec la racine

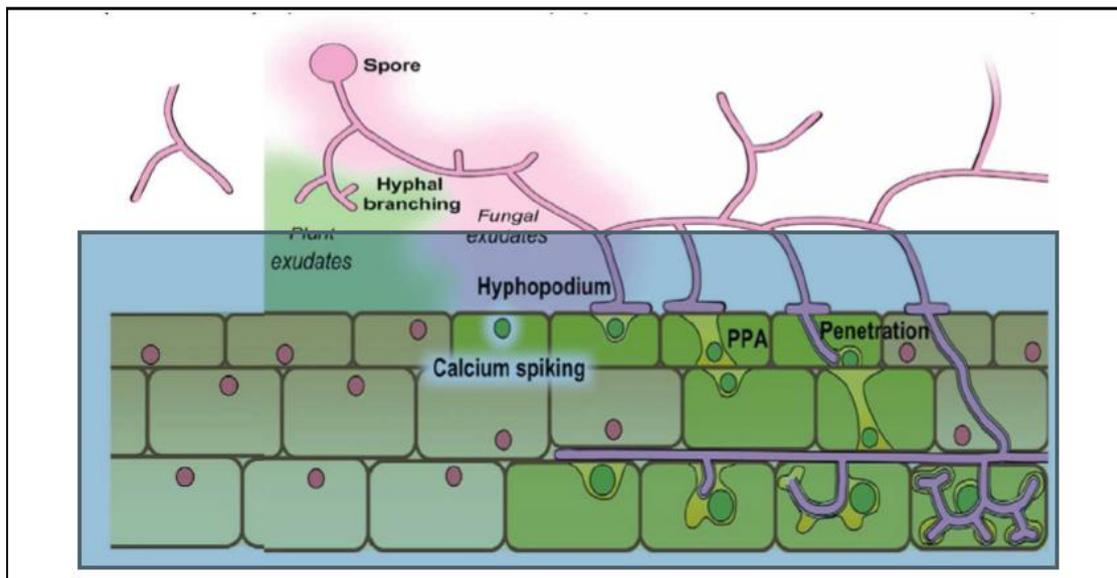
Lorsqu'une racine rencontre au cours de sa croissance, les hyphes du sol, issues d'une germination récente, les hyphes sont comme attirées, elles viennent se placer le long de la racine, des contacts s'établissent, de petits gonflements apparaissent ; ils correspondent à des appressoriums à partir desquels les hyphes vont pénétrer dans la partie externe de la racine en passant entre les cellules de l'épiderme et du cortex ; les hyphes vont alors pouvoir se développer, se ramifier, coloniser la racine. Cette communication entre l'hyphes et la racine est possible via la libération de la plante à la molécule de strigolactone (le 5-deoxystrigol) en très faible concentration pour stimuler l'activité des mitochondries du champignon qui reprend son activité métabolique (Pierre, 2012).

### 3-3- Prolifération intra-racinaire et la formation des arbuscules

À partir de l'appressorium, l'hyphes va essayer de passer dans les divers espaces intercellulaires disponibles ; deux types de propagation ont été définis : la propagation linéaire où le développement des hyphes s'effectue principalement dans les espaces intercellulaires longitudinaux ; la propagation en enroulement dans lequel les hyphes ont tendance à s'enrouler, à suivre un cheminement tortueux lorsque l'espace intercellulaire disponible est insuffisant. Quelques jours après l'entrée dans le cortex, les hyphes vont se ramifier par dichotomie en donnant des hyphes ayant un diamètre de plus en plus petit ; à partir d'un hyphes initial. L'ensemble de ces ramifications prend la forme d'un petit arbre, d'où le terme d'arbuscule attribué à cette structure qui est un haustorium particulier. Le mycorhize à arbuscules est devenu fonctionnelle, le champignon obtient les sucres (glucides) qu'il ne sait pas fabriquer (Pierre, 2012).

### 3-4- Formation des Vésicules

Après le développement des arbuscules, des hyphes commencent à se renfler à certains endroits de leur parcours ou à leur extrémité pour donner des espaces de stockage qui permettront la mise en réserve de diverses substances : lipides (corps gras), triacylglycérol (TAG).... Ces structures appelées vésicules peuvent être inter- ou intracellulaires (Pierre, 2012).



**Figure 11** : Schéma des différents étapes de colonisation des champignons MA (adapté d'après Bonfante et Genre 2010)

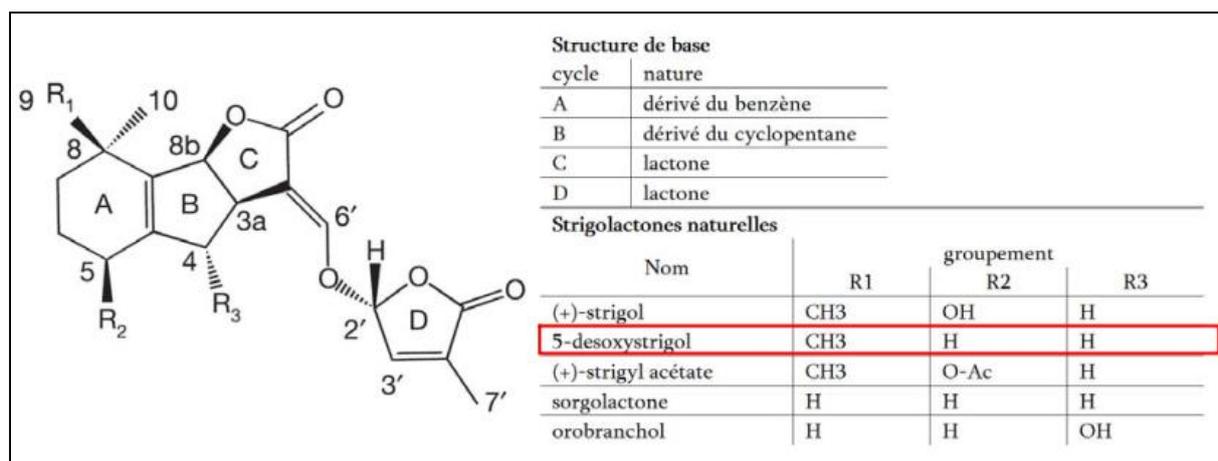
## 4- La génétique de la mycorhization

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

### 4-1- Les signaux émis par la plante : les strigolactones

La capacité des partenaires symbiotiques à se reconnaître est cruciale pour que l'interaction puisse débuter. Ainsi une certaine classe d'hormones, les strigolactones, agit comme un signal pour ces champignons en entraînant des modifications de leur physiologie. (Pauline, 2013).

Les strigolactones sont des molécules organiques de la famille des sesquiterpènes (Figure 5) (Akiyama et Hayashi, 2006). Ces molécules naturelles agissent sur le champignon à très faible concentration, jusqu'à  $10^{-13}$ M (Olivier-Godfroy, 2008). Exsudées par les racines, les strigolactones vont stimuler le métabolisme du champignon, déclencher la germination des spores et provoquer une augmentation de l'activité mitochondriale aboutissant à la ramification des hyphes (Akiyama et *al.*, 2005; Besserer et *al.*, 2006). Il est intéressant de noter que ces molécules ont également été montrées comme activant de la germination des graines de plantes parasites des genres *Striga* et *Orobanche* (Bouwmeester, et *al.*, 2003).



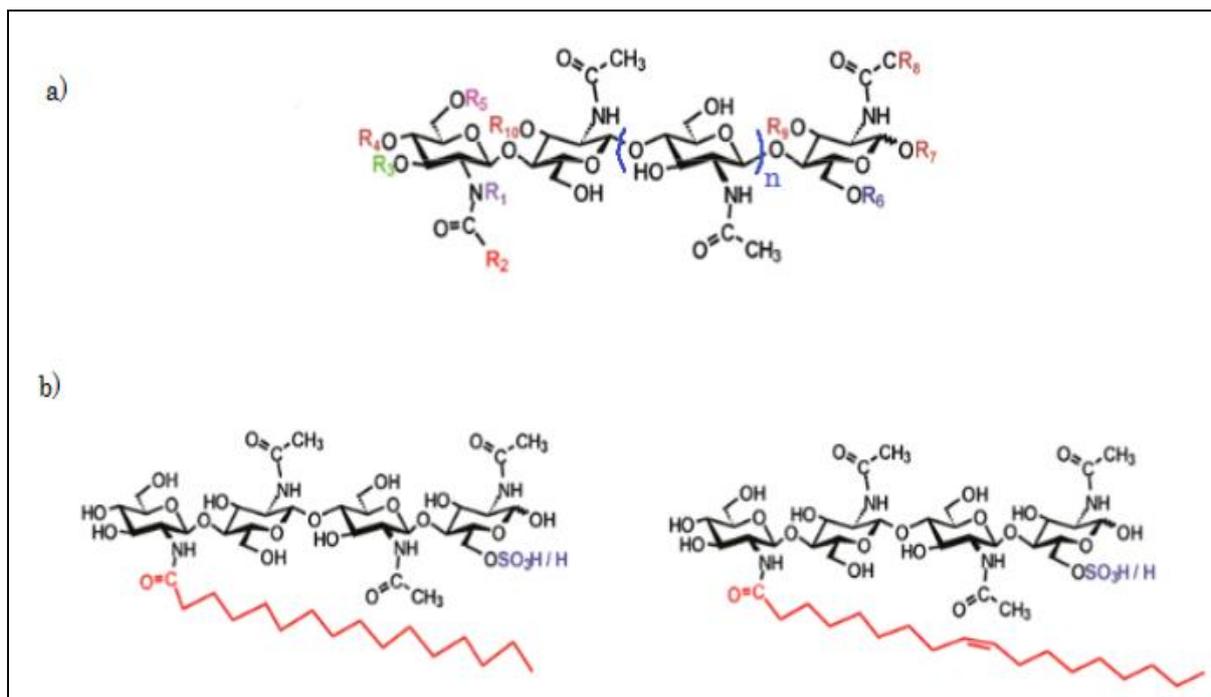
**Figure 12 :** Structure des strigolactones naturelles : Les strigolactones sont des molécules de la famille des sesquiterpènes présentant un double cycle aromatique dérivé de l'indène (cycles benzénique et cyclopenténique accolés) et deux cycles lactone reliés par une fonction éther. Tableau : liste des cinq strigolactones naturelles identifiées. Encadré en rouge : molécule isolée des « branching factors » de *L. japonicus* (Akiyama and Hayashi, 2006).

#### 4-2- Les signaux émis par le champignon : Les Myc factors

Les facteurs *Nod* produits par les rhizobias induisent de nombreuses réponses dans les racines des légumineuses. Ces réponses sont responsables de l'établissement et du développement de la symbiose *Rhizobium*-légumineuses. Des mutants de *Medicago truncatula* affectés dans la voie de signalisation *Nod*, se sont avérés incapables d'établir la symbiose mycorhizienne à arbuscules, montrant le partage d'une voie SYM commune de signalisation de deux symbioses. En analogie avec les signaux rhizobiens appelés *Nod factors*, les signaux diffusibles fongiques ont été appelés *Myc factors*. (Genre et al., 2013).

Pendant la croissance en direction de la racine, les CMA libèrent des *Myc factors* qui induisent la réponse des racines de la plante hôte à la symbiose (Bonfante et Requena, 2011 ; Gough et Cullimore, 2011).

Il semble que le *Myc factor* est un mélange de lipo-chitoooligosaccharides (LCO) sulfatés et non sulfatés (Figure 6). Il a été démontré qu'en plus de la stimulation de l'établissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules, les *Myc factors* agissent aussi comme des régulateurs de la croissance des plantes en affectant le développement des racines. Les *Myc factors* pourraient donc déclencher des changements dans l'architecture racinaire pour augmenter le nombre de sites colonisés (Maillet et al., 2011).



**Figure 13 :** Structures chimiques des lipo-chitooligosaccharides (LCO). a) Structure générale des LCO montrant les sites des substituants chimiques (R), n'est généralement 1 ou 2. b) Structure des deux Myc-LCO sulfatés ou non sulfatés majoritaires de *Rhizophagus irregularis*: LCO-IV (C :16, +/-S) et LCO-IV (C18 :1ω9, +/-S) (Maillet et al., 2011).

## 5- L'importance de la mycorhization

L'avantage principal est que les champignons mycorhizien forment un lien critique entre les racines et le sol. En conséquence, les plantes mycorhizées sont souvent plus compétitives et plus capables de tolérer des stress environnementaux que les plantes non mycorhizées. (Kuszala et Gianinazzi, 2010).

### 5-1- Rôle nutritionnel

Le rôle de la symbiose mycorhizienne dans la croissance et la nutrition des plantes a été bien démontré (Dommergues et Mangenot, 1970 ; Gianinazzi-Pearson, 1982 ; Strullu, 1991 ; Landeweert et al., 2001). Dans la plupart des cas, l'effet bénéfique des mycorhizes est dû à une amélioration de la nutrition minérale de la plante-hôte. L'efficacité de systèmes racinaires mycorhizés est due principalement à une extension de la surface d'absorption et du volume de sol prospecté grâce aux hyphes fongiques (Bouazza-Marouf, 2016).

Le rôle majeur des mycorhizes se situe au niveau de la mobilisation pour la plante d'éléments nutritifs très peu mobiles dans le sol tels que P, Zn et Cu (Lambert et al., 1979; George et al., 1994; Ortas et al., 1996; Liu et al., 2002) mais principalement le phosphore

(Lambers et *al.*, 2008). En fonction du pH du sol, cet élément se retrouve majoritairement piégé par le fer, l'aluminium ou le calcium sous des formes difficilement mobilisables pour les plantes (Hinsinger, 2001).

L'amélioration de la nutrition phosphatée est essentiellement due à une absorption plus efficace des minéraux primaires grâce à une grande exploration du milieu par les hyphes extraracinaires (Landeweert et *al.*, 2001). Les hyphes fongiques grâce à la production de diverses enzymes extracellulaires (phosphatase, phytase) sont susceptibles de libérer du phosphore à partir de composés complexes organiques et inorganiques du sol (Gobat et *al.*, 2003).

### **5-2- Rôle protecteur**

Les mycorhizes arbusculaires font partie des écosystèmes complexes et ainsi les effets potentiels sur les interactions de CMA avec les facteurs biotiques par exemple les herbivores ou les agents pathogènes ont fait l'objet de nombreuses études (Graham, 2001 ; Bennett et *al.*, 2006). Les CMA tendent à réduire l'incidence des maladies racinaires et protègent les plantes hôtes de certains agents pathogènes (Liu et *al.*, 2007 ; Smith et Read, 2008) comme les nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* chez l'Acacia (Duponnois et Cadet, 1994). Les CMA améliorent aussi la protection des plantes contre les polluants et les protègent contre les métaux lourds et les hydrocarbures aromatiques polycycliques (Leyval et Joner, 2001).

### **5-3- Rôle écologique**

L'établissement de la symbiose permet de favoriser la formation d'agrégats et améliorer ainsi la structure du sol. La colonisation du sol par le mycélium extraracinaire et la production par les hyphes mycorhiziens d'une glycoprotéine, la glomaline, engendrent une meilleure structuration du sol par la formation d'agrégats beaucoup plus stables (Lovelock et *al.*, 2004; Rillig et Mummey, 2006). La vie microbienne activée par les CMA influence fortement la stabilité des agrégats dans une zone dégradée semi-aride (Alguacil et *al.*, 2005).

Les associations mycorhiziennes jouent également un rôle clés dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes terrestres en intervenant fortement dans les relations plante-plante, améliorant ainsi la productivité et la biodiversité végétales (Van der Heijden et *al.*, 1998; Gobat et *al.*, 2003 ; Hart et *al.*, 2003). Ils favorisent la coexistence entre plusieurs espèces végétales, grâce à la formation des liens mycéliens, par lequel le carbone, le phosphore et l'azote sont partagés entre différentes espèces de plantes (Simard et Durall, 2004). Des auteurs ont même suggéré une translocation de métabolites via un pont mycélien créé par le réseau d'hyphes

connectant plusieurs plantes de la même et d'espèces différentes (Smith et Read, 1997; Yao et *al.*, 2003 ; Simard et Durall, 2004).

---

**CHAPITRE 4 : RHIZOBACTERIES  
FAVORISANT LA CROISSANCE DES  
PLANTES (RFCP)= PGPR**

---

## 1 - Les Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes

La rhizosphère est le lieu de multiples interactions entre microorganismes et racine, ces interactions étant bénéfiques, nuisibles, ou neutre pour la plante (Bais et *al.*, 2006). Certains microorganismes naturellement présents dans les sols sont bénéfiques pour la plante, ce qui améliore souvent la croissance végétale (Morgan et *al.*, 2005). Ces microorganismes phytobénéfiques sont de deux types :

- Ceux qui établissent une relation de symbiose (association à bénéfices réciproques) véritable avec la plante (Morgan et *al.*, 2005).
- Ceux qui restent à l'état libre dans le sol, souvent proches ou sur les racines, et parfois localisées à l'intérieur des racines (endophytes) (Gray et Smith, 2005), et qui établissent une relation facultative à bénéfices réciproques appelée coopération ou symbiose associative. Les bactéries PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*) ou RFCP (Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes) font partie de ce type de microorganismes, car elles n'établissent pas une relation de symbiose (mutualiste), mais favorisent la croissance des plantes auxquelles elles sont associées (Morgan et *al.*, 2005).

Lorsque des rhizobactéries contribuent à la croissance des plantes, elles sont appelées : PGPR (*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) (Kloepper et *al.*, 2004). Le terme PGPR a été introduit pour la première fois à la fin des années 1970, lorsqu'il a été démontré, par Kloepper et Schroth, que des souches de *Pseudomonas fluorescens* ont amélioré le rendement des cultures de pommes de terre jusqu'à 500% par la production de sidérophores ; chélateurs de fer, privant les bactéries pathogènes indigènes de fer (Garcia et *al.*, 2003). Seulement 1 à 2% des bactéries favorisent la croissance des plantes dans la rhizosphère (Beneduzi et *al.*, 2012).

Les PGPR «*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* » sont des bactérie qui se développent dans la rhizosphère, et qui ont un effet positif sur la plante, pour ces effet on les considère comme rhizobactéries promotrice de la croissance végétale (Dey et *al.*, 2004). Elles représentent environ 5% des bactéries vivant dans la rhizosphère. Les PGPR sont généralement des bactéries à Gram négatif. Elles appartiennent à plusieurs groupes taxonomiques : *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Rhizobium*,... (Coineau Yves, 1995). Ces bactéries sont utilisées en agriculture pour la biofertilisation des sols en fixant l'azote atmosphérique qui pourra être par la suite utilisé par les plantes, améliorant

leur croissance lorsque l'azote du sol est limitant (Glick et Bashan Y 1997). Les bactéries non symbiotiques répondant à cette définition appartiennent à différents genres et espèces dont les plus étudiés sont : *Agrobacterium radiobacter*, *Azospirillum spp*, *Bacillus spp*, *Pseudomonas spp* fluorescents (Lemanceau, 1992).

## **1-1- Quelques bactéries PGPR**

### **1-1-1- Les bactéries du genre *Rhizobium***

La mise en place d'une interaction non spécifique des Rhizobia avec les racines des plantes non légumineuses a favorisé les espèces de ce genre de devenir des PGPR, outre leurs activités fixatrices de l'azote atmosphérique, les Rhizobia contribuent considérablement à l'amélioration de la disponibilité des phosphates pour la plante par mobilisation de formes organiques et inorganiques (Saharan et Nohra., 2011). Elles peuvent produire des phytohormones, des siderophores et de cyanure d'hydrogène (HCN), avec la capacité de coloniser les racines de plusieurs types de plantes non légumineuses. Les Rhizobia ont manifesté un grand intérêt lors de leur utilisation comme agents de bio-contrôle (Antoun et Prevost., 2005).

### **1-1-2- Les PGPR diazotrophes**

Les bactéries libres fixatrices d'azote sont utilisées pour la stimulation de la croissance des plantes. La disponibilité d'une source d'énergie pour l'établissement du processus de fixation de l'azote constitue une principale limitation, compensée par le rapproche vers l'intérieur de la plante. *Azoarcus sp.*, *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Herbaspirillum sp* et *Azotobacter sp* forment un groupe bactérien non symbiotique fixateur d'azote (Ahmad et al., 2008).

#### **1-1-2-1- *Azotobacter***

*Azotobacter paspali*, décrite par Dobereiner et Pedrosa est une bactérie aérobie stricte, non symbiotique, fixatrice de l'azote atmosphérique, isolée à partir de la rhizosphère de *Paspalum notatum*, une herbe tropicale qui possède une grande spécificité d'hôte. *Azotobacter paspali* affecte positivement la germination des graines et leur développement, il est noté que l'inoculation des cultures de blé par ce genre augmente le rendement de 30% (Saharan et Nohra, 2011).

### 1-1-2-2- *Azospirillum*

Les espèces d'*Azospirillum*, isolées à partir des rhizosphères de plusieurs céréales à travers le monde principalement dans des régions tropicales et tempérées sont utilisées depuis les années 1970. Cette bactérie initialement sélectionnée par sa capacité fixatrice de l'azote atmosphérique et représente un bon candidat PGPR (Antoun et Prevost, 2005).

### 1-1-2-3- *Azoarcus*

*Azoarcus* a gagné une grande attention due principalement à sa grande diversité génétique et métabolique, divisé en trois genres : *Azovibrio*, *Azospira* et *Azonexus*, qui se différencient des autres genres par leur capacité de se développer lors de l'utilisation des acides carboxyliques et de l'éthanol au lieu des sucres avec une température optimale de croissance comprise entre 37 et 42°C (Bendjida et Aouadi, 2019). *Azoarcus* est une bactérie endophyte du riz et est considérée comme un modèle de bactéries endophytes fixatrices d'azote (Ahmad et al., 2008).

### 1-1-3- Les bactéries du genre *Bacillus*

*Bacillus* forment un genre de bactéries à Gram positif, appartenant à la famille des *Bacillaceae*, l'ordre des *Bacillales*, la classe des *Bacilli*. Ces bactéries sont capables de produire des endospores leur permettant de résister à des conditions environnementales défavorables. C'est le genre le plus abondant dans la rhizosphère, l'activité PGPR de certaines de ces souches a été connue depuis plusieurs années (Probanza et al., 2002). Elles sont potentiellement utiles comme agents de lutte biologique et capables de solubiliser le phosphate, produire de l'acide indole acétique (AIA), séderophore et antifongique (Nagórska et al., 2007). Ces bactéries sont fréquemment retrouvées au voisinage des racines des plantes ou certaines espèces ont un rôle dans la fixation d'azote (Charest et al., 2005).

### 1-1-4- Les bactéries du genre *Pseudomonas*

*Pseudomonas* appartiennent au phylum des *Proteobacteria*, classe des *Gammaproteobacteria*, ordre des *Pseudomonales*. Ce sont des bacilles à Gram négatif, droits et fins, aux extrémités arrondies, d'une taille moyenne de 2 sur 0,5 µm (Palleroni, 1984). Ces bactéries sont mobiles grâce à une ciliature polaire monotriche, lophotriche ou multitriche, elles sont capables d'utiliser de nombreux substrats hydrocarbonés comme sources de carbone et d'énergie. Les *Pseudomonas* ont une capacité élevée à coloniser la rhizosphère ainsi que les racines des plantes, elles sont capables de former des associations intimes avec leurs hôtes

(Höfte et de Vos, 2006), ce qui réduit le nombre de sites habitables pour les microorganismes pathogènes et par conséquent, leur croissance (Reyes et *al.*, 2004).

### 1-1-5- L'actinomycète *Frankia*

Le microsymbiote *Frankia* est une bactérie Gram-positive filamenteuse, et non un champignon comme le pensaient les microscopistes du XIXe siècle. Il s'agit plus précisément d'un actinomycète en raison de ses caractéristiques morphologiques et biochimique (Duhoux et Nicole, 2004). Contrairement aux bactéries fixatrices d'azote comme les Rhizobia, *Frankia* peut fixer l'azote atmosphérique à l'état libre (Pawlowski et Sprent, 2008). Elle a été détectée dans des sols dépourvus de plantes actinorhizienne (Wall, 2000).

Les plantes susceptibles d'établir une symbiose fixatrice d'azote avec l'actinomycète du sol *Frankia* sont appelées plantes actinorhizienne, non légumineuses appartenant à huit familles d'angiospermes (Hochoer et *al.*, 2010). La symbiose actinorhizienne est comparable à la symbiose rhizobienne sur un certain nombre de niveaux, notamment dans la fixation de l'azote (Bélanger et *al.*, 2011).

## 2 - Rôle des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes

Certaines souches de PGPR des genres **Pseudomonas**, **Bacillus**, **Azospirillum**, **Rhizobium** ont récemment été décrites pour leur effet direct positif sur la croissance des plantes et l'augmentation du rendement de la culture (Vessey, 2003). Les bactéries de la rhizosphère (PGPR) peuvent améliorer la croissance des plantes par une grande variété de mécanismes par exemple la solubilisation du phosphate, la production de sidérophores, la fixation biologique de l'azote, la production des phytohormones, présentant une activité antifongique...etc (Weller et *al.*, 2002).

### 2-1- La fixation d'azote (N<sub>2</sub>)

La fixation biologique de l'azote par les bactéries du sol est considérée comme l'un des principaux mécanismes par lequel les plantes bénéficient de l'association microbienne (Cherif, 2014). L'ammoniac est rapidement transformé en nitrates par ces bactéries du sol (Benmati, 2014).

L'utilisation de bio-engrais tels que les bactéries fixatrices d'azote peut accroître la productivité et constitue une alternative viable qui contribue à réduire la pollution due aux applications d'engrais chimiques, à préserver l'environnement et à baisser le coût de la

production (Cherif, 2014). Ainsi, Figueiredo et *al.* (2008) ont rapporté que, au cours des deux dernières décennies, l'utilisation de PGPR pour le développement durable de l'environnement et de l'agriculture a considérablement augmenté dans plusieurs régions du monde. Les microorganismes prennent de l'importance dans l'agriculture en favorisant la circulation des éléments nutritifs.

## **2-2- La résistance aux pathogènes du sol**

Certaines souches de PGPR ont la capacité d'excréter des métabolites actifs contre différentes bactéries et champignons. Certaines de ces molécules sont de véritables antibiotiques, qui jouent un rôle important dans l'inactivation des facteurs de germination du pathogène ou la dégradation de leurs facteurs de pathogénicité comme les toxines (In Hamdi et Mehaouat, 2018).

## **2-3- La croissance racinaire**

Certaines bactéries ont la capacité de produire des substances régulatrices de la croissance végétale comme l'acide indole acétique (AIA), les cytokinines et d'autres, ces régulateurs permettent à la plante de développer un système racinaire (Augmentation du diamètre et de la longueur des racines) (In Hamdi et Mehaouat, 2018).

## **2-4- L'amélioration de la qualité du sol**

Les microorganismes du sol décomposent la matière organique soluble et insoluble et libèrent ensuite des éléments minéraux disponibles pour les plantes (Benmati, 2014).

## **2-5- Induction de l'immunité**

Certaines PGPR peuvent stimuler le système immunitaire des plantes et leur permettre une résistance contre certains virus, les champignons et même les bactéries pathogènes. Le phénomène est désigné ISR (Induced Systemic Resistance) ou résistance systémique induite (Benmati, 2014).

## 2-6- Augmentation de la biodisponibilité de certains éléments essentiels

Certaines PGPR produisent des sidérophores permettant la chélation du fer pour être ensuite absorbé par la plante ou une enzyme de type phytase permettant la solubilisation des phosphates (Benmati, 2014).

## 2-7- Tolérance aux stress

Certaines PGPR produisent des enzymes ACC désaminase (1-aminocyclopropane-1-carboxylate), qui facilitent le développement des plantes en réduisant leur production d'éthylène (Hydrocarbure gazeux incolore). Les PGPR produisant cet enzyme peuvent ainsi soulager la plante de plusieurs stress causés par des infections, l'absorption de métaux lourds, une salinité élevée et même la sécheresse (Macking, 2007).

L'ensemble de ces activités fait des PGPR une alternative biologique et écologique intéressante à considérer par rapport aux différents produits chimiques de synthèse existants (Benmati, 2014).

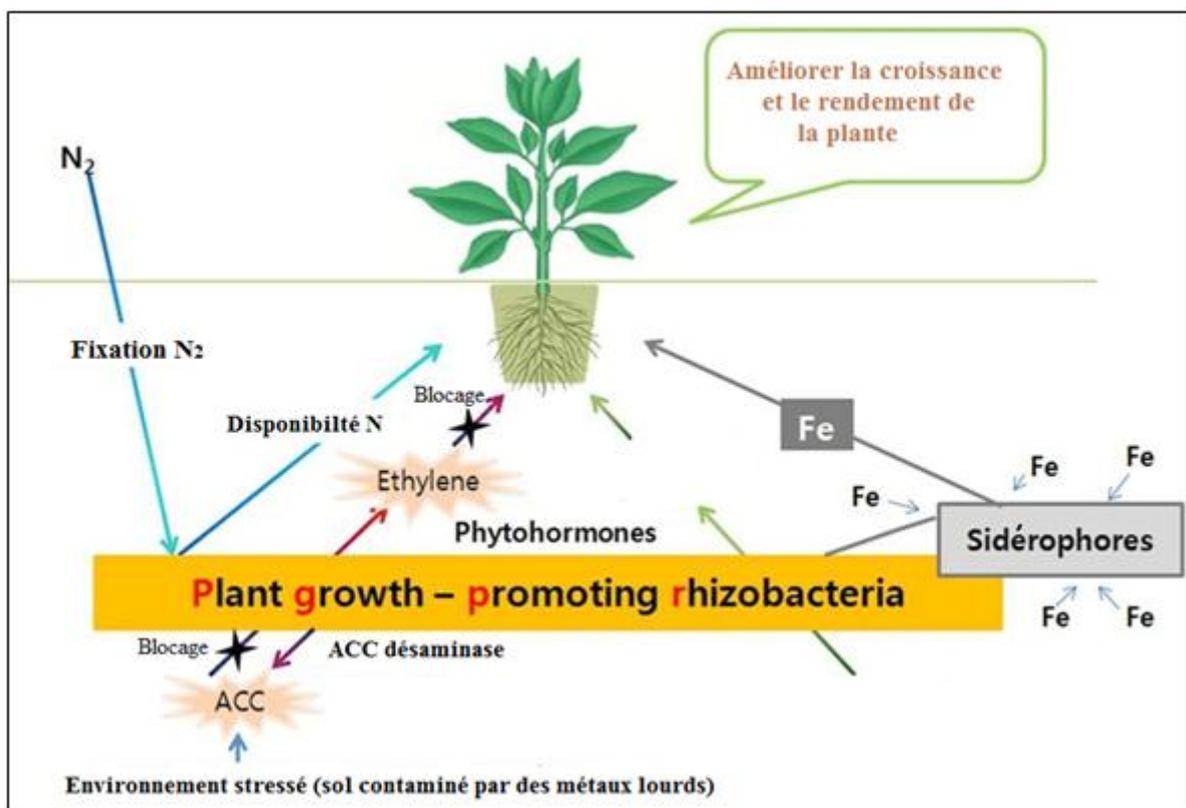


Figure 14 : Les différents rôles des PGPR (Macking, 2007).

### 3 - Effets des RFCP sur la croissance des plantes légumineuses

Les PGPR interviennent sur la croissance des plantes selon plusieurs mécanismes, de manière directe ou indirecte (figure 15). Ces bactéries sont capables de coloniser efficacement les systèmes racinaires et influencent de manière bénéfique la plante en stimulant sa croissance et/ou en la protégeant contre des infections par des agents phytopathogènes (Haas et Defago, 2005).

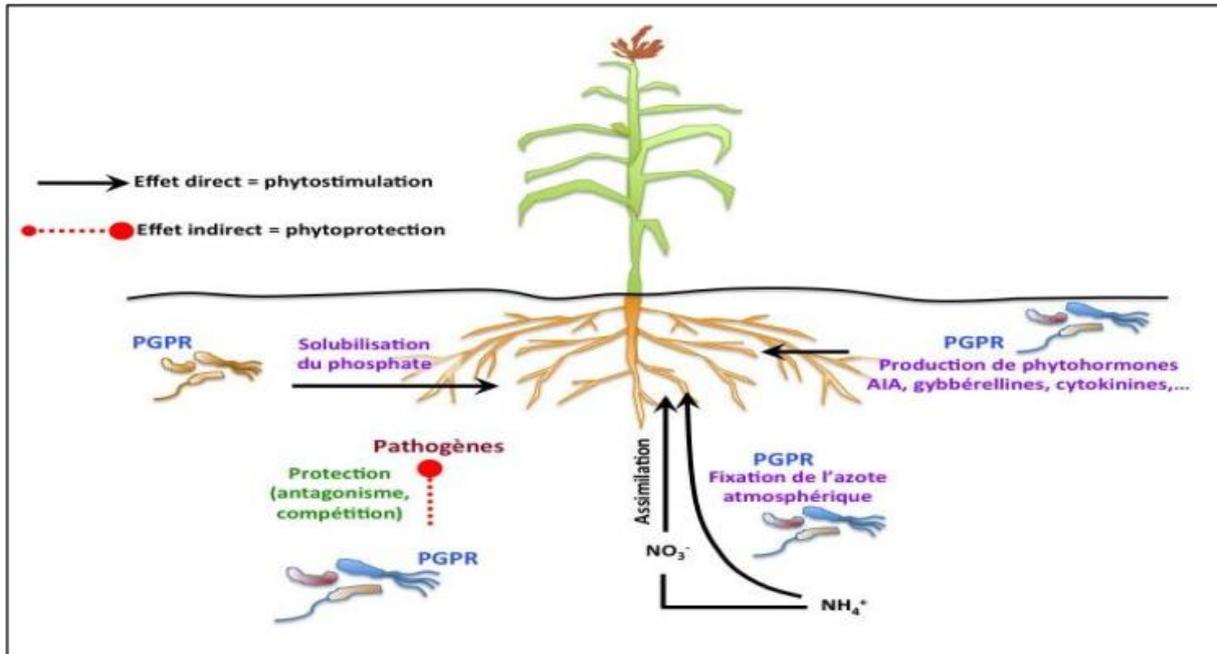


Figure 15 : Interactions entre les plantes et les bactéries dans la rhizosphère (Khan *et al.*, 2009).

#### 3-1-Effet direct

Les bactéries PGPR facilitent la croissance des plantes directement en aidant à l'acquisition des ressources (azote, phosphore et minéraux essentiels) ou par modulation des niveaux d'hormone végétales (Munees et Mulugeta, 2013).

##### 3-1-1- La fixation de l'azote

L'azote est le nutriment le plus vital pour la croissance et la productivité des plantes. Bien qu'il y ait environ 78% de  $N_2$  dans l'atmosphère, il est indisponible pour les plantes en croissance. Le  $N_2$  atmosphérique est converti en formes utilisables par la plante par la fixation biologique par les bactéries en utilisant un système enzymatique complexe appelé nitrogénase (Kim et Rees, 1994).

Les bactéries fixatrices de l'azote ont la capacité de récupérer l'azote atmosphérique et de le fournir aux plantes par deux mécanismes : symbiotiques et non symbiotiques. La fixation d'azote symbiotique est une relation mutualiste entre une bactérie et la plante. La bactérie entre d'abord dans la racine et plus tard sur les nodules de forme dans lesquels se produit la fixation de l'azote. La rhizobie est un vaste groupe de rhizobactéries qui ont la capacité d'établir des interactions symbiotiques par la colonisation et forme de nodules racines dans le végétale, dans le quelle l'azote est fixé à L'ammoniaque et le rendre disponible pour l'hôte (Munees et Mulugeta, 2013).

### 3-1-2- Solubilisation du phosphate

Le phosphore et le deuxième nutriment important limitant la croissance des plantes après l'azote, il est largement disponible dans le sol sous deux forme organique et inorganique (khan et *al.*, 2009). Il joue un rôle pratiquement important dans tous les processus métaboliques majeurs dans les plantes, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration (Khan et *al.*, 2010). Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99% de phosphate présents sous la forme insoluble, immobilisée et précipitée. Les plantes absorbent le phosphate uniquement sous deux formes solubles : les ions monobasique ( $H_2PO_4$ ) et basique ( $HPO_4^{2-}$ ) (Govind et *al.*, 2015). La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles. Ces microorganismes bénéficient directement du P bio disponible nécessaire pour leur croissance. De même d'autres organismes sont en mesure de profiter du P solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Notons que ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (In Salma, 2015).

### 3-1-3- Solubilisation du potassium

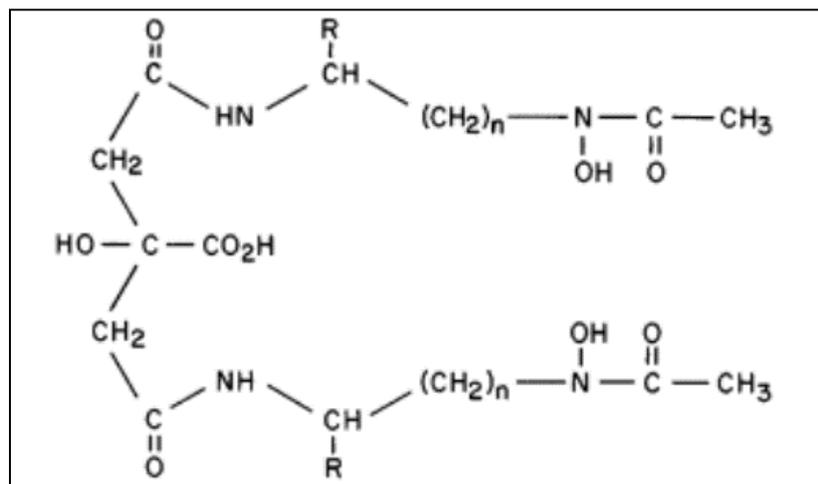
Le potassium est le troisième nutriment majeur important pour les plantes. Les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90% de potassium dans le sol existe sous forme de roches insolubles et de minéraux de silicate (Parmar et Sindhu, 2013). En outre, en raison de l'application déséquilibrée des engrais, la carence en potassium devient l'une des principales contraintes dans la production végétale. Sans

potassium adéquat, les plantes ont des racines mal développées, poussent lentement, produisent de petites graines et ont des rendements plus faibles (Kumar et Dubey, 2012). Les microorganismes des sols jouent un rôle clé dans le cycle K naturel et, par conséquent, les microorganismes solubilisant de potassium présents dans le sol peuvent fournir une technologie alternative pour rendre le potassium disponible pour l'absorption par les plantes (Rogers et *al.*, 1998).

### 3-1-4- La production des sidérophores

Les sidérophores sont des chélateurs de fer synthétisés et sécrétés notamment par les microorganismes pour leur permettre de puiser le fer essentiel à leur développement. Ce sont des molécules de faibles poids moléculaires ayant une très forte affinité pour l'ion  $Fe^{3+}$ . Les sidérophores sont des peptides capables de former des complexes [sidérophores  $Fe^{3+}$ ] qui permettront d'internaliser le fer nécessaire au fonctionnement de la cellule. Le complexe sidérophore-ferrique qui se lie avec des récepteurs dépendants de la suspension de fer à la surface de la cellule bactérienne. L'ion Ferrique actif est ensuite relâché dans le cytoplasme comme ion ferreux. Beaucoup de plantes peuvent utiliser divers sidérophores bactériens comme sources de fer, beaucoup de bactéries productrices de sidérophores appartiennent aux genres *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* et *Streptomyces* de la rhizosphère (Kuffner et *al.*, 2008).

Le sidérophore le plus connu est l'aérobactine (figure 16), isolée pour la première fois de *Aerobacter aerogenes* (Gibson et Magrath, 1969).



**Figure 16 :** Structure générale des sidérophores citrate-hydroxamate (Gibson et Magrath, 1969).

### 3-1-5- La production des phytohormones

Il existe deux sources de phytohormones naturellement disponibles pour les plantes ; une production endogène par les tissus de la plante et une exogène par des micro-organismes associés. Les PGPR produisent différentes phytohormones comme : Acide indole acétique : auxines (AIA), l'acide gibbérellique et les cytokinines. Ce sont des petites molécules de signal produites en très faible concentration influençant les processus biochimiques, physiologiques et morphologiques dans les plantes (Han *et al.*, 2005 ; Baca et Elmerich., 2007 ; Kloepper *et al.*, 2007 ).

#### 3-1-5-1- L'auxine

C'est la plus importante des hormones de croissance des plantes. Elle est impliquée dans plusieurs processus : la division cellulaire, la différenciation et la formation de faisceaux vasculaires, et elle a un effet positif sur l'initiation de la croissance et l'élongation racinaire. Elle augmente également la ramification des racines et améliore l'absorption de minéraux et d'eau (Patten et Glick, 2002 ; Ahmad et Kibret, 2013 ; Gupta *et al.*, 2015).

#### 3-1-5-2- Les cytokinines et les gibbérellines

Sont aussi des phytohormones impliquées dans la modification de la morphologie des plantes et la stimulation de la croissance de la partie aérienne (Van Loom., 2007).

Les Gibbérellines forment le groupe de phytohormones impliqué dans la modification de la morphologie de la plante par l'extension des tissus, en particulier de la tige. Ils affectent les processus de reproduction dans une large variété de plantes et retarde la sénescence des fruits et des feuilles.

Les cytokinines sont retrouvées dans les racines, les tiges, les feuilles, les fleurs, les fruits et les graines, mais une forte évidence indique que la racine est le site principal de la biosynthèse de cytokinines (Hopkins, 2003 ; de Salamone *et al.*, 2005).

#### 3-1-5-3- L'éthylène

L'éthylène est une phytohormone clé qui a une large gamme d'activités biologiques peut affecter la croissance et le développement des plantes dans un grand nombre de façons différentes, y compris la promotion de l'initiation des racines, l'inhibition de l'allongement des

racines, la promotion de la maturation des fruits, la promotion du flétrissement inférieur, la stimulation de la germination des graines, la promotion de l'abscission des feuilles, Activation de la synthèse d'autres hormones végétales (Glick et *al.*, 2007). C'est un régulateur impliqué dans la stimulation de la croissance des plantes à des concentrations modérées. Dans les conditions du stress (salinité, pollution par les métaux lourds...etc.), la plante augmente la sécrétion de l'éthylène, ce qui induit l'inhibition de la croissance des racines (Saleem et *al.*, 2007).

### 3-2- Effet indirect

Le principal avantage de l'utilisation des PGPR est la résistance conférée aux plantes contre les maladies causées par les agents pathogènes. Les rhizobactéries jouent un rôle majeur dans la lutte contre ces agents, où un large spectre des maladies bactériennes, fongiques et parasitaires est supprimé via la production d'antibiotiques, compétition (pour les éléments nutritifs, l'oxygène et l'espace), l'activation de la résistance systématique induite (ISR) et la production des enzymes (chitinase, protéase, lipase), cette protection est nommée biocontrôle. De plus, les PGPR peuvent être utilisées comme un biofertilisant efficace dans l'amélioration du rendement des cultures par la production d'enzymes telles que (cellulases, amylases, *etc.*) (Lugtenberg et Kamilova, 2009 ; Glick, 2012 ; Tariq et *al.*, 2014).

#### 3-2-1- Effet par compétition

En plus du fait que les PGPR soient compétitives aux autres populations microbiennes rhizosphériques, elles sont capables de coloniser le maximum d'espace dans la rhizosphère et d'exploiter ses ressources nutritionnelles et ainsi, participer à la réduction des phyto pathogènes telluriques par compétition (Lucy et *al.*, 2004). La compétitivité des PGPR est largement plus supérieure quand elles ont des capacités spécifiques d'assimiler certains nutriments ou bloquer leur assimilation par les autres microorganismes (Kempf et Wolf, 1989). A titre d'exemple, certaines souches de Streptomycètes et Actinomycétales arrivent à coloniser la rhizosphère par la séquestration du fer (Tokala et *al.*, 2002), d'autres souches peuvent synthétiser des enzymes extracellulaires permettant d'utiliser des composés organiques comme source d'énergie ou à dégrader les phytotoxines (Mccarthy et Williams, 1992).

En effet, des tests de compétitivité doivent être pris en considération lors de la sélection des souches de PGPR, afin de sélectionner celles ayant un pouvoir important de colonisation de la rhizosphère et /ou le rhizoplan des plantes inoculées (Whipps, 2001).

### 3-2-2-Effet par antibiose

La production et la libération des molécules qui tuent ou réduisent la croissance des pathogènes cibles est le mécanisme le plus efficace par lequel les microorganismes peuvent contrôler les maladies des plantes (Harman et Shores, 2007). Il consiste à produire des antibiotiques efficaces contre l'agent pathogène par l'agent antagoniste. Ces molécules bioactives sont des métabolites secondaires à faible poids moléculaire tels que les antibiotiques comme l'amphicine, le 2,4-diacétylphloroglucinol (DAPG), cyanure d'hydrogène (HCN) et la phénazine qui agissent comme des facteurs contre l'attaque des pathogènes (Corbaz, 1990 ; Babalola, 2010).

### 3-2-3- Induction d'un système de résistance

Les PGPR peuvent déclencher chez la plante un phénomène connu sous le nom d'induction de la résistance systémique qui est phénotypiquement similaire à la résistance systémique acquise qui se produit lorsque la plante active ses mécanismes de défense en réponse à une infection par un agent pathogène (Abdesslam et Latache, 2017). Les plantes inoculées avec des PGPR peuvent également fournir une résistance systémique contre un large éventail de pathogènes végétaux. Les maladies d'origine fongique, bactérienne et virale et, dans certains cas, même les dommages causés par les insectes et les nématodes peuvent être réduits après l'application de PGPR (Naznin et al, 2012). Ils confèrent à la plante un certain degré de protection à des attaques ultérieures par un phytopathogène via la stimulation de mécanismes de défense systémique. Cette « immunité » s'initie suite à la perception par la plante de molécules dites « élicitrices » produites par le microorganisme bénéficiaire (In Cherif, 2014).

### 3-2-4- Effet phytoprotecteur des Sidérophores

Les PGPR, notamment du genre *Pseudomonas*, sont connues pour leur faculté de produire des sidérophores dans le milieu. Ce sont des substances chélatrices du fer, avec une grande affinité au fer ferrique ( $Fe_3^+$ ). Elles améliorent sa disponibilité à leur profit en cas de carence du sol et rendent difficile son assimilation aux autres populations microbiennes déficientes en cet élément. Ce phénomène est un aspect de compétition qui participe

efficacement à l'antagonisme contre les agents phytopathogènes en réduisant leurs effectifs dans le sol. En outre, la plante peut facilement assimiler les complexes de sidérophores et ainsi promouvoir sa croissance. Les sidérophores peuvent fixer aussi d'autres métaux dans le sol tels que le magnésium, le manganèse et le chrome. D'après d'autres études, les PGPR peuvent extraire le fer des sidérophores formés par d'autres microorganismes (Kirdi, 2011).

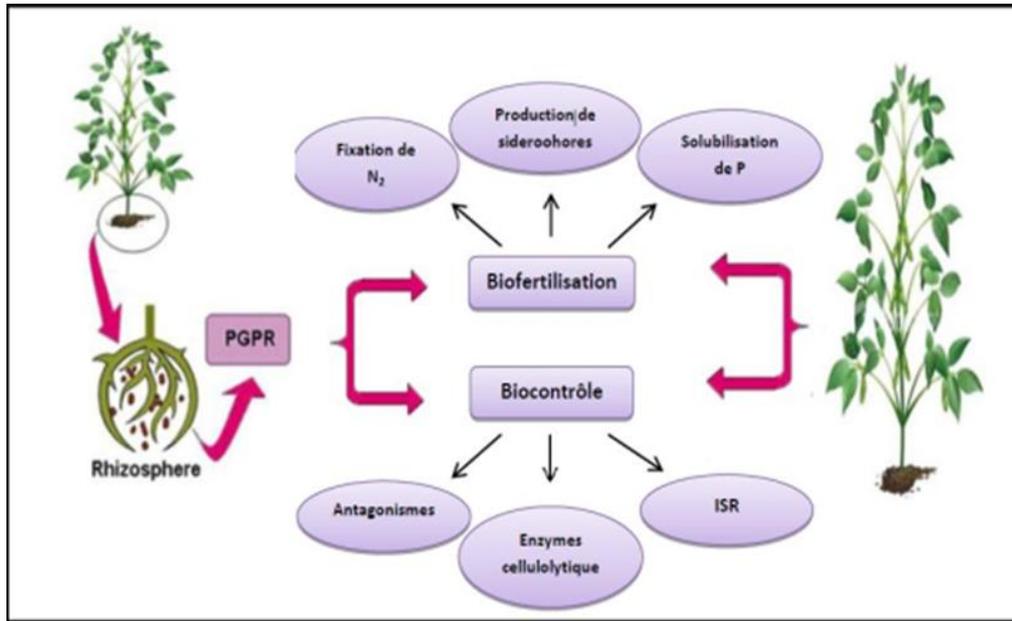


Figure 17 : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR (Kumar, 2011).

## 4 - Solubilisation du phosphore par les RFCP

### 4-1-Le phosphore dans la nature

Le phosphore est un élément nutritif indispensable pour le monde vivant, c'est un élément prélevé en plus faible quantité par les plantes en comparaison avec l'azote et le potassium, par contre il est d'une extrême importance pour la nutrition des plantes et la production de biomasse (Holford, 1997).

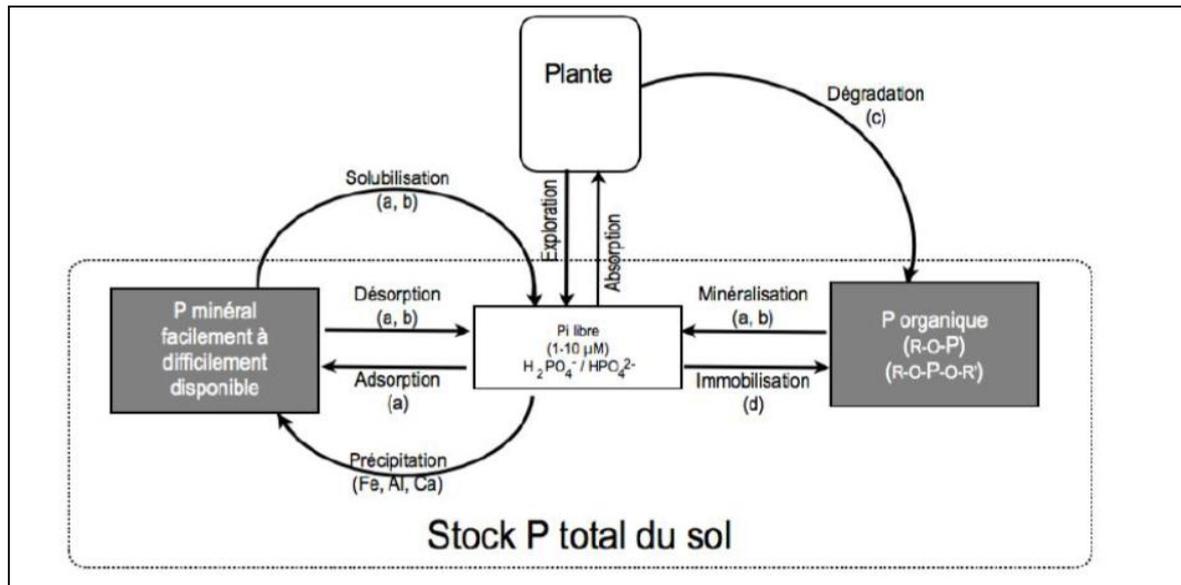
La disponibilité du phosphore influe fortement le processus par lequel les organismes photosynthétiques fixent le carbone inorganique au niveau de la biomasse cellulaire. Par conséquent, la connaissance du cycle du phosphore est très importante pour la compréhension du bilan global du carbone ainsi que les différents cycles biogéochimiques. La flore microbienne du sol a un rôle essentiel dans le cycle du phosphore, car elle établit un lien entre le réservoir de cet élément dans l'environnement vivant et non vivant (Holford, 1997).

Certains microorganismes facilitent, en effet, l'altération, la minéralisation, et la solubilisation des différentes formes de phosphore, rendant l'ortho phosphate à la disposition des communautés microbiennes et végétales. Le mécanisme de participation microbienne dans ces processus varie d'un mécanisme passif à un mécanisme très actif. Le cycle du phosphore englobe de nombreux réservoirs environnementaux vivants ou non vivants ainsi que différentes voies de transport (Holford, 1997).

En suivant le mouvement du phosphore dans l'environnement, l'interaction entre le processus physique et biologique devient apparente. En effet, en plus d'agir comme des réservoirs de phosphore dans l'environnement, les microorganismes contribuent à la transformation du phosphore dans les autres réservoirs, comme dans le sol ou dans les environnements aquatiques environnants. Le phosphore est un élément peu mobile dans le sol (Holford, 1997).

Dans la croûte terrestre, l'abondance du phosphore est de 0.04 à 0.12%, dont la majeure partie est sous sa forme inorganique minérale phosphatée et d'autres composés contenant du phosphore organique. Dans les sols, le phosphore inorganique est généralement associé à d'autres composés comme le Ca, Fe et Al dont chacun a des caractéristiques de solubilité unique qui détermine la disponibilité des phosphates pour la plante. Il faut noter que la mobilité et la biodisponibilité des phosphates dans les sols sont principalement limitées par l'adsorption (c'est-à-dire l'adhésion physique ou les liaisons des ions phosphatés sur les surfaces d'autres molécules) et l'importance de la flore microbienne qui va transformer le phosphore sous sa forme organique (Hamdi et Mehaouat, 2018).

Les plantes, en interagissant avec les microorganismes du sol, peuvent largement modifier l'environnement au voisinage des racines, c'est-à-dire la rhizosphère qui est une zone « bio-influencée » par la plante, à la base du concept de « biodisponibilité ». La biodisponibilité du phosphore dans le sol peut ainsi varier considérablement d'une espèce végétale à l'autre selon ses capacités à modifier elle-même la disponibilité de Pi ou *via* les organismes naturellement présents dans sa rhizosphère (figure 18) (Bendjida et Aouadi, 2019).



**Figure 18** : Cycle simplifié du P montrant la répartition des différents stocks de P du sol (Bendjida et Aouadi, 2019).

#### 4-2- La Solubilisation du phosphate

Après l'azote, le phosphore est l'élément le plus limitant pour les plantes qui sont capables seulement d'absorber ses formes solubles mono- et dibasiques ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ) est présent sous forme de composés métalliques liés au fer, à l'aluminium, ou au silicium dans les sols acides ou avec le carbonate de calcium dans les sols alcalins, Les composés phosphatés insolubles peuvent être solubilisés par des acides organiques et une grande variété des enzymes phosphatases produites par des plantes et des micro-organismes. Parmi les bactéries possédant cette activité, les actinomycètes occupe une place de choix (Hamdi et Mehaouat, 2018).

La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles. Ces microorganismes bénéficient directement du phosphore biodisponible nécessaire pour leur croissance. De même, d'autres organismes sont en mesure de profiter du phosphore solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Notons que ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (mono et dibasiques) (Mackey et Paytan, 2009).

La solubilisation du phosphore est un processus complexe, qui est influencé par divers facteurs tels que la richesse nutritionnelle du sol, l'état physiologique et la croissance de la bactérie du sol (Reyes et *al.*, 1999).

Un certain nombre de théories ont été proposées pour expliquer le mécanisme de la solubilisation du phosphore inorganique par *Rhizobium*, et les plus importantes d'entre elles sont la théorie de la production d'acides organiques et de la théorie des enzymes. Selon la production d'acides, le processus de solubilisation du phosphate par les bactéries solubilisant le phosphore (BSP) est due à la production d'acides organiques à faible poids moléculaire qui a été accompagnée par l'acidification du milieu, (Goldstein, 1995) et ces acides organiques peuvent chélater les cations avec leur groupes carboxyle et hydroxyle (Kpombrekou et Tabatabai, 1994). L'analyse des filtrats a montré la présence de nombreux composés organiques tels que l'acide malique, glyoxylique, succinique, fumarique, tartrique, acide butyrique céto alpha, oxalique, citrique, l'acide 2- céto gluconique et gluconique (Kim et *al.*, 1997).

Gerretsen (1948) a montré que les rhizobia pourraient augmenter la nutrition phosphorique des plantes par l'augmentation de la solubilité de Ca-phosphates. Leur solubilité augmente avec une diminution du pH du sol. La solubilisation du phosphate est le résultat de l'effet combiné de la diminution du pH et de la production biologique des acides (Fankem et *al.*, 2006). La sécrétion de différents types d'acides organiques, par exemple carboxylique et l'abaissement du pH rhizosphérique dissocient les formes liées au phosphate comme  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)$  (Deubel et Merbach, 2005).

## 5 - Utilisation des RFCP dans l'agriculture

Les pressions sociales en vue de diminuer l'emploi des pesticides en agriculture accentuent la demande pour des produits biologiques aptes à contrer les pathogènes des plantes. Il devient donc important de développer différentes méthodes de lutte biologique par l'utilisation d'organismes naturels ou modifiés génétiquement, ou le produit de leurs gènes, et ce, afin de réduire les effets d'un organisme néfaste et de favoriser les organismes utiles tels les cultures, les arbres, les animaux et les insectes et microorganismes bénéfiques (Beauchamp, 1993).

En effet, près de 5% des rhizobactéries connues sous le terme RFCP, favorisent la croissance des plantes et les protègent contre les agents pathogènes tels les bactéries, les champignons (Suslow 1982; Weller 1988) et les nématodes (Kloepper et *al.* 1992), stimulent

directement la croissance de celles-ci en augmentant le prélèvement des éléments nutritifs du sol, en induisant et produisant des régulateurs de croissance végétale et en activant les mécanismes de résistance induite chez les végétaux (Beauchamp, 1993).

Les RFCP stimulent indirectement la croissance des végétaux par leur effet antagoniste sur la microflore qui leur est néfaste, en transformant les métabolites toxiques et en stimulant la nodulation des légumineuses par les rhizobia. Les effets antagonistes des RFCP impliquent la production d'antibiotiques et la compétition nutritionnelle avec les pathogènes végétaux. L'établissement de l'association RFCP-plante est primordial pour l'expression des effets bénéfiques aux plantes. Aussi l'emploi des RFCP modifiés génétiquement ou non peut permettre de diminuer l'utilisation des pesticides, ce qui devrait encourager les efforts de recherche dans ce domaine. Des combinaisons de RFCP ayant des modes d'action différents et colonisant différents sites racinaires doivent être étudiées (Beauchamp, 1993).

---

**CHAPITRE 5 : L'INTERACTION PLANTES  
LEGUMINEUSES- PATHOGENE**

---

## 1- Les microorganismes phytopathogènes

Avant d'envisager une lutte contre une maladie de plante, il est nécessaire d'identifier le pathogène responsable et de connaître son écologie, son cycle de développement et ses modes de dissémination et de maintien dans l'environnement. La crête de croissance et d'infectiosité d'un agent pathogène s'observe à l'intérieur d'une fourchette de températures précise. En dehors de cette fourchette, les agents pathogènes se multiplient beaucoup plus lentement (Inra, 2011).

On peut classer les agents pathogènes comme suit :

### 1-1- Virus et viroïdes

Ce sont des parasites intracellulaires stricts. Leur acide nucléique (ADN ou ARN) mono ou bicaténaire, circulaire ou linéaire, de polarité positive ou négative. Le génome peut être divisé et permet l'expression de protéines non structurales pour la réplication virale et le mouvement de cellule à cellule et de protéines structurales (capside). Les infections virales provoquent de nombreux types de symptômes (nanisme, chloroses, nécroses, mosaïques, rabougrissement, jaunisses, ...) qui sont parfois exploités en horticulture pour leur propriétés ornementales (zébrures, taches sur feuilles et pétales de variétés horticoles). Les symptômes sont souvent insuffisants pour identifier le pathogène car ils dépendent du milieu de la variété de plante, et de la souche virale. En général, l'appel à des tests sérologiques et moléculaires est souvent nécessaire pour compléter les identifications biologiques sur plantes indicatrices. Sur plante hôte, le passage du virus de cellule à cellule se fait par les plasmodesmes et le transport dans la plante entière, s'il existe, utilise le système vasculaire. La transmission des virus se fait par contact physique (greffe, blessure) ou par des vecteurs insectes, champignons, nématodes) selon un mode persistant ou non, avec une grande spécificité. Exemple de maladies : Mosaïque du tabac, du concombre, sharka (pêchers, pruniers, abricotiers.) [2].

Les viroïdes sont des parasites intracellulaires stricts constitués d'ARN mono caténaire sans capacité codante, sans propriété antigénique. Les viroïdes induisent des nanismes, des déformations, des dépérissements. Leur identification n'est possible que par hybridation moléculaire. Leur transmission est essentiellement mécanique et certains insectes peuvent éventuellement servir de vecteur sans spécificité. Exemple de maladies : Cadang-Cadang du cocotier (Cadang-cadang coconut viroid CCCVd). Tubercules en fuseau de la pomme de terre (Potato spindle tuberviroid PSTV) [2].

## 1-2- Bactéries

Organismes procaryotes, leur génome est porté par un chromosome appelé nucléoïde et par des plasmides pouvant être transmis horizontalement entre individus d'espèces identiques ou non (transmission de gènes de résistance). Les plasmides portent parfois les gènes impliqués dans l'interaction du pathogène et de la plante (*Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Pseudomonas*). Les mécanismes de pathogénèse sont très variés : synthèse de toxines (certaines *Corynébactéries*), d'antibiotiques. Les infections bactériennes provoquent des symptômes variés (déperissements pourritures, tumeurs, nécroses, chancres, flétrissements) et leur identification repose sur l'isolement et l'observation en microscopie (morphologie, Gram, présence de flagelles...etc), les tests biochimiques, sérologiques et moléculaires (hybridation, PCR ...etc) (Khessib et Kedjadja, 2013).

Six genres bactériens sont principalement impliqués dans les maladies des plantes parmi ces genres on a :

*Agrobacterium*: galle du collet (crown gall) (*A. tumefaciens*) chevelu racinaire (hairy root) (*A. rhizogenes*) [2].

*Erwinia* : feu bactérien des pmoïdes (*E. amylovora*), flétrissement des cucurbitacées (*E. tracheiphila*), jambe noire de la pomme de terre (*E. carotovora subsp atroseptica*) [2].

*Pseudomonas* : nécroses sur arbres fruitiers (*Burkholderia*, *Comamonas*, *Pseudomonas*. *Ralstonia*, *P. syringae*) [2].

*Xanthomonas* : nécrose bactérienne de la vigne (*X. ampelina*), pourriture noire du chou ou chancre des agrumes (*X. campestris*) [2].

*Streptomyces* : gale commune de la pomme de terre (*S. scabies*) [2].

*Corynebacterium*: (*Clavibacter*, *Corynebacterium*, *Curtobacterium*, *Rhodococcus*) croissance anormale (*C. fascians*) [2].

## 1-3-Champignons

Ce sont des eucaryotes présentant une très grande variété taxonomique du fait de l'organisation complexe de l'appareil végétatif et de leur mode de reproduction. Les symptômes observés sont multiples, variés et atteignent tous les organes du végétal : pourritures, nécroses des fleurs, des fruits, des tiges, des feuilles ; chancres sur les tissus de protection ; déperissements, flétrissements des vaisseaux du bois. Les champignons sont responsables de 70% des pathologies végétales (Selosse et Gibert, 2011).

Maladies importantes : Ergot de seigle (*Claviceps purpurea*), mildiou de la pomme de terre (*Phytophthora infestans*), graphiose de l'orme (*Ceratocystis ulmi*), rouilles (*Puccinia*), charbon (*Ustilago*), Oïdium (*Erysiphe*) des céréales, tavelure (*Venturia*) des arbres fruitiers et chancre du châtaignier (*Endothia parasitica*) [2].

## 1-4- Protozoaires

On connaît quelques protozoaires phytopathogènes qui appartiennent au genre *Phytomonas* et provoquent des maladies en zone tropicales (flétrissement léthal du cocotier, nécrose du phloème du caféier) (Nyengani, 2008).

## 1-5- Nématodes

Ce sont des eucaryotes pluricellulaires. Leur sécrétions salivaires dans les tissus végétaux sont responsables de nécroses, déformations, tumeurs (Nyengani, 2008).

## 2- Reconnaissance de l'agent pathogène

La reconnaissance des agents pathogènes chez les plantes fait intervenir deux types de perception. Le premier type de reconnaissance non race spécifique et le deuxième qui est race spécifique. Ces deux mécanismes de reconnaissance constituent les deux branches du système d'immunité inné chez les plantes (Jones et Dangl, 2006).

### 2-1- Reconnaissance non spécifique

La reconnaissance non-spécifique est méditée par des éliciteurs dits non spécifiques ou généraux. Le terme éliciteur a été initialement utilisé pour décrire les molécules capables d'induire la production des phytoalexines (Keen, 1975), il est maintenant utilisé pour l'ensemble des molécules qui induisent des réactions de défense chez les plantes (Montesano et al., 2003).

### 2-2- Reconnaissance spécifique

Basée sur le concept gène-pour-gène. Ce concept a été développé pour la première fois par (Flor, 1955), il indique que la présence simultanée et spécifique d'un gène de résistance dans le génome de la plante et d'un gène d'avirulence correspondant dans celui du parasite conduit à une résistance spécifique (Cazaux, 2009).

## 3-Immunité des plantes

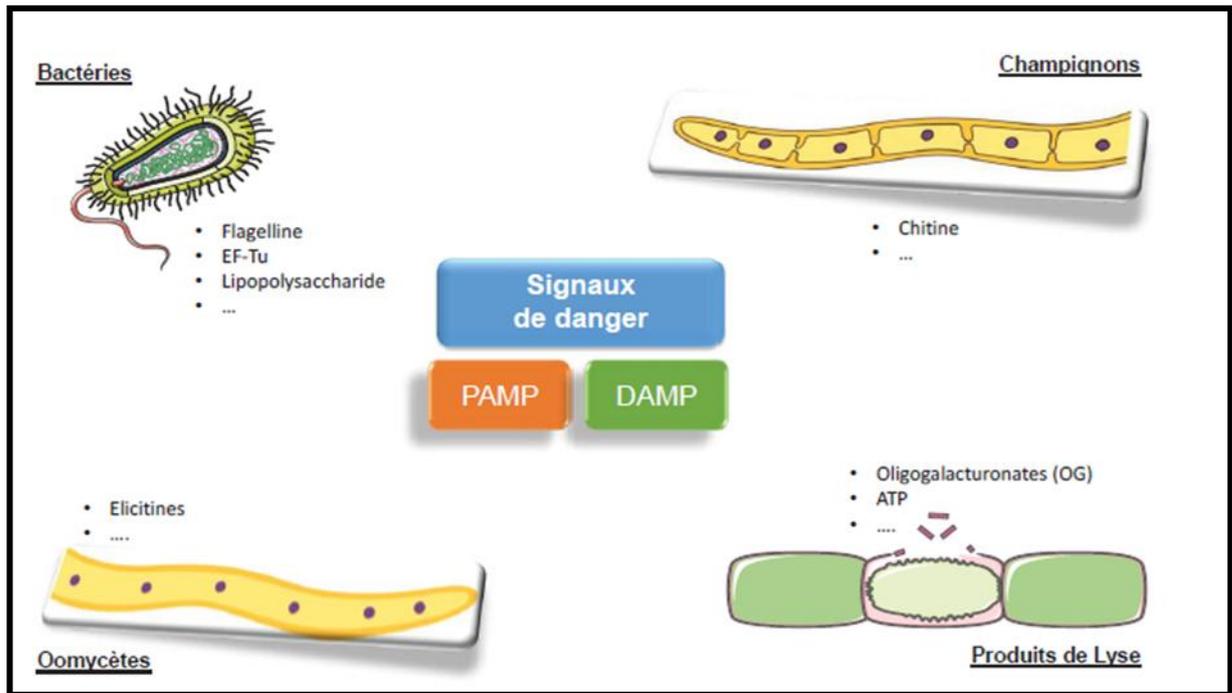
Dans leur environnement, les plantes sont confrontées à des agressions par des insectes, des nématodes, des virus et des microorganismes pathogènes incluant des bactéries, des champignons et des oomycètes. Suivant les études, on estime qu'à l'échelle mondiale les pertes avant et après récolte dues à ces maladies avoisinent 30%. Comprendre les mécanismes sous-jacents au pouvoir infectieux de ces agresseurs ainsi que la résistance des plantes à ceux-ci constitue un enjeu majeur en agriculture (Hervé, 2018).

### 3-1- Perception de l'agent pathogène

#### 3-1-1- Les signaux de danger

Les plantes ont acquis la capacité de percevoir la présence de l'agent pathogène *via* la reconnaissance de molécules issues de ces derniers appelés PAMP (*pathogen-associated molecular patterns*). De plus, elles reconnaissent des molécules endogènes produites suite à l'action d'enzymes hydrolytiques des agresseurs et appelées DAMP (*damage-associated molecular patterns*). Les PAMP et les DAMP sont communément appelés éliciteurs de réactions de défense ou stimulateurs des défenses naturelles (SDN) car ils peuvent stimuler la réponse immunitaire chez les plantes (Hahn, 1996).

Les éliciteurs sont de nature chimique variée et incluent en particulier des glycoprotéines, des peptides, des oligosaccharides et des lipides (figure 19). Les réponses de défense déclenchées plus spécifiquement par la reconnaissance des PAMP et des DAMP sont appelées PTI (PAMP-triggered immunity) (Boller et Felix, 2009 ; Nurnberger *et al.*, 2004).



**Figure 19 :** Différents signaux de danger reconnus par la plante (Hervé, 2018).

La reconnaissance des PAMP et des DAMP se fait *via* des récepteurs appelés PRR (*pattern recognition receptor*), situés au niveau de la membrane plasmique des cellules. Il existe deux types de PRR : les RLK (*receptor-like kinase*) et les RLP (*receptor-like proteins*). Les RLK et RLP possèdent tous les deux un domaine extracellulaire impliqué dans la liaison au ligand, mais diffèrent dans leur domaine intracellulaire. En effet, contrairement au RLP, le domaine intracellulaire des RLK présente une activité protéine kinase (Macho et Zipfel, 2014).

### 3-1-2- Les gènes d'avirulence (*Avr*)

Les gènes d'avirulence codent des protéines qui possèdent une activité élicitrice spécifique aux cultivars de plantes qui possèdent les récepteurs race-spécifique correspondants (Montesano *et al.*, 2003). Les protéines d'avirulence peuvent être considérées comme des effecteurs par leur rôle dans le pouvoir pathogène du microorganisme (Ellis *et al.*, 2007; Gohre et Robatzek, 2008). De nombreux gènes d'avirulence ont été isolés chez les champignons, les bactéries et les virus et les oomycètes (Catanzariti *et al.*, 2007; Ellis *et al.*, 2007; Gohre et Robatzek, 2008).

Dans le cas des bactéries, elles sont injectées directement dans le cytoplasme des cellules végétales grâce au système de sécrétion de type III (Espinosa et Alfano, 2004).

### 3-1-3- Les Gènes de résistance R

Les plantes possèdent des protéines de résistance R jouant un rôle essentiel dans l'ETI. Ces protéines, principalement intracellulaires, sont impliquées dans la reconnaissance directe ou indirecte des effecteurs (Van Ooijen *et al.*, 2007).

La plupart des protéines R présente des domaines LRR et NBS (*nucleotide-binding site*), ce dernier conférant la capacité de fixer et l'hydrolyser l'ATP. Cette hydrolyse est à l'origine de changement de conformation permettant l'activation d'événements de signalisation cellulaire nécessaires à la mise en place des réponses de défense (Takken et Tameling, 2009).

### 3-2-Transduction du signal

La perception de l'agent pathogène va conduire à l'activation d'une cascade de signalisation intracellulaire (Boller et Felix, 2009). Les événements de signalisation cellulaire précocement induits suite à la reconnaissance du microorganisme sont plus généralement étudiés *via* les éliciteurs et restent encore à détailler dans le cas des effecteurs (Zhao *et al.*, 2005 ; Hofius *et al.*, 2007). Parmi ces événements figurent des modifications de la perméabilité de la membrane plasmique manifestées par des influx de  $Ca^{2+}$ , des efflux de  $K^+$  et d'anions, en particulier de  $Cl^-$  ou  $NO_3^-$  (Garcia-Brugger *et al.*, 2006). Les flux calciques et anioniques déclenchent une dépolarisation de la membrane plasmique dont l'amplitude et la cinétique dépendent de la nature de l'éliciteur (Garcia-Brugger *et al.*, 2006). Ces flux d'ions peuvent agir en amont d'autres événements cellulaires, en particulier une production de monoxyde d'azote (NO) et de FAO, telles que  $O_2^-$  et  $H_2O_2$ , ainsi qu'une cascade de phosphorylation impliquant des protéines kinases de type MAPK (mitogen-activated protein kinase) et des CDPK ( $Ca^{2+}$ -dependent protein kinases). La mobilisation de ces acteurs conduit à l'activation de facteurs de transcription concourant à une reprogrammation du transcriptome et ainsi à la mise en place de réponses de défense *via* l'expression des gènes appropriés. Ces mécanismes cellulaires sont observés dans différents modèles comme la perception de la flagelline par *A. thaliana* (Gómez-Gómez et Boller, 2002) ; l'élicitation du tabac par la cryptogéine (Garcia-Brugger *et al.*, 2006) ; les lipopolysaccharides, les sidérophores et les flagelles de *Pseudomonas putida* et *P.fluorescens* (Van Loon *et al.*, 2008).

### 3-3- Les réponses de défense

La transduction du signal, qui fait suite à la reconnaissance de l'agent pathogène (PTI et ETI), mène à une réponse de défense de la plante. Cette réponse nécessite une reprogrammation de l'expression de gènes communément appelés gènes de défense. Les réponses de défense incluent principalement le renforcement de la paroi et la synthèse de composés antimicrobiens, l'intervention des protéines PR (*pathogenesis-related*), la mise en place de la réponse hypersensible et d'une résistance systémique acquise (Hervé, 2018).

#### 3-3-1- Renforcement de la paroi et synthèse de composés antimicrobiens

Le renforcement de la paroi au site d'infection constitue une réponse de défense autorisant une résistance physique plus forte de la paroi à la pression mécanique, limitant ainsi la progression de l'agent pathogène. Ce renforcement passe par le dépôt de lignine et de callose (Hückelhoven, 2007; Trouvelot et al., 2008). En particulier il a été montré que la production de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> était nécessaire à la lignification. L'H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> est également impliqué dans la formation de réticulation oxydative entre les protéines riches en proline, les rendant plus résistantes aux enzymes protéolytiques synthétisées par les agent pathogènes (Bradley et al., 1992). En plus du renforcement pariétal, les réponses de défense peuvent cibler directement et inhiber des enzymes hydrolytiques sécrétées par le microorganisme pathogène qui ont pour but de dégrader la paroi végétale (De Lorenzo et Ferrari, 2002).

#### 3-3-2- Les protéines PR (*pathogenesis-related*)

Les protéines PR sont produites en réponse à de nombreux pathogènes chez un grand nombre d'espèces végétales comme la tomate, le tabac, le persil, l'orge ou encore *Arabidopsis thaliana* (Van Loon et al., 2006). Les protéines PR possèdent des rôles biologiques divers et sont classées en 17 familles selon leurs propriétés biochimiques. La plupart possèdent des propriétés antimicrobiennes et agissent au travers d'activités hydrolytiques, se traduisant par la dégradation de la paroi du pathogène ou par une toxicité vis-à-vis du pathogène (Van Loon et al., 2006).

#### 3-3-3- La réponse hypersensible (HR ; *hypersensitive response*)

La HR est une mort cellulaire programmée qui est observée plus particulièrement dans le contexte de l'ETI, bien que des PAMPs telles que certaines élicitines peuvent également la

déclencher. Elle est caractérisée par une mort cellulaire localisée au site d'infection, les zone de lésions apparaissant quelques heures après l'interaction (Heath, 2000).

### 3-3-4- La résistance systémique acquise (SAR)

L'efficacité des défenses de la plante est fonction, en plus de la reconnaissance de l'agent pathogène, de la rapidité et de l'intensité des réponses cellulaires conduisant à la résistance (Conrath et al., 2002).

Après une infection par un agent pathogène, une seconde forme de résistance peut s'établir dans l'ensemble de la plante : la SAR. La SAR n'est pas spécifique à l'agent infectieux initial mais, au contraire, confère une protection des tissus non infectés de la plante contre un large spectre de microorganismes pathogènes (Singh et al., 2017). Cette protection peut durer jusqu'à plusieurs semaines (Durrant et Dong, 2004).

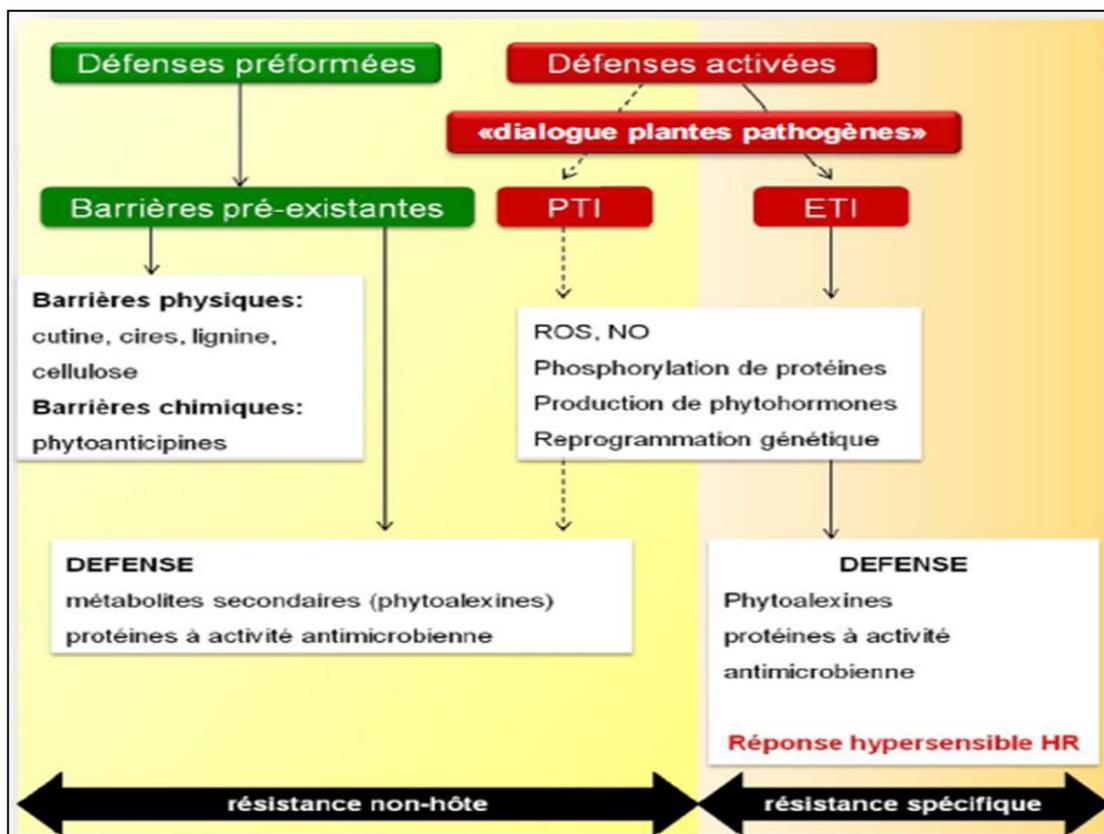


Figure 20 : Représentation schématique des différentes barrières de défense impliquées Spécifique (Cheval, 2013).

## 4-Mécanisme d'infection et de résistance aux bactéries

La dynamique épidémique des maladies bactériennes se traduit par plusieurs événements qui constituent le cycle infectieux de base : phase de conservation de l'inoculum, la phase d'infection et la phase de dispersion (Khessib et Kedjadja, 2013).

### 4-1- La phase de conservation

Les bactéries peuvent se conserver entre deux phases d'infection dans des débris végétaux (malades ou résidus de culture), dans des chancres ou bien dans les semences. Pour un bon nombre d'espèce et notamment d'organismes de quarantaine, les semences constituent d'ailleurs le principal acteur de la dissémination longue distance (Jourdan, 2008)

### 4-2- La phase d'infection

L'infection se fait le plus souvent de façon aléatoire en utilisant des ouvertures naturelles comme les stomates, les lenticelles, les hydathodes ou par les blessures occasionnées par des insectes phytophages ou lors de tailles. Le sol et la rhizosphère constitue un milieu de survie pour de nombreuses bactéries phytopathogènes (Jourdan, 2008).

Le comportement nécrogène repose essentiellement sur la capacité de certaines bactéries à élaborer un système de sécrétion de type III (T3SS) et à injecter, au moyen de ce système de sécrétion, des effecteurs protéiques dans l'apoplaste ou dans le cytoplasme des cellules hôtes. Ces effecteurs perturbent le métabolisme des cellules hôtes et provoquent d'une façon ou d'une autre leur mort ; mort qui permet le relargage de composés dans l'apoplaste permettant aux bactéries présentes dans les espaces intercellulaires de s'entourer d'un environnement riche, favorable à leur croissance (Mazurier, 2012).

Les agents nécrogènes ne sont pas des nécrotrophes ! Ils provoquent la mort des cellules hôtes mais ne se multiplient pas dans les tissus en décomposition. Certaines bactéries nécrogènes utilisent également des toxines telles que la coronatine (*Pseudomonas syringae* pv. *Tomato*, agent de la moucheture de la tomate) ou la phaseolotoxine (*Pseudomonas savastanoi* pv *phaseolicola*, agent de la graisse à halo du haricot) (Viollet, 2010). Parmi les bactéries nécrogènes se situent également des espèces appartenant au genre *Xanthomonas*, *Ralstonia* et *Erwinia amylovora*, agent du feu bactérien (Khessib et Kedjadja, 2013).

Les bactéries oncogènes, l'espèce type est *Agrobacterium tumefaciens*, responsable de la galle du collet d'un grand nombre d'espèces végétales, principalement dicotylédones. Cette bactérie est capable de modifier génétiquement les plantes qu'elle infecte. En effet, elle dispose d'un système moléculaire lui permettant de transférer un grand fragment d'ADN (appelé T-DNA, pour transfert-DNA) contenant plusieurs gènes présent sur l'un de ses plasmides (appelé plasmide Ti, pour tumor-inducing) vers l'ADN génomique de la plante (Mazurier, 2012). Ce transfert est assuré par un système de sécrétion de type IV complexe. Le TDNA originel contient des gènes codant des enzymes impliquées dans la synthèse d'auxines et de cytokinines, des hormones végétales et de substrats particuliers, les opines. L'expression de ces gènes provoque des dérèglements hormonaux dans les tissus infectés qui se mettent à proliférer pour former une tumeur. Cette tumeur constitue une niche favorable à la multiplication de la bactérie (Mazurier, 2012).

### 4-3- La phase de dispersion

Tous les moyens sont bons :

- La pluie joue un rôle très efficace dans la dispersion de bactéries présente sur les feuilles ou sur le sol (Khessib et Kedjadja, 2013).
- Les exsudations bactériennes muqueuses peuvent sécher et se transmettre par le vent (Khessib et Kedjadja, 2013).
- Les insectes pollinisateurs peuvent transmettre les bactéries quand celles-ci attaquent les fleurs (cas du feu bactérien chez les poiriers). Les insectes piqueurs jouent le rôle de vecteurs des bactéries qui vivent dans les tissus conducteurs (Khessib et Kedjadja, 2013).
- Les machines agricoles peuvent également transmettre les bactéries en remuant le sol (Khessib et Kedjadja, 2013).

### 4-4- La résistance

La résistance recouvre un ensemble de processus qui vont permettre à la plante de limiter ou d'arrêter le développement d'un agent pathogène. Ceci se manifeste dès la phase de l'infection et réduit ensuite le développement de l'agent pathogène sur la plante. L'effet de la résistance est mesurable au niveau de l'expression des symptômes ou du développement de l'épidémie (Khessib et Kedjadja, 2013).

La génétique de la résistance des plantes face aux agressions des agents pathogènes a été formalisée par Van der Planck (1963), avec deux concepts explicatifs du pouvoir pathogène : -

- La virulence : faculté du parasite d'attaquer un hôte (composante qualitative) (Giniaux et Hugues, 2011).
- L'agressivité : quantité de maladie que le parasite peut induire (composante quantitative) (Giniaux et Hugues, 2011).

A ces deux facteurs sont associés deux comportements chez l'hôte, la résistance qualitative (aussi appelée majeure ou spécifique) qui s'oppose à la virulence ; la résistance quantitative (ou partielle) qui s'oppose à l'agressivité (Giniaux et Hugues, 2011).

Donc les plantes développent deux types de résistance en réponse aux pathogènes : la résistance quantitative et la résistance spécifique (Iriti et Faoro, 2007). Ces deux types de résistance définissent l'immunité innée chez les plantes (Jones et Dangl, 2006).

#### **4-4-1- La résistance quantitative**

Le paradigme proposé sur le déclenchement de l'immunité par les PAMPs ou effecteurs des parasites a focalisé l'intérêt de la communauté scientifique sur la compréhension des mécanismes en jeu lors de la PTI et de l'ETI. Cependant d'autres stratégies de résistance sont mises en œuvre par les plantes pour bloquer l'infection. La résistance partielle, ou quantitative, consiste à réduire l'infection plus qu'à l'éradiquer (Poland et *al.*, 2009).

Cette résistance est à effet partiel et basée sur un support génétique polygénique dans la grande majorité des cas. Elle est gouvernée par plusieurs gènes dont les effets sont cumulatifs et que l'on décrit en général sous la forme de QTL (Quantitative Trait Loci), chaque QTL étant supposé contenir un gène déterminant un effet particulier sur le développement de l'agent pathogène (Inra, 2010).

Si une variété est uniquement porteuse de résistance quantitative (absence de gène de résistance spécifique), tous les individus pathogènes ont la capacité de l'infecter, mais la résistance quantitative permettra de diminuer leur agressivité (Inra, 2010). Cela se traduira chez l'agent pathogène par une perte de performance sur une ou plusieurs composantes du cycle de développement, efficacité d'infection, période de latence, sporulation (Inra, 2010).

#### 4-4-2- La résistance spécifique

Bien que la PTI soit le plus souvent suffisante pour engendrer une résistance de la plante, l'émergence de pathogènes ayant élaboré de nouvelles stratégies d'invasion a permis de supprimer ou contourner cette immunité *via* la production de molécules appelées effecteurs. Ces effecteurs sont des protéines codées par des gènes d'avirulence *avr* qui seront reconnues par les produits des gènes de résistance *R* de la plante (Dangl et Jones, 2001).

Ce modèle « gène pour gène » (Flor, 1971) provient de l'évolution des mécanismes de défense de la plante, présent dans le cas particulier d'une interaction entre un pathovar et un cultivar donnés. Ce type de résistance induite est appelé ETI (effector-triggered immunity) (Dangl et Jones, 2001).

La résistance spécifique correspond à une interaction gène pour gène entre le bioagresseur et son hôte (la plante), elle est basée sur une reconnaissance spécifique entre la plante et l'agent pathogène qui déclenche une cascade de réactions de défense et empêche ainsi l'infection de se développer. Cette résistance est de support mono-génique et son expression est de type "tout ou rien", soit nulle, soit totale, l'infection de la plante est complètement empêchée dès lors que la plante possède le gène de résistance (noté *R*) correspondant au gène d'avirulence du bioagresseur (noté *Avr*) (Inra, 2010).

La relation entre la plante et son hôte est alors dite « incompatible », la croissance du parasite et la colonisation de la plante sera arrêtée très tôt lors du processus d'infection, en particulier par le déclenchement d'une mort cellulaire très localisée, et il n'y aura donc ni développement épidémique ni dommage causé à la culture (Inra, 2010).

### 5-Exemples de maladies phytopathogènes de légumineuses

Les anomalies du phénotype par rapport à la norme attendu portent le nom de symptômes.

La pathogenèse représente l'ensemble des processus inducteurs de la maladie qui aboutissent à l'expression des symptômes. Ces derniers comportent essentiellement des changements de couleurs, des altérations d'organes, des modifications anatomiques et des altérations du métabolisme (Semal et Lepoivre, 2003).

Les maladies phytopathogènes causées par l'action d'agents pathogènes (virus, phytoplasmes, bactéries, champignons, protozoaires, les phanérogames parasites, etc...). Ces

parasites sont généralement infectieux car ils envahissent l'hôte et s'y multiplient et sont contagieux, par leur transmission d'une plante infectée à une plante saine. Les champignons sont responsables de près de la moitié des maladies connues à ce jour chez les plantes cultivées (Lepoivre, 2003).

### **5-1- La fusariose vasculaire**

Les *Fusarium* sont des champignons ubiquistes dans les sols, certains d'entre eux sont pathogènes et responsables des fusarioses vasculaires qui entraînent des pertes économiques considérables sur un grand nombre de légumineuses (Belabid et al., 2000). Les espèces de *Fusarium* provoquent des maladies qui entraînent des pertes économiquement importantes comme le flétrissement vasculaire (Fravel et al., 2003). Le *Fusarium oxysporum* est capable de survivre pendant plusieurs années dans les conditions les plus défavorables, en absence de plante hôte (Kommedhal et al., 1970).

#### **5-1-1- Taxonomie**

Le *Fusarium oxysporum* appartient aux Hyphomycètes (champignons imparfaits), La forme imparfaite (anamorphe) est caractérisée par un mycélium septé. Les conidies sont hyalines généralement unicellulaires sur des conidiophores libres (Lepoivre, 2003 ; Benfreha, 2008).

#### **5-1-2- Présentation de la maladie**

La fusariose est répandue presque dans toutes les régions de culture du pois chiche, et provoque des pertes de rendement qui peuvent atteindre les 100% (Landa et al., 2004), elle peut être aussi l'un des facteurs limitant majeur de la productivité du pois chiche (Haware et al., 1996). La fusariose du pois-chiche est surtout présente dans les sols lourds et les sols mal drainés des terres de basse altitude (Anonyme 2, 2011).

La maladie se manifeste par un flétrissement, partiel ou total, suivi d'un jaunissement et d'un dessèchement de la plante. Lorsque le pied de la tige est sectionné, on observe un brunissement au niveau des vaisseaux attaqués (Nasraoui, 2000). Les gousses des plantes du pois chiche malades apparaissent normales, mais les graines sont généralement plus petites, froissées et décolorées (Pande et al., 2007). Selon le type de symptômes, deux pathotypes sont décrits chez le *F. oxysporum*. Le premier pathotype est responsable d'un jaunissement foliaire progressif avec un brunissement des tissus vasculaires et une mort tardive des plants. Le deuxième pathotype est responsable du flétrissement en induisant une chlorose sévère et rapide

avec un brunissement des tissus vasculaires et une mort précoce des plants (Trapéro-Casas et JiménezDíaz, 1985).

Les plantes peuvent être infectées à travers les racines par les blessures ou au moment de la formation des racines latérales (Agrios, 1988). Le mycélium peut se développer dans l'espace intercellulaire des racines pour atteindre les tissus vasculaires. En se développant, le mycélium produit les microconidies. La prolifération de la croissance mycélienne dans les vaisseaux conducteurs provoque le flétrissement et la mort de la plante (Klein et Correll, 2001).



**Figure 21 :** Symptômes de la fusariose vasculaire du pois chiche. (A) Symptômes de jaunissement et flétrissement du plant entier ; (B) Symptômes sur le collet montrant un brunissement en coupe longitudinale (Cunnington, 2009).

### 5-1-3- Méthodes de lutte

Les fongicides appliqués en pulvérisation ou en saupoudrage sur les plantes sont utilisés pour lutter contre les maladies fongiques. L'application de fongicides selon la famille chimique peut être préventive ou curative. Les fongicides sont également utilisés en traitement des semences et en traitement du sol. Leur inconvénient reste cependant la possibilité de développer des souches fongiques résistantes. Les matières actives les plus couramment utilisées en traitement de semences sont : *Carbendazime*, *Carboxine*, *Thirame* et ceux utilisées contre les maladies foliaires sont : *Carbendazime*, *Thiophanate-méthyl* (Nasraoui, 2008).

La lutte biologique contre les agents pathogènes des plantes est définie comme l'utilisation de processus biologiques pour diminuer la densité d'inoculum des agents pathogènes dans but de réduire leur capacité à induire la maladie. La lutte biologique peut être conduite de manière directe ou indirecte. Les stratégies indirectes comportent, par exemple, l'utilisation

d'amendements du sol de façon à augmenter la population d'antagonistes microbiens contre un agent pathogène spécifique (Lydie, 2010).

La résistance du pois chiche vis-à-vis des attaques pathogéniques par le contrôle biologique peut faire appel à des microorganismes antagonistes tels que les bactéries du genre *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Rhizobium* ou à des champignons antagonistes, cas de quelques espèces du genre *Trichoderma*. Les agents de lutte biologique vont permettre d'induire une résistance chez la plante à travers l'accumulation des composés phénoliques et de phytoalexines et l'activation de ces mécanismes de défense (Chérif et al., 2007).

## 5-2-La graisse bactérienne

Les graisses bactériennes sont des maladies importantes des haricots à gousses comestibles. En 1987, par exemple, les productions commerciales de haricots verts et jaunes au Manitoba ont subi des pertes de près de 70 %. Il arrive parfois que les haricots secs comestibles soient aussi touchés par ces maladies. La brûlure bactérienne et la tache aréolée affectent les haricots et certaines autres légumineuses, alors que l'agent pathogène de la tache brune a une large gamme d'hôtes répartis entre plusieurs familles végétales (Guy et al., 1994).

### 5-2-1- Agents pathogènes

- Brûlure bactérienne : *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* (Guy et al., 1994).
- Tache aréolée : *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (syn. *Xanthomonas phaseoli*, syn. *Xanthomonas phaseoli* var. *fuscans*) (Guy et al., 1994).

Le *Pseudomonas syringae* pv. *Syringae* est semblable au *Pseudomonas syringae* pv. *Phaseolicola*. Cependant, le premier a une plus large gamme d'hôtes et produit une bactériocine connue sous le nom de syringacine, alors que le second ne métabolise pas le mannitol, l'inositol, le sorbitol et l'érythritol, et produit la toxine phaséolotoxine. *Pseudomonas syringae* pv. *Phaseolicola* est une bactérie Gram négatif, aérobie, en forme de bâtonnet qui mesure 0,5 à 1,0 sur 1,5 à 4,0  $\mu\text{m}$ , et qui se meut grâce à un flagelle polaire. Dans les milieux carencés en fer, elle produit un pigment vert fluorescent et diffusible (Guy et al., 1994).

Le *Xanthomonas campestris* pv. *Phaseoli* est une bactérie Gram négatif, aérobie, en forme de bâtonnet droit qui mesure 0,4 à 0,7 sur 0,7 à 1,8  $\mu\text{m}$ , et se meut grâce à un flagelle polaire unique. Sur milieu gélosé, les colonies apparaissent muqueuses, convexes, jaunes et brillantes. La couleur jaune dérive de pigments de xanthomonadine liés à la membrane et insolubles dans l'eau. (Guy et al., 1994).

### 5-2-2- Présentation de la maladie

Ces maladies sont difficiles à distinguer les unes des autres au champ. Les agents responsables de la maladie doivent être isolés et identifiés en laboratoire. La tache brune bactérienne est caractérisée par l'apparition de lésions foliaires circulaires, brunes, nécrotiques, et qui sont souvent entourées d'un liseré jaune brillant (Guy et *al.*, 1994). Les lésions peuvent tomber, ce qui donne aux feuilles une apparence criblée. L'apparition de taches d'aspect graisseux sur les feuilles est rare, mais elles peuvent apparaître sur la tige et les gousses. Sur les gousses, les lésions apparaissent d'abord sous forme de taches d'aspect graisseux qui brunissent par la suite. Les gousses infectées peuvent s'enrouler ou se courber au niveau des taches. Sur les feuilles, les premiers symptômes de la tache aréolée apparaissent sous forme de taches d'aspect graisseux qui s'agrandissent graduellement et qui deviennent flasques. Les taches au contour irrégulier brunissent et sont souvent entourées d'un étroit liseré jaune. À mesure que les taches s'agrandissent et s'unissent, les feuilles deviennent nécrosées et semblent brûlées. Sur les gousses, les taches sont circulaires et apparaissent d'abord graisseuses et grises. Plus tard, elles deviennent légèrement déprimées et virent au brun rougeâtre foncé. Les graines infectées sont parfois ridées et leur germination de même que leur vigueur sont faibles (Guy et *al.*, 1994). Un dépôt bactérien jaune brillant est parfois visible sur les gousses et les graines. Les premiers symptômes de la brûlure bactérienne apparaissent sur la face inférieure des feuilles sous forme de petites taches d'aspect graisseux qui deviennent nécrotiques et entourées d'une zone de tissu jaune verdâtre. Lors d'infections graves, les plantes développent une chlorose systémique généralisée. Les bactéries situées dans les cavités sous-stomatiques produisent un épanchement qui donne aux lésions une apparence graisseuse et translucide. Sur les gousses, les taches sont généralement rouges ou brunes, ou parfois vertes. Elles paraissent translucides et ont, en surface, un dépôt bactérien blanc et croustillant. Les graines infectées peuvent ne présenter aucun symptôme, ou être ridées et avoir une germination et une vigueur faibles, La nodulation des racines est réduite (Guy et *al.*, 1994).



**Figure 22** : Symptômes de *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* sur feuille et gousse de haricot [3].

### 5-2-3- Méthodes de lutte

On peut produire de la semence exempte d'organismes pathogènes grâce à un programme de prévention et de certification phytosanitaires comme celui qui est appliqué au haricot blanc en Ontario et à plusieurs sortes de haricots aux États-Unis. La rotation des cultures, l'enfouissement des débris de culture et le nettoyage des équipements sont d'égale importance parce que les bactéries peuvent passer l'hiver dans les résidus de culture, dans le sol ou sur la machinerie. La circulation des personnes, des animaux et de la machinerie dans les champs doit être restreinte afin de réduire la transmission des bactéries (Guy et *al.*, 1994).

Le traitement des semences et la pulvérisation foliaire de bactéricides à base de cuivre ou d'antibiotiques peuvent aider à réduire la maladie, mais n'assurent pas toujours un niveau élevé de répression (Guy et *al.*, 1994).

---

## **CONCLUSION**

---

## **Conclusion**

Dans cette étude nous avons essayé d'étudier les différents types d'interactions microbiennes avec les plantes légumineuses. Ces interactions peuvent être bénéfiques en affectant positivement la qualité du sol et la croissance des plantes, mais aussi peuvent les affecter négativement par la provocation de diverses maladies.

Parmi les interactions positives, il y a la symbiose des plantes légumineuses avec les rhizobia à bénéfices réciproques. Cette relation se manifeste par un processus de développement appelée nodulation qui se manifeste par la formation des nodules sièges de la fixation biologique de l'azote. Il y a également la symbiose associative qui est également une interaction à bénéfices réciproques entre les deux partenaires. Elle est habituellement considérée comme une interaction facultative, à large spectre d'hôte, et avec peu ou pas de différenciation des partenaires. L'exemple le mieux connu est celui des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes (PGPR) qui peuvent améliorer la croissance des plantes auxquelles elles sont associées. De même il y'a les mycorhizes qui se définissent comme des liens permanents qui impliquent des échanges à bénéfices réciproques avec les racines des légumineuses, elles favorisent l'absorption des éléments minéraux de la mycorrhizosphère et améliorent ainsi la nutrition de la plupart des espèces végétales. La symbiose mycorhizienne est donc un phénomène général chez les plantes où elle est divisée en trois types les ectomycorhizes, endomycorhizes et les ectendomycorhizes.

Les microorganismes peuvent être aussi néfastes pour les plantes et cherchent à se développer en parasite, aux dépens de la plante. Ils affectent leur croissance et leur reproduction de manière plus ou moins importante, ces microorganismes pathogènes se distinguent par leur capacité à provoquer l'apparition de symptômes associés au développement de diverses maladies comme le flétrissement du pois, l'anthracnose de la fève...etc.

La compréhension des interactions qui associent les plantes et les microorganismes du sol est une étape incontournable pour une gestion durable de nos écosystèmes notamment en agriculture.

A la lumière de ce qui a été évoqué, Il est préférable d'améliorer ce travail par :

- Elargir l'étude des microsymbiotes associés aux plantes légumineuses de l'Algérie.
- Elargir l'étude sur l'amélioration de la qualité des plantes par les PGPR.
- Etudier les espèces pathogènes pour mieux gérer une protection phytosanitaire des plantes légumineuses importantes sur le plan agricole et économique

---

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

---

A

**Abdesslam N., Latache N., 2017.** -Identification et caractérisation des bactéries isolées à partir de différents sols. Mémoire de master. Université Abo baker belgayed. Tlemcen. Algérie.

**Agrios G.N., 1988.** -Plant pathology. Third edition. San Diego (CA): Academic Press, Inc. 803p.

**Ahmad I., Pichtel J., Hayat S., 2008.** -*Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth*. Weinheim: WILEY-VCH Verlag GmbH & Co.

**Ahmad M., Kibret., M., 2013.** -Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. J King Saud Univer-Scien 26(01): 1-20.

**Akiyama K., Hayashi H., 2006.** -Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. Annals of Botany (London), 97 (6): 925-931.

**Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H., 2005.** -Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. Nature 435, 824–827.

**Allen EK., Allen ON., 1981.** -The leguminosae: A source book of characteristics, uses and nodulation. Madison. University of Wisconsin press.

**Alguacil M., Caravaca F., Roldán A., 2005.** -Changes in rhizosphere microbial activity mediated by native or allochthonous AM fungi in the reforestation of a Mediterranean degraded environment. Biol Fertil Soils 41: 59-68.

**Antoun H., Prévost D., 2005.** -Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. Z. A.Siddiqui (ed.), PGPR: Biocontrol and Biofertilization. p 1–38.

**Anonyme 2., 2011.** -Lutte biologique contre la fusariose vasculaire du pois-chiche. Agropedia.<<<http://agropedia.iitk.ac.in/content/lutte-biologique-contre-la-fusariosevasculaire-du-pois-chiche>>>.

**Aurelie., Faugier., 2010.** -Diversité bactérienne des sols : accès aux populations à effectifs monitaires « the rare biosphere ». Sciences du Vivant.Ecole Centrale de Lyon. France.

**B**

**Barton L.E., Northup D.E., 2011.** -Microbial Ecology. Canada: John Wiley & Sons.p189.

**Baca B.E., Elmerich C., 2007.** -Microbial Production of Plant Hormones. In: Elmerich C., Newton W.E. (Eds). Associative and Endophytic Nitrogen-fixing Bacteria and Cyanobacterial Associations, Springer, Netherlands. pp. 113-143.

**Babalola O.O., 2010.** -Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol Lett* 32:1559–1570.

**Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M., 2006.** -The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plnt Biol*,57: 233-266.

**Barrett L.G., Kniskern J.M., Bodenhausen N., Zhang W., Bergelson J. 2009.** -Continua of specificity and virulence in plant host-pathogen interactions: causes and consequences. *New Phytologist* 183, 513-29.

**Bélangier E., 1998.** -Purification et caractérisation des facteurs de nodulation de *Rhizobium sp.* (*Oxytropis Arctobla*) souche N33. Mémoire pour l'obtention du grade de maître des sciences. Université de Laval.

**Besserer A., Puech-Pagès V., Kiefer P., Gomez-Roldan V., Jauneau A., Roy S., Portais J.C., Roux C., Bécard G., Séjalon-Delmas N., 2006.** -Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biol* 4, e226.

**Bennett M., Onnebo SM., Azevedo C., Saiardi A., 2006.** -Inositol pyrophosphates: metabolism and signaling. *Cell Mol Life Sci* 63(5):552-64.

**Benmati M., 2014.** -PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Def.) : Aspects moléculaires et génétiques. Thèse de doctorat. Université mentouri. Contantine. Algérie. p19.

**Beneduzi A., Ambrosini A., Passaglia Luciane M.P., 2012.** -Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet Mol Biol*, 35(4 Suppl): 1044-1051.

**Bélangier P.A., Bissonnette C., Bernèche-D'Amours A., Bellengerb J.P., Roy S., 2011.** - Assessing the adaptability of the actinorhizal symbiosis in the face of environmental change. *Environmental and Experimental Botany*.74: 98– 105.

**Benjida H., Aouadi S., 2019.** -Effet promoteur des bactéries PGPR sur la croissance de la fève (*vicia faba L*). Mémoire de master. Université echahid hamma lakhder. El'oued. Algérie.

**Beauchamp C., 1993.** -Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection*, 74 (1), 19–27. <https://doi.org/10.7202/706033ar>.

**Belabid L., Fortas Z., Dalli D., Khiare M., Amdjad D., 2000.** -Flétrissement et pourriture racinaire de la lentille dans le nord-ouest Algérien. , *Phytopathologie*, Institut d'agronomie, BP 763, Mascara, 29000 Algérie. Cahiers Agricultures.

**Benferha M., 2008.** -Caractérisation biologique et génétique du *Fusarium oxysporum .f.sp.ciceri* agent du flétrissement chez le pois chiche (*Cicer arietinum L.*), par la compatibilité végétative et le test de sa sensibilité aux triazoles. Mémoire de Magister, Université d'Oron.

**Belaid N., Cherifi M., Tebani L. 2013.** -Etude de la production de l'acide-3-indole acétique et de l'activité antifongique d'une souche de *Pseudomonas fluorescens* isolée à partir de la rhizosphère du blé de la wilaya de Guelma, 1p. n

**Benahmed Amira., 2010.** -Rôle et influence des exopolysaccharides bactériens sur la nodulation de la légumineuse *Hedysarum coronarium*.Mémoire de Magister. Université Mentouri. Constantine.Algérie. 128p.

**Berrada H., Benbrahim K., 2014.** -Taxonomy of the Rhizobia: Current Perspectives. *British Microbiology Research Journal* 4(6): 616-639.

**Bohlool BB., Ladha JK., Garrity DP., George T., 1992.** -Biological nitrogen fixation for sustainab.

**Boivin-Masson C., Bontemps C., Golfier G., Gris-Liebe C., Talini L., 2006.** -Détection et typage du gène nodC à l'aide de biopuces à ADN: perspectives pour l'étude de la diversité et de l'écologie moléculaire des rhizobia. Les Actes du BRG.

**Botineau M., 2010.** -*Botanique systématique et appliquée des plantes à fleurs*. Tec & doc.Paris : Lavoisier. p598.

**Bouchet P.H., Guignard J. I., Villard J., 2005.** -Les champignons, Mycologie fondamentale et appliquée. 2 ème éd. Paris: Masson. P 194.

**Bonfante P., Genre A., 2010.** -Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. Nature communications. Vol 1(4), 48p.

**Bouwmeester H.J., Matusova R., Zhongkui S., Beale., M.H., 2003.** -Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. Current Opinion in Plant Biology, 6 (4): 358-364.

**Bonfante P., Requena N., 2011.** -Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. Current Opinion in Plant Biology. 14, 451–457.

**Bouazza M., 2016.** -Les symbioses mycorhiziennes et leur importance dans la réhabilitation des sols dégradés. Thèse de doctorat. Université Ahmed ben bela. Oran. Algérie. 26p.

**Boller T., Felix., G. 2009.** -A Renaissance of Elicitors: Perception of Microbe-Associated Molecular Patterns and Danger Signals by Pattern-Recognition Receptors. Annu. Rev. Plant Biol. 60, 379–406.

**Bruneau Anne., Doyle Jeff J., Herendeen Patrick., Hughes Colin E., Kenicer Greg., Lewis Gwilym., Mackinder Barbara., Pennington R Toby., Sanderson Michael J., Wojciechowski Martin F., Koenen Erik., 2013.** -Legume phylogeny and classification in the 21<sup>st</sup> century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. Taxon: 62(2):217-248.

**Brewin N.J., Downie J.A., Young J.P., 1992.** -Nodule formation legumes. Encyclopedia of microbiology, M.R Josha Lederberg. Rockefeller University New York.

**Broughton WJ., Perret X., 1999.** -Genealogy of legume-rhizobium symbioses. Current Opinion in Plant Biology.

**Broughton W. J., Jabbouri S., Perret X., 2000.** - Keys to Symbiotic Harmony” Journal of Bacteriology. 182(20): 5641-5652.

**Brencic A., Winans SC., 2005.** -Detection of and response to signals involved in host-microbe interactions by plant-associated bacteria. *Microbiol Mol Biol Rev.* 69:155–194.

**Bradley D.J., Kjellbom P., Lamb C.J., 1992.** -Elicitor- and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant cell wall protein: A novel, rapid defense response. *Cell* 70, 21–30.

## C

**Cazaux M., 2009.** -Etude de la résistance de la légumineuse modèle *Medicago truncatula* à *Colletotrichum trifolii*, agent de l'antracnose. Doctorat de L'Université de TOULOUSE. 167p.

**Catanzariti AM., Dodds PN., Ellis JG., 2007.** -Avirulence proteins from haustoria-forming pathogens. *FEMS Microbiology Letters* : 181-188.

**Campbell R., Greaves M. P., 1990.** -Anatomy and community structure of the rhizosphere. In the rhizosphere. Lynch I. M. (Eds). *Wiley Series in Ecological and Applied Microbiology.* 11-34p.

**Cervantes E., Sharma SB., Mallet F., Vase J., Truchet G., Rosenberg C., 1989.** -The *Rhizobium Meliloti* host range nodQ gene encodes a protein which shares homology with translation elongation and initiation factors. *Mol. Microbiol.* 3:745-755.

**Chabbi R., 2010.** -Caractérisation des bactéries isolées à partir du genre *Trigonella* (légumineuses) poussant dans différents écosystèmes de l'Est algérien. Mémoire de Magister. Université Mentouri .Constantine. Algérie.p.126.

**Chianu J.N., Nkonya E.M., Mairura F.S., Chianu J.N., Akinnifesi F.K. 2011.** -Biological nitrogen fixation and socioeconomic factors for legume production in sub-Saharan Africa: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31: 139-154.

**Cherif H., 2014.** -Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus sp.* et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de doctorat. Université ferhat abbas. Sétif. Algérie. p20-21.

**Charest MH., Beauchamp CJ., Antoun H., 2005.** -Effects of the humic substances of deinking paper sludge on the antagonism between two compost bacteria and *pythium ultimum*. *FEMS Microbiology Ecology*.52: 219-227.

**Chérif M., Arfaoui A., Rhaim A., 2007.** -Phenolic compound and their rol in Biocontrol and resistance of chickpea to fungal pathogenic attacks. *Tunisian Journal of Plant protection*. 2(1), pp: 7-21.

**Cheval Cécilia., 2013.** - Contribution d'une "Calmodulin-like protein" CML9, et d'un facteur de transcription de type GARP PRR2, à la mise en place des réactions de défense chez *Arabidopsis thaliana*. Thèse de doctorat. Université Toulouse 3. Paris. France.

**Cleland E.E., Harpole W.S., 2010.** -Nitrogenenrichment and plant communities. *Ann N Y AcadSci*.

**Clementine Lepinay., 2013.** -Etude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes au sein de la rhizosphère, sous un aspect couts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, France.

**Coba De Le Pena T., Fedorova E., Pueyo J.J., Lucas M.M., 2018.** -Frontiers in Plant Science.

**Cooper JE., 2004.** -Multiple responses of rhizobia to flavonoids during legume root infection. *Advances in Botanical Research: Incorporating Advances in Plant Pathology*. 41: 1–62.

**Corbaz R., 1990.** -Principe de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes. *Presse polytechniques et universitaires romandes*.

**Coineau Yves., 1995.** -Le sol: un milieu de vie. Fondation pour la nature et l'homme Repères pour l'éducation à l'environnement.2, 02p.

**Conrath U., Pieterse C.M.J., Mauch-Mani B., 2002.** -Priming in plant–pathogen interactions. *Trends Plant Sci*. 7, 210–216.

**Cregut M., 2009.** -Caractérisation de la communauté bactérienne impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge. Ecole Doctorale RP2E UMR INPL(ENSAIA)-INRA 1121 Agronomie et Environnement. 293p.

**Crossman LC., 2004.** -Plasmid replicons of *Rhizobium*. Biochemical Society Transactions. Volume 33, part 1.

**Cunnington J., Lindbeck K., Rodney H., Jones., 2009.** -Diagnostic methods for *Fusarium* wilt of chickpea (*Fusarium oxysporum f. sp. ciceris*) Padil .Plant biosecurity Toolbox. pp: 1-22.

**Curtis T.P., Sloan W.T., Scannell J.W., 2002.** -Estimating prokaryotic diversity and its limits. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 6(99): 10494-10499.

## D

**Davet P., 1996.** -Vie microbienne du sol et production végétale. INRA ed. 383 p.

**Dangl JL., Jones JD., 2001.** -Plant pathogens and integrated defence response to infection. Nature, 411: 826-833.

**Dénarié J., Debelle F., Prome JC., 1996.** -*Rhizobium* lipo-oligosaccharide nodulation factors: signalling molecules mediating recognition and morphogenesis. Annual Review of Biochemistry. **65**: 503–535.

**Debellé F., Sharma SB., 1986a.** -Nucleotide sequence of *Rhizobium meliloti* RCR2011 genes involved in host specificity of nodulation. Nucleic Acids Res. 14:7453-7472.

**Dekkiche Samia., 2018.** -Diversités taxonomique et moléculaire des rhizobiums nodulant le pois chiche (*Cicer arietinum*L.), dans l'Est Algérien. Thèse de doctorat : Biochimie et Microbiologie Appliquée. Constantine : Université Mentouri.

**Dénarié J.,** -Texte de la 8ème conférence de l'Université de tous les savoirs réalisée le 8 janvier 2000.

**Dexheimer J., 1997.** -Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plant-hôte. Rev. Forest. F, 49 : 43-56.

**Debbi A., Guerrouche I., 2019.** -Contribution à l'étude des statuts mycorrhiziens de quelques plantes de Fabaceae de la région de M'sila (Algérie).Mémoire de master. Université Mohamed Boudiaf. M'sila.Algérie.5p.

**Dey R., Pal K.K., Bhatt D.M., Chauhan S.M., 2004.** -Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbio.Res.* 159: 371-394.

**Deubel A., Merbach W., 2005.** -Influence of Microorganisms on Phosphorus Bioavailability in Soils. In: F.Buscot and A. Varma (eds.), *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, Germany.p.62.

**De Lorenzo., G., Ferrari., S., 2002.** -Polygalacturonase-inhibiting proteins in defense against phytopathogenic fungi. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5, 295–299.

**Dhane Fitouri S., 2011.** -Diversités phénotypique et moléculaire des microsymbiotes du *sulla* du nord (*hedysarum coronarium* L.) et sélection de souches Rhizobiales efficaces. Thèse de doctorat en sciences agronomiques. Institut national agronomique, Tunisi.

**D’Haeze W., Holsters M., 2002.** -Nod factor structures, responses, and perception during initiation of nodule development. *Glycobiology.* 12: 79R–105R.

**Dixon RA., Achnine L., Kota P., Liu C-H., Srinivasa Reddy MS., Wang L., 2002.** -The phenyl propanoid pathway and plant defense, a genomics perspective. *Molecular Plant Pathology.* 3: 371- 390.

**Djigal Djibri., 2003.** -Interactions entre la communauté microbienne du sol (bactéries et champignons mycorhiziens) et les nématodes bactéricivores: effet sur la nutrition minérale et la croissance de différentes plantes. Diplôme de docteur de 3ème cycle. Université cheikhanta diop, dakar. PP.68.

**Doyle JJ., Lucknow MA., 2003.** -The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiol:* 131: 900-910.

**Dommergues Y., Mangenot F., 1970.** – Ecologie microbienne du sol. Masson. Paris.

**Dupuy Y., Nougier P., 2005.** -Les microorganismes, du gène à la biosphère. Edition Ellipses. Paris.

**Duponnois R., Bâ A.M., Prin Y., Baudoin E., Galiana A., Dreyfus B., 2013.** -Les champignons mycorhiziens : une composante majeure dans les processus biologiques régissant la stabilité et la productivité des écosystèmes forestiers tropicaux. Marseille : IRD. P 421-440.

**Duponnois R., Cadet P., 1994.** -Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N<sub>2</sub> fixation of *Acacia seyal*. *Afro Asian Journal of Nematology* 4 :228-233.

**Duhoux E., Nicole M., 2004.** -Atlas de Biologie végétale : associations et interactions chez les plantes. Paris: Dunod. 166.

**Durrant W.E., Dong X., 2004.** -SYSTEMIC ACQUIRED RESISTANCE. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42, 185–209.

**Dwivedi S.L., Sahrawat K.L., Upadhyaya H.D., Mengoni A., Galardini M., Bazzicalupo M., Biondi E.G., Hungria M., Kaschk G., Blair M.W., Ortiz R., 2015.** -Chapter one-advances in host plant and rhizobium genomics to enhance symbiotic nitrogen fixation in grain legumes. *Advances in Agronomy* 129: 1-116.

## E

**Earl CD., Ronson CW., Ausubel FM., 1987.** -Genetic and structural analysis of the *Rhizobium meliloti* fixA, fixB, fixC, and fixX genes. *J Bacteriol.* 169:1127–1136.

**Ellis JG., Dodds PN., Lawrence GJ., 2007.** -The role of secreted proteins in diseases of plants caused by rust, powdery mildew and smut fungi. *Cur Opin Microbiol* : 326-331.

**Emile Duhoux., Michel Nicole., 2004.** -Biologie végétale : association et interactions chez les plantes. Atlas.p4-6.

**Espinosa A., Alfano JR., 2004.** -Disabling surveillance: bacterial type III secretion system effectors that suppress innate immunity. *Cellular Microbiol* : 1027-1040.

## F

**Fankem H. D., Nwaga A., Deubel L., Dieng W., Merbach., Etoa F. X., 2006.** -Occurrence and functioning of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm tree (*Elaeis guineensis*) rhizosphere in Cameroon. *African J. Biotech.* 5:2450-2460 .

**Figueiredo VB., HA. Burity., CR. Martinez., CP. Chanway., 2008.** -Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. *Appl. Soil Ecol.* 40:182–188.

**Flor HH., 1955.** -Host-parasite interaction in flax rust: its genetics and other implications. *Phytopathol* 45: 680-685.

**Fortin J. A., Plenchette C., Piché Y., 2016.** -*Les mycorhizes. L'essor de la nouvelle révolution verte.* 2<sup>ème</sup> éd. Québec : Quae. P 10.

**Fravel D., Olivain C., Alabouvette C., 2003.** -*Fusarium oxysporum* its biocontrol. *New Phytologist.* 157, pp: 493-502.

**Frank B., 1889.** -Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 7 : 332–346.

**Fujishige N.A., Kapadia N.N., De Hoff P.L., Hirsch A.M., 2006.** -Investigations of *Rhizobium* biofilm formation. *FEMS Microbiology Ecology* 56(2): 195-206

## G

**Garbaye J., 2013.** -La symbiose mycorhizienne, une association entre les plantes et les champignons. Paris : Quae. P 280.

**García Lucas J.A., Schloter M., Durkaya T., Hartmann A., Gutierrez-Maero F.J., 2003.** - Colonization of pepper roots by a plant growth promoting *Pseudomonas fluorescens* strain. *Biol Fertil Soils* 37(6): 381-385.

**Garcia-Brugger A., Lamotte O., Vandelle E., Bourque S., Lecourieux D., Poinssot B., Wendehenne D., Pugin A., 2006.** -Early signaling events induced by elicitors of plant defenses. *Mol Plant-Microbe Interact.* 19 (7): 711-724.

**Geurts R., Fedorova E., Bisseling T., 2005.** -Nod factor signaling genes and their function in the early stages of *Rhizobium* infection. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 8: 346-352.

**Genre A., Chabaud M., Balzergue C., Puech-Pagès V., Novero M., Rey T., Fournier J., Rochange S., Bécard G., Bonfante P., 2013.** -Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca<sup>2+</sup> spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist.* 198, 190–202.

**George E., Romheld V., Marschner H., 1994.** -Contribution of mycorrhizal fungi to micronutrient uptake by plants. In *Biochemistry of Metal Micronutrients in the Rhizosphere* (eds) J.A. Monthey, D.E Crowley and D.G. Luster pp93-109. Boca raton FL CRC Press.

**Gerretsen F. C., 1948.** -The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant.

**Gharzouli., Razika., 2006.** -Influence d'agents mutagènes, les rayons Ultra-violet, sur la nodulation et les caractères phénotypiques de quelques espèces de *Rhizobium* sp. Mémoire de Master en Génétique Moléculaire. Université Mentouri. Constantine. Algérie. p128.

**Gianinazzi-Pearson V., 1996.** -Plant Cell Responses to Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Getting to the Roots of the Symbiosis. *The Plant Cell*, 8 (10): 1871-1883.

**Gianinazzi-Pearson V., 1982.** -Physiologie des endomycorhizes et perspectives offertes par leur utilisation. *Compte Rendu de l'Académie Agricole de France* 68:380-389.

**Gibson F., Magrath D. J., 1969.** -*Biochim. Biophys. Acta* 192, 175–187.

**Giniaux J., Hugues M., 2011.** -Les mécanismes de défenses indirectes chez les plantes. Université de Strasbourg. 24p.

**Glick BR., Todorovic B., Czarny J., Cheng Z., Duan J., al., 2007.** -Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit Rev Plant Sci* 26: 227-242.

**Glick BR., 2012.** -Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. Hindawi Publishing Corporation, Scientifica, Waterloo.

**Glick BR., Bashan Y., 1997.** -Genetic manipulation of plant growth-promoting bacteria to enhance biocontrol of phyto-pathogens. *Biotechnol. Adv.* 15:353-378.

**Gough C., Cullimore J., 2011.** -Lipo-chitooligosaccharide signaling in endosymbiotic plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 24, 867–878.

**Gobat JM., Aragno M., Matthey W., 2003.** -Le sol vivant : Bases de pédologie, Biologie des sols. Presses polytechniques et universitaires romandes (Ed) p : 528.

**Govind Gupta., Shailendra Singh Parihar., Narendra Kumar Ahirwar., Sunil Kumar Snehi., Vinod Singh., 2015.** -Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture, *MicrobBiochemTechnol*, 7:2.

**Goldstein A.H., 1995.** -Recent progress in understanding the molecular genetics and biochemistry of calcium phosphate solubilization by Gram-negative bacteria. *Biology, Agriculture and Horticulture* 12:185-193.

**Gohre V., Robatzek S. 2008.** -Breaking the barriers: microbial effector molecules subvert plant immunity. *Annu Rev Phytopathol* : 189-215.

**Graham JH., 2001.** -What do root pathogens see in mycorrhizas. *New Phytol* 149:357–359.

**Gray E.J., Smith D.L., 2005.** -Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biol Biochem* 37(3): 395-412.

**Guan D., Stacey N., Liu C., Wen J., Mysore K.S., Jerez I.T., Vernié T., Tadege M., Zhou C., Wang Z., Udvardi M.K., Oldroyd G.E.D., Murray J.D., 2013.** -Rhizobial Infection Is Associated with the Development of Peripheral Vasculature in Nodules of *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*.162 (1): 107–115

**Guissou T., Moustapha A., Plenchette C., Guinko S., Duponnois R., 2001.** -Effets des mycorhizes à arbuscules sur la tolérance à un stress hydrique de quatre arbres fruitiers. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 12(2) : 121-7.

**Gupta G., Singh Parihar S., Kumar Ahirwar N., Kumar Snehi S., Singh V., 2015.** -Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture. *J Microb Biochem Technol*. Volume 7(2), 96-102.

**Guy B., Claude R., Canadian Phytopathological Society., Société canadienne de phytopathologie., Société d'entomologie du Canada., 1994.** –Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada : un traité pratique illustré. Société canadienne de phytopathologie.

## H

**Hamza N., 2014.** -Application des mycorhizes arbusculaires en culture maraichère cas de la pastèque (*Citrullus lanatus*). Mémoire de magister. Université Ferhat Abbas. Sétif 1. Algérie.

**Hart MM., Reader RJ., Klironomos JN., 2003.** -Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends Ecol. Evol* 18:418-423.

**Haas D., Défago G., 2005.** -Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Natra. Rev. Microb.* 1129.

**Han J., Sun L., Dong X., Cai Z., Sun X., Yang H., Wang Y., Song W., 2005.** - Characterization of a novel plant growth-promoting bacteria strain *Delftia tsuruhatensis* HR4 both as a diazotroph and a potential biocontrol agent against various plant pathogens. *Syst Appl Microbiol* 28(1):66–76.

**Harman G. E., Shores M., 2007.** -The Mechanisms and Applications of Symbiotic Opportunistic Plant Symbionts. P.131-155. *In* Vurro M. and Gressel J. (eds.), *Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management.*

**Hamdi L., Mehaouat N., 2018.** -Effet promoteur des bactéries PGPR sur la croissance de la fève (*vicia faba*). Mémoire de master. Université Echahid Hamma Lakhder. El'oued. Algérie.

**Haware M. P., Nene Y.L., Natarajan M., 1996.** -Survival of *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* in soil in the absence of chickpea. *Phytopathologia Mediterranea*. pp: 35-9-12.

**Hahn, M.G. 1996.** -Microbial Elicitors And Their Receptors In Plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34, 387–412.

**Hervé Begue., 2018.** - Etude du rôle de la protéine CDC48 dans l'immunité des plantes. Thèse de doctorat. Université Bourgogne Franche-Comté. Dijon. France.

**Heath M.C. 2000.** -Hypersensitive response-related death. In *Programmed Cell Death in Higher Plants*, E. Lam, H. Fukuda, and J. Greenberg, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 77–90.

**Hirsch AM., 1992.** -Developmental biology of legume nodulation. *New Phytol.* 122: 211–237.

**Hinsinger P., 2001.** -Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review. *Plant Soil* 237: 173–195.

**Hirsch P.R., T.H. Mauchline. 2012.** -'Who's Who in the Plant Root Microbiome?', *Nat Biotechnol* Vol. 30, No. 10, 961-2, 2012.

**Hopkins W.G., 2003.** -Physiologie végétale. Université des Sciences et Technologie de Lille. Edition de boeck.p99-120.

**Horvath B., Kondorosi E., John M., Schmidt J., Torok I., Gyorgypa LZ., Barabas I., Wieneke U., Schell J., Kon- dorosi A., 1986.** -Organization, structure and symbiotic function of *Rhizobium-meliloti* nodulation genes determining host specificity for alfalfa. Cell. 46: 335-344.

**Hoft M., Vos P., 2006.** -Plant pathogenic *Peusomonas* species.Dans Plant Association Bacteria PART 3.Springer, Pays-Bas. 507-533.

**Hoher V., Gherbi H., Svistoonoff S., 2010.** -Les arbres actinorhiziens de la famille des Casuarinaceae : utilisations et étude de la plasticité racinaire face aux contraintes abiotiques. 73-78.

**Holford JCR., 1997.** -Soil phosphorus: its measurement, and Its uptake by plants. Aust J SoilRes 35:227-239.

**Hofius D., Tsitsigiannis DI., Jones JDG., Mundy J., 2007.** -Inducible cell death in plant immunity. *Semin Cancer Biol.* 17 (2): 166-187.

**Horner-Devine M.C., Leibold M.A., Smith V.H., Bohannan B.J.M., (2003).** -Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecology Letters* 6(7): 613-622.

**Huang X. F., Chaparro J.M., Reardon K. F., Zhang R., Shen Q., Vivanco J. M., 2014.** - Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities, *The Microbiota of Plants*, 92 (2014) 267–275.uang et al.

**Hubert Charles., 1997.** -Aspects moléculaires de la bactérie symbiotique principale du charançon des Céréales *Sitophilusoryzae* (Coléoptère, Curculionidae) et études de ses interactions avec l'hôte. Sciences du Vivant [q-bio]. INSA de Lyon. France.

**Hückelhoven R., 2007.** -Cell Wall–Associated Mechanisms of Disease Resistance and Susceptibility. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45, 101–127.

## I

**Inra., 2011.** -La bactérie et son hôte. Ecole d'été Département Alimentation Humaine.104p.

**Inra., 2010.** -La tomate, les défis du goût. Alimentation Agriculture Environnement. INRA MAGAZINE • N°13. 35p.

**Iriti M., Faoro F., 2007.** -Review of innate and specific immunity in plants and animals. *Mycopathologia*. 164 (2): 57-64.

## **J**

**Jacques fotin., 2005.** – Les plantes : comprendre la diversité du monde végétal. Québec Amérique.

**Jordan D.C., 1984** - Rhizobiaceae. In N. R. Krieg and J. G. Holt (ed), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, vol. 1. The Williams & Wilkins, Co., Baltimore. p: 234-245.

**Jones JD., Dangl JL., 2006.** -The plant immune system. *Nature* 444: 323-329.

**Jourdan E., 2008.** -Dialogue moléculaire entre les rhizobactéries et leur hôte végétal : deux nouveaux éliciteurs impliqués dans l'induction de résistance aux pathogènes. Université de Liège. Thèse de Doctorat. 192p.

## **K**

**Kempf H.J., Wolf G., 1989.** -*Erwiniaherbicola* as a biocontrol agent of *Fusarium culmorum* and *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* on wheat. *Phytopathology*79,990-994.

**Keen NT., 1975.** -Specific elicitors of plant phytoalexin production: determinants of race specificity inpathogens. *Science* 187: 74-75.

**Khasirikani Mbakwiravyo., 2009.** -Notes d'écologie générale [En ligne].Th doc.

**Khan MS., Zaidi A., Ahemad M., Oves M., Wani PA., 2010.** -Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi - current perspective. *Arch Agron Soil Sci* 56:73-98.

**Khan M.S., Zaidi A., Wani P.A., Oves M., 2009.** -Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils. *Environ. Chem. Lett.* 7, 1–19.

**Khessib I., Kedjadja H., 2013.** – isolement et identification classique des bactéries phytopathogènes. Mémoire de master. Université 08 mai 1945. Guelma. Algérie. p1-4.

**Kirdi B.**, -Role des PGPR (plant growth promoting rhizobacteria dans la croissance végétale et la lutte contre les phanérogame parasites, Ecole national supérieur agronomique, 2011,83p.

**Kim J., Rees D.C., 1994.** -Nitrogenase and biological nitrogen fixation *Biochemistry*, 33 (), pp. 389–397.

**Kim K.Y., Jordan D., Krishnan H.B., 1997.** -*Rahnella aqualitis*, a bacterium isolated from soybean rhizosphere, can solubilize hydroxyapatite. *FEMS Microbiology Letters*.153.

**Kjoller R., Olsrud M., Michelsen A., 2010.** -Co-existing ericaceous plant species in a subarctic mire community share fungal root endophytes. *Fungal Ecology*, 3(3): 205-214.

**Kloepper J.W., R. Rodríguez-Kàbana., J.A. McInroy., R.W. Young., 1992.** -Rhizosphere bacteria antagonistic to soybean cyst (*Heterodera glycines*) and root-knot (*Meloidogyne incognita*) nematodes: Identification by fatty acid analysis and frequency of biological control activity. *Plant Soil* 139: 75-84.

**Kloepper JW., Gutierrez-Estrada A., McInroy JA., 2007.** -Photoperiod regulates elicitation of growth promotion but not induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Can J Microbiol* 53(2):159–167.

**Kloepper J.W., Ryu C.M., Zhang S.A., 2004.** -Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology* 94(11):1259-1266.

**Klein K.K., Correll J.C., 2001.** -Vegetative compatibility group diversity in *Fusarium*. In: *Fusarium*: Paul E. Nelson Memorial Symposium. (Eds. Summerell B.A., Leslie J.F., Backhouse D., Bryden W.L., Burgess L. W.), APS Press. St. Paul, MN.

**Kohout P., 2017.** -Biogeography of Ericoid Mycorrhiza. In: Tedersoo, L. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Estonia: Springer. P 179-180.

**Kommedhal T., Christensen J.J., Frederiksen R.A., 1970.** -A half century of research in Minnesota on flax wilt caused by *Fusarium oxysporum*. University Minnesota Agric. Exper. Stn. Techn. Bull. USA. n°273. 35 p.

**Kowalchuk G.A., Stephen J.R., 2001.** -Ammonia-oxidizing bacteria: a model for molecular microbial ecology. *Ann. Rev. Microbiol* 55(1): 485-529.

**Köpke U., Nemecek T., 2010.** -Ecological services of faba bean. *Field Crops Research* 115:217-233.

**Kpombrekou, K., Tabatabai M.A., 1994.** -Effect of organicacids on release of phosphorus from phosphate rocks. *SoilSci.*158,442-453.

**Kuszala C., Gianinazzi S., 2010.** -Méthode simple pour évaluer le potentiel endomycorhizogène d'un inoculum. *Le Cahier des Techniques. Inra*, 70 : 17-24.

**Kumar P., Dubey RC., 2012.** -Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Biocontrol of Phytopathogens and Yield Enhancement of Phaseolus vulgaris. *J CurrPersApplMicrobiol* 1: 6-38.

**Kuffner M., Puschenreiter M., Wieshammer G., Gorfer M., Sessitsch A., 2008.** - Rhizosphere bacteria affect growth and metal uptake of heavy metal accumulating willows. *Plant Soil* 304: 35- 44.

**Kumar S., Kamboj J., Suman S.S., 2011.** -Overview for various aspects of the health benefits of Piper longum linn fruit. *J Acupunct Meridian Stud.* 4:134-140.

## L

**LaBauer DS., Treseder KK., 2008.** -Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89: 371–379.

**Laranjo M., Alexandre A., Oliveira S., 2014.** -Legume growth-promoting rhizobia: An overview on the Mesorhizobium genus. *MicrobiologicalResearch*.

**Landeweert R., Hoffland E., Finlay RD., Kuyper TW., Van Breemen N., 2001.** -Linking plant to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 248-255.

**Lambers H., Raven JA., Shaver GR., Smith SE., 2008.** -Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 95-103.

**Lambert DH., Baker DE., Cole HJR., 1979.** -The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper, and other elements. *Soil Sci. Soc. Am* 43: 976–980.

**Landa B.B., Navas-Cortes J. A., Jimenez-Diaz R. M., 2004.** -Integrated management of *Fusarium* wilts of chickpea with sowing date, host resistance and biological control. *Phytopathology*. 94, pp : 946-960.

**Lewis G., Schrire B., Mackinder B., Lock M., 2005.** -Legumes of the world.london: Royal Botanic Gardens Kew.

**Lepinay Clémentine., 2013.** -Etude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes, au sein de la rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne.Dijon. p257.

**Leyval C., Joner E.J., 2001.** -Bioavailability of heavy metals in the mycorrhizosphere. in: Trace elements in the rhizosphere. CRC Press pp 165-185.

**Le Tacon F., 1985.** -La mycorhization contrôlée et ses possibilités d'application. Les progrès réalisés aux Etats-Unis. *Revue Forestière Française* XXX, 5 :353-362.

**Lemanceau L., 1992.** -Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp fluorescents 413–437, 414.

**Lepoivre P., 2003.** -Les bactéries phytopathogènes, *In* : *Phytopathology*. Lepoivre P. (Eds). De Boeck, Bruxelles.

**Lepoivre P., 2003.** -Phytopathologie: bases moléculaires de biologiques des pathsystemes et fondement des strategies de lutte. De Boeck & Presses Agronomiques de Gembloux (Eds.), Brussels, Belgium. pp: 149-167.

**Limam Fouad., 2015.** -Isolement et pré-identification des mycorhizes à arbuscules provenant de quelques palmeraies de Ouargla. Mémoire de Master académique. Université KasdiMarbah, Ouargla. Algérie. p73.

**Liu Y., Yi Z., Zeng R., 2014.** -Draft genome sequence of a symbiotic bacterium, *Rhizobium vignae* CCBAU 05176<sup>T</sup>. *Genome Announc.* 2(4):00657-14.

**Liu J., Maldonado-Mendoza I., Lopez-Meyer M., Cheung F., Town CD., Harrison MJ., 2007.** -Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *The Plant Journal* 50: 529–544.

**Liu A., Hamel C., Elmi A., Costa C., Ma B., Smith DL., 2002.** -Concentrations of K, Ca and Mg in maize colonised by arbuscular mycorrhizal fungi under field conditions. *Can. J. Soil Sci* 82(3): 271-278.

**Lovelock CE., Wright SF., Clark DA., Ruess RW., 2004.** -Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *Journal of Ecology* 92: 278-287.

**Lupwayi N.Z., Kennedy A.C., Chirwa M., 2011.** -Grain legume impacts on soil biological processes in sub-Saharan Africa. *African Journal of Plant Science*, 5.1: 1-7.

**Lugtenberg B., Kamilova F., 2009.** -Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 63: 541-556.

**Lucy M., Peed E., G lick B.R., 2004.** -Applications of free living plant growthpromoting rhizobacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 86,1---25.

**Lydie S., 2010.** -La lutte biologique. *Isabella sick.* 323, pp: 163-164.

## M

**Maxted., Bennett S.J., 2001a.** -Conservation, diversity and use of Mediterranean Legumes. *Plant Genetic Resources of Legumes in the Mediterranean.* Maxted N, and Bennett S. J. PO Box 17, 3300 AA Dordrecht , Netherlands, Kluwer Academic Publ.39:1-32.

**Manoharachary C, Mukerj K.J., 2006.** -Rhizosphere Biology-an Overview. (Eds). *Microbial Activity in the Rhizosphere.* 7p.

**Maougal R T., 2014.** -Contribution des phytases bactériennes à l'adaptation de *Phaseolus vulgaris* à la faible disponibilité de phosphore en sols méditerranéens actinorhiziennes. *Faculté des sciences de la nature et de la vie Constantine.* 264p.

**Mahieu S., Frérot H., Vidal C., Galiana A., Heulin K., Maure L., al., 2011.** -*Anthyllis vulneraria/Mesorhizobium metallidurans*, an efficient symbiotic nitrogen fixing association able to grow in mine tailings highly contaminated by Zn, Pb and Cd. *Plant and Soil* 342. 1-2: 405-417.

**Machrafi Y., 2001.** -Inhibition de la symbiose Rhizobium-Légumineuse par les acides phénoliques provenant des écorces de résineux. Mémoire pour l'obtention du grade de maître des sciences. Université Laval.

**Madigan M., Martink J., 2007.** -Brock Biologie des microorganismes 11e édition. Edition Person Education France. pp 599 - 601, 676 – 681.

**Maillet F., Poinot V., André O., Puech-Pagès V., Haouy A., Gueunier M., Cromer L., Giraudet D., Formey D., Niebel A., 2011.** -Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*. 469, 58–63.

**Macking H., 2007.** -Phytoremediation of contaminated soil on plant efficiency, rhizosphere bacteria and the physical effects of chemical agents. *Korea society for Applied Microbiology and Biotechnology*. 35: 26-271.

**Mackey., Paytan., Mackey KRM., Paytan A., 2009.** Phosphorus cycle. *uEncyclopediaof Microbiology*. MoselioSchaechter (ed.), Oxford ,pp.322-334 .

**Macho A.P., Zipfel C., 2014.** -Plant PRRs and the Activation of Innate Immune Signaling. *Mol. Cell* 54, 263–272.

**Mazurier S., 2012.** -Interactions plantes-microorganismes. Comment allier bonne production primaire et qualité de l'environnement. Université de Bourgogne. 20p.

**Mathieu hanemian., 2012.** – Rôle de la protéine CLV1 dans la sensibilité d'arabidosisthaliana à la bactérie phytopathogène *ralstonia solanacearum*. Thèse de doctorat. Université toulouse 3. Paris. France.

**Mccarthy AJ., Williams S.T., 1992.** -Actinomycetes as agents of bio degradation in the environment. *Gene* 115,189-192. *Mediterranéennes. Série Séminaires*, 10: 123-125.

**Meddich A., Hafidi M., Ait El mukhtar M., Boumezzough A., 2015.** -Caractérisation des paramètres physicochimiques et des potentialités mycorrhizogènes des sols salés de la palmeraie Nord-est de Marrakech. *Journal of Materiels and Environmental Science*, 6 (9) : 2469-2475.

**Merzoug H., Rahat S., Barkati Z., Daha M., 2008.** – Symbiose entre légumineuses et rhizobia. Thèse de doctorat. Université Mohamed boudiaf. M'sila. Algérie.

**Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M., 2013.** -The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms, Rhizosphere microbiome. Impact on health and disease. P. 635-363.

**Moschetti G., Peluso A.L., Protopapa A., Anastasio M., Pepe O., Defez R., 2005.** -Use of nodulation pattern, stress tolerance, *nod C* gene amplification, RAPD-PCR and RFLP-16S rDNA analysis to discriminate genotypes of *Rhizobium leguminosarium* biovar *viciae*. Systematic and applied Microbiology. 28: 619-631.

**Morgan J.A.W., Bending G. D., White P. J., 2005.** -Biological costs and benefits to plant microbe interactions in the rhizosphere. Journal of Experimental Botany, 56: 1729–1739.

**Montesano M., Brader G., Palva ET., 2003.** -Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. Mol Plant Pathol 4: 73-79.

**Munees Ahemad.; MulugetaKibret., 2013.** -Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective, Journal of King Saud University – Science, January Volume 26, Issue 1, Page 1–20.

**Mwajita M.R., Murage H., Tani A., Kahangi E.M., 2013.** -Evaluation of rhizosphere, rhizoplane and phyllosphere bacteria and fungi isolated from rice in Kenya for plant growth promoters, Kenya Agricultural Research Institute,8.1-9.

## N

**Naznin HA, Kimura M, Miyazawa M, Hyakumachi M., 2012.** Analysis of volatileorganic compounds emitted by plant growth promoting fungus phoma sp. GS8- 3 for growth promotion effects on tobacco. Microbe Environ 28: 42-49.

**Nagorska K., Bikowski M., Obuchowski M., 2007.** -Multicellular behavior and production of a wide variety of toxic substances support usage of *Bacillus subtilis* as a powerful biocontrôle agent. Acta Biochimica Polonica, 54: 495-508.

**Nasraoui B., 2000.** -Principales maladies fongiques des céréales en Tunisie. Main Fungal Diseases of Cereals in Tunisie. Centre de Publication Universitaire. 129, 101p, Tunisie.

**Nasroui B., 2008.** -Principales maladies fongiques des céréales et légumineuses. 129, pp: 42-101.

**Nihorimbere V., Ongena M., Smargiassi M., Thonart P., 2010 .** -Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health,p 15.

**Nurnberger T., Brunner F., Kemmerling B., Piater L., 2004.** -Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences. *Immunol. Rev.* 198, 249–266.

**Nyengani Z., 2008.** -Microbiologie et mycologie. Université Virtuelle Africaine. 57p.

## O

**Oehl F., Oberholzer H. R., Van der Heijden M. G., Laczko E., Jansa J., Egli S., 2016.** - Champignons mycorhiziens arbusculaires : bio-indicateurs dans les sols agricoles. *Recherche agronomique suisse*, 7(1) : 48-55.

**Olivier G., 2008.** -Etudes génétique et moléculaire de deux gènes de *Medicago truncatula*, DMI3 et RPG, contrôlant l'établissement de symbioses racinaires. Thèse de doctorat. Université Toulouse III-Paul sabatier. France.

**Ortas I., Harries PJ., Rowell DL., 1996.** -Enhanced uptake of phosphorus by mycorrhizal sorghum plants as influenced by form of nitrogen. *Plant Soil* 184:255-264.

**Ott T., van Dongen JT., Gunther C., Krusell L., Desbrosses G., Vigeolas H., Bock V., Czechowski T., Geigenberger P., Udvardi MK., 2005.** -Symbiotic leghemoglobins are crucial for nitrogen fixation in legume root nodules but not for general plant growth and development. *Curr Biol.* 15: 531-535.

**Ouslim S., 2016.** -BLN associées aux légumineuses alimentaires (*Vicia faba L*) dans l'ouest Algérien (caractérisation et importance). de diplôme de doctorat. Université D'Oran.

## P

**Patrick Etievant., 2011.** -La bactérie et son hôte. 8ème éd. département Alimentation humaine. Dijon. France.

**Patriarca E.J., Tate R., Ferraioli S., Iaccarino M., 2004.** -Organogenesis of legume root

nodules. *Int Rev Cytol.* 234: 201 - 62.

**Pauline RIVAL., 2013.** -Coordination entre l'épiderme et le cortex dans l'établissement des endosymbioses racinaires chez *Medicago truncatula* : rôle du gène DMI3 codant une protéine kinase calcium et calmoduline dépendante. Thèse de doctorat. Université Toulouse III-Paul sabatier. France.

**Parmar P., Sindhu SS., 2013.** -Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. *J Microbiol Res* 3: 25-31.

**Patten CL., Glick BR., 2002.** -Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Appl Environ Microbiol* 68:3795–3801.

**Palleroni N.J., 1984.** -Family 1. *Pseudomonas*. In *Bergey`s manual of systematic bacteriology*. Volume 1. *Biol. Technol.* 33: 193-203.

**Pawłowski K., Sprent J.I., 2008.** -Comparison between actinorhizal and legume symbiosis. In : Pawłowski, K., Newton, W.E. (2008). *Nitrogen-fixing actinorhizal symbioses, Nitrogen Fixation: Origins, Applications, and Research Progress*. Springer. 6: 261-288.

**Pande S., Narayana R.J., Sharma M., 2007.** -Establishment of the chickpea wilt pathogen *Fusarium oxysporium f.sp .Ciceris* in the soil through seed transmission .*The Plant Pathology Journal.* 1, pp: 3-6.

**Perry J.J., Stalex J.T., Lory S., 2004.** -Microbiologie cours et questions de révision. Edition Person Education France. P 617-634.

**Pelmont J., 1995.** -Bactérie et environnement adaptation physiologique.

**Peters NK, Verma DPS. 1990.** -Phenolic compounds as regulators of gene expression in plantmicrobe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 3: 4-8.

**Pelmont J., 2005.** -Biodégradation et métabolisme. EDP Sciences.

**Perry J.J., Staley J.T., Lory S., 2004.** -Microbiologie. Edition Dunod, Paris.

**Peterson R.L., Massicotte H.B., Melville L.H., 2004.** -*Mycorrhizas: anatomy and cell biology*.1ère éd Canada: NRC Research Press. P 450.

**Pierre J. P., 2012.** -Les glomeromycota: Mycorhize VAM et *Geosiphon pyriformis* (Kutzing) Wettstein, *mycological research*, 92: 01-17.

**Philippe Sansonett., 2009.** -Histoires de symbioses, Paris, France.

**Poland Jesse A., Peter J., Balint-Kurti., Randall J., Wisser., Richard C., Pratt., Rebecca J., 2009.** -Nelson.'Shades of Gray: The World of Quantitative Disease Resistance', *Trends in Plant Science* Vol. 14, 21-29.

**Probanza A., Lucas Garcia JA., a I., 2002.** -Pinus pineal seedling growth and bacterial rhizosphere structure after inoculation with PGPR Bacillus. *Applied Soil Ecology*, 20: 75-84.

## Q

## R

**Ress D.C., Howard JB., 2000.** -Structure of the nitrogenase protein components. In *Prokaryotic nitrogen fixation: a model system for the analysis of a biological process*. Triplett, EW (ed) Horizon Scientific.

**Redecker D., Kodner R., Graham., L.E., 2000.** -Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, 289(5486): 1920-1921.

**Reyes M.E.Q., Rohrbach K.G., Paull R.E., 2004.** -Microbial antagonists control. Postharvest black rot of pineapple fruit. *Postharvest Biology and Technology* 33, 193–203 Books (Author and Editor).

**Reyes I., Bernier L., Simard R., Antoun.,H., 1999.** -Effect of nitrogen source on solubilization of differentin organic phosphates by an isolate of *Pencillium rugulosum* and two UV-induced mutants. *FEMS Microbiology Ecology* 28,281-290.

**Riah N., 2014.** -Diversité et structure génétique des populations de *Rhizobium leguminosarumsymbiovarviciae* isolées du pois (*Pisumsativum*) et de la lentille (*Lens culinaris*) cultivés dans deux zones éco-climatiques subhumide et semi-aride de l'est algérien. Th.doct en Sciences.Université Constantine 1.Algérie. p153.

**Rillig MC., Mummey DL., 2006.** -Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*. 171: 41-53.

**Roger P., Dommergues Y., Balandreau J., Dreyfus B. & Sougoufara B., 1996.** -Résumé et introduction. In : ROGER P., dommergues y., balandreau j., dreyfus b. & sougoufara b.,eds. La fixation biologique de l'azote : quelles potentialités pour le développement ? Compte rendu de conférence-débat de l'ORSTOM, 30 Mai, 1996, Paris.

**Roche P., Lerouge P., Ponthus C., Prome C., 1991b.** -Structural determination of bacterial nodulation factors involved in the *Rhizobium meliloti alfalfa* symbiosis. Journal of Biological Chemistry 266 : 10933-10940.

**Rolfe BG., Gresshoff PM., 1988.** -Genetic analysis of legume nodule initiation. Annu. Rev. Plant Physiol Plant Mol. Biol. 39 : 297-319.

**Rogers J.R., Bennett., P.C., Choi W.J., 1998.** -Feldspars as a source of nutrients for microorganisms. American Mineralogy, 83, 1532-1540.

**Rubio LM., Ludden PW., 2005.** -Maturation of nitrogenase: a biochemical puzzle.

## S

**Saoudi M., 2008.** -Les bactéries nodulant les légumineuses (B.N.LP)-caractérisation des bactéries associées aux nodules de la légumineuse *Astragalus armatus*. Mémoire de magister en génomique et techniques avancées des végétaux. Université Mentouri. Constantine.

**Salma Taktek., 2015.** -Dissolution biologique des phosphates : Interaction bactéries – mycorhizes. Thèse de doctorat. Université LAVAL québec canada.

**Salamone J.D., Correa M., Mingote S.M., Weber S.M., 2005.** -Beyond the reward hypothesis: alternative functions of nucleus accumbens dopamine. Current Opinion in Pharmacology.;5:34–41.

**Saleem M., Arshad M., Hussain S., Bhatti AS., 2007.** -Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. J Ind MicrobiolBiotechnol 34(10):635–64.

**Saharan BS., V Nehra., 2011.** -Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. Life Sciences and Medicine Research, Volume 2011: LSMR-21.

**Schultze M., Kondorosi A., 1998.** -Regulation of symbiotic root nodule development. *Annu. Rev. Genet.* 32: 33-57.

**Schrire BD., Lwis PG., Lavin M., 2005.** –Biogeography of the leguminosae. In: Lwis P.G., Schrire B., Mackinder B and Lock M. (Eds). *Legumes of the world*. Royal botanic gardens. Kew. P.21-54.

**Selosse MA., Gibert A., 2011.** -Des champignons qui dopent les plantes. Thèse de doctorat. Institut national polytechnique de Toulouse. 120p.

**Semal J., lepoivre P., 2003.** -Les maladies des plantes : concepts généraux. *In: Phytopathology*. Lepoivre P. (Eds). De Boeck, Bruxelles.

**Sebihi F., 2008.** -Les Bactéries Nodulants les Légumineuses (B.N.L) : caractérisation des bactéries associées aux nodules de la Légumineuse Fourragère, *Hedysarum perrauderianum*. Thèse de Magister en Génétique et Amélioration des plantes. Université Mentouri Constantine, Algérie.

**Sharma PK., Kundu BS., Dogra RC., 1993.** -Molecular mechanism of host specificity in legume *Rhizobium* symbiosis. *Biotechnol. Adv.* 11:714-779.

**Simard SW., Durall DM., 2004.** -Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82: 1140-1165.

**Singh A., Lim G.H., Kachroo P., 2017.** -Transport of chemical signals in systemic acquired resistance: Transport of signals in SAR. *J. Integr. Plant Biol.* 59, 336–344.

**Smith SE., Read DJ., 1970.** –Mycorrhizal symbiosis. 2<sup>nd</sup> edition. Academic press. San diego. California. YSA.

**Smith S. E.ET., Read D. J., 2008.** -*Mycorrhizal Symbiosis*. Third edition. New York: Elsevier. Academic Press. P 387-420.

**Somasegaran P., Hoben H.J., 1994.** -Handbook for Rhizobia. *Methods in Legume / Rhizobium technology*. New York: Springer-Verlag. 240-258pp.

**Soualmia A., 2010.** -*Biodiversité et isolement des symbiotes mycorhiziens et symbiotes fixateurs d'azote d'Alnus glutinosa (L. Gaertn) et d'Acacia melanoxylon (R.) de la station du la*

*lac Tonga (Nord-Est Algérien)*. Thèse de magister. Université Badji Mokhtar, Annaba. Algérie. P125.

**Souza F.A.D., 2005.,** -*Biology, ecology and evolution of the family Gigasporaceae, arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota)*. Thèse de doctorat, Institute of Biology, Faculty of Mathematics & Natural Sciences, Leiden University, The Netherlands. 55P.

**Spaink HP., 2000.** -Root nodulation and infection factors produced by rhizobial bacteria. Annual Review of Microbiology.

**Strullu DG., 1991.** -Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées. Techniques et DocumentationLavoisier. Paris. pp : 242.

**Suty Lydie., 2015.** -Les végétaux: Des symbioses pour mieux vivre. Editions Quae, Paris. 56 p.

**Suslow T.V., 1982.** -Rôle of root-colonizing bacteria in plant growth. Pages 187-222 in M.S. Mount et G.H. Lacy. (réds.), Phytopathogenic prokaryotes. Vol. 1. Académie Press, New York.

## T

**Takken F.L.W., Tameling W.I.L., 2009.** -To Nibble at Plant Resistance Proteins. Science 324, 744–746.

**Tariq M., Hameed S., Yasmeen T., Zahid M., et al., 2014.** -Molecular characterization and identification of plant growth promoting endophytic bacteria isolated from the root nodules of pea (*Pisum sativum* L.) World J Microbiol Biotechnol 30: 719-725.

**Terefework Z., 2002.** -Diversity and Phylogeny of *Rhizobium galegae*, and reflections on molecular evolution of rhizobium-legume symbiosis. ACADEMIC DISSERTATION IN MICROBIOLOGY. University of Helsinki. ISSN:1239-9469.

**Tedersoo L.ed., 2017.** -*Biogeography of mycorrhizal symbiosis* (Vol. 230). Springer. P 178.

**Torche Asma., 2006.** -Isolement et caractérisation des bactéries nodulant les légumineuses du genre *Hedysarum*. Mémoire de Magister : Biochimie et Microbiologie Appliquée. Constantine : Université Mentouri. p 166

**Tortora G.J., B.R Funk., C.L Case. 2003.** -Introduction à la microbiologie. Edition du Renouveau Pédagogique Inc. Nb de pages 945.

**Tokala R.K., Strap J.L., Jung C.M., Crawford D.L., Hamby., Salove M., Deobald LA., Bailey J.F., Morra M.J., 2002.** -Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving Applied and Environmental Microbiology 68,2161-20171 .

**Trapero-Casas A., Jiménez-Diaz R.M., 1985.** -Fungal wilt and root rot disease of chickpea in southern Spain. *Phytopathology*. 75, pp: 1146-1151.

**Trouvelot S., Varnier A.L., Allègre M., Mercier L., Baillieul F., Arnould C., Gianinazzi-Pearson V., Klarzynski O., Joubert J.-M., Pugin A., et al., 2008.** -A  $\beta$ -1,3 Glucan Sulfate Induces Resistance in Grapevine against *Plasmopara viticola* Through Priming of Defense Responses, Including HR-like Cell Death. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 21, 232–243.

## U

## V

**Van der Heijden MGA., Klironomos JN., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders IR., 1998.** -Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.

**Van Loon L.C., 2007.** -Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *Eur. J.Plant Pathol.* 119: 243-254.

**Van Ooijen G., Van den Burg H.A., Cornelissen B.J.C., Takken F.L.W. 2007.** -Structure and Function of Resistance Proteins in Solanaceous Plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45, 43–72.

**Van Loon LC., Bakker PAHM., Van der Heijdt WHW., Wendehenne D., Pugin, A., 2008.** -Early responses of tobacco suspension cells to rhizobacterial elicitors of induced systemic resistance. *Mol Plant-Microbe Interact.* 21 (12): 1609-1621.

**Van Loon L.C., Rep M., Pieterse C.M.J. 2006.** -Significance of Inducible Defense-related Proteins in Infected Plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 44, 135–162.

**Vernié., Tatiana., 2008.** -Analyse fonctionnelle d'EFD, Un régulateur transcriptionnel de la nodulation au cours de l'interaction symbiotique entre *Medicago truncatula* et *Sinorhizobium meliloti*. Th. doct. Université de Paul Sabatier. Toulouse III.

**Vessey J K., 2003.** -Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil* .255:571-586.

**Vincent J.M., 1970.** -The manual for the practical study of root nodule bacteria. Black well Scientific Publication Ltd., Oxford, United Kingdom

**Viollet A., 2010.** -Influence du système de sécrétion de type III bactérien dans les interactions plante-*Pseudomonas* spp. Fluorescents non pathogènes. Docteur de l'Université de Bourgogne. 171p.

## W

**Wang B., Qiu Y.L., 2006.** -Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5): 299-363.

**Wall L.G., 2000.** -The Actinorhizal Symbiosis. *J.Plant Growth Regul.*19: 167-182.

**Weller D.M., Raaijmakers J.M., Mcspdden Gardener B.B., Thomashow L.S., 2002.** -Microbial populations responsible for specific suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*26,379-407.

**Weller D. M., 1988.** -Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.* 26: 379-407.

**Whipps J.M., 2001.** -Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere.*Journal of Experimental Botany* 52,487-511.

## X

## Y

**Yao MC., Fuller P., Xi X., 2003.** -Programmed DNA Deletion As an RNA-Guided System of Genome Defense. *Science* 300:1581-1584.

## Z

**Zahran H.H., 1999.** -Rhizobium-Legume Symbiosis and Nitrogen Fixation under Severe Conditions and in an Arid Climate. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 63(4) : 968-989.

**Zhao J., Davis LC., Verpoorte R., 2005.** -Elicitor signal transduction leading to production of plant secondary metabolites. *Biotechnology Advances*. 23 (4): 283-333.

## Web Graphie

- (1) <https://www.cultivar.fr/technique/des-communautes-favorables-la-production>.
- (2) [http://seclin.tourisme.free.fr/eau/La\\_pathologie\\_des\\_plantes.pdf](http://seclin.tourisme.free.fr/eau/La_pathologie_des_plantes.pdf).
- (3) <http://ephytia.inra.fr/fr/C/22665/Vigi-Semences-Pseudomonas-savastanoi-pv-phaseolicola-Graisse-du-haricot>.