

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

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 : Sciences Biologiques

Spécialité/Option : Microbiologie Appliquée

Département : Écologie et Génie d'Environnement

Thème

Capacité des bactéries endophytes à résister aux stress abiotiques et biotiques

Présenté par :

- HADDAM Lina
- MAGHLOUT Rim

Devant le jury :

Pr. BARA M.
Dr. AMRI S.
Dr. BENHALIMA L.

Président
Examinatrice
Encadrante

Université de Guelma
Université de Guelma
Université de Guelma

Année universitaire 2024/2025

Remerciements

Nous tenons tout d'abord à remercier ALLAH, le Tout puissant, qui nous a donné la force et la patience d'accomplir ce modeste travail.

Nous remercions particulièrement les membres de jury qui ont bien voulu consacré une partie de leur temps à juger ce travail :

*Nos sincères remerciements vont à **Mr. BARA M.**, Professeur à l'Université de Guelma, pour avoir accepté de présider le jury de soutenance.*

*Nous remercions également **Mme AMRI S.**, Docteur à l'Université de Guelma, pour avoir accepté d'examiner ce travail.*

*Nous tenons à remercier infiniment **Dr. BENHALIMA L.** pour ses précieuses orientations, ses judicieux conseils, ses encouragements, sa gentillesse, sa modestie et surtout pour ses efforts, sa disponibilité permanente et pour son aide apporté durant la réalisation de notre travail.*

Nous exprimons également notre gratitude envers nos parents, pour leurs encouragements, leur soutien et leur aide.

Et toutes celles et ceux qui nous ont aidés, de près ou de loin, nous leur disons merci du fond du cœur.

Dédicace

Avec l'expression de ma reconnaissance, je dédie le fruit de mes 17 ans d'études à ceux à qui, quels que soient les termes embrassés, je n'arriverais jamais à exprimer mon amour sincère.

*À mon très cher père, **Abd Elhak**, Tu es mon soutien dans les moments difficiles, et je suis reconnaissante pour tes conseils avisés et tous les efforts déployés et les sacrifices que tu n'as jamais cessé de consentir pour mon instruction et mon bien-être. C'est à travers votre confiance en moi que je me suis réalisée.*

*À celle qui a toujours garni mes chemins avec amour, la plus belle perle du monde, ma mère **Sehima**, qui est une source de tendresse et l'exemple du dévouement, qui n'a pas cessé de m'encourager. Merci d'être toujours présente à mes côtés et pour tous les sacrifices consentis et vos précieux conseils. Ma réussite aujourd'hui est la tienne aussi.*

*À mes adorables frères **Kousai**, **Saïf Eddine** et mon petit **Mohamed Ramí**, merci pour votre soutien continu, vos encouragements. Que Dieu vous garde et protège.*

*À toute la famille **Haddam** et **Khecha**, et surtout à ma cousine **Yousra**, qui a toujours été là pour moi en tant que sœur.*

*À mes très chères copines **Houaïda**, **Amira**, **Majeda** et ma binôme **Rim**, avec lesquelles j'ai traversé la plupart de mon parcours universitaire et les plus beaux souvenirs, Je vous remercie pour votre amitié sincère.*

*À « **Louaï** », qui m'a toujours encouragée à avancer, merci pour votre aide dans les moments difficiles et votre soutien et sa motivation constants tout au long de mes dernières années d'études.*

Lyna.

Dédicace

À l'aide d'Allah Tout-Puissant, qui a tracé le chemin de ma vie, j'ai pu réaliser ce travail que je dédie :

À mes chers parents, que Dieu vous protège et vous accorde une bonne santé.

*À mon héros, celui qui me donne toute sa confiance, m'encourage, est mon épaule solide et mon soutien dans la vie : **mon papa**. Ta sagesse, ton amour et ta patience sont des trésors inestimables. Merci, papa. Que Dieu fasse de toi une couronne sur ma tête. Je t'aime.*

*À la prunelle de mes yeux, celle qui a cru en mes capacités et m'a toujours encouragée ; celle qui m'a inondée de ses prières, la rose de ma vie : **maman**. Merci pour ton sourire, lanterne qui éclaire mon chemin, et pour tous les moments de bonheur que tu m'apportes. Quels que soient les mots, aucune expression ne pourra jamais traduire l'amour que mon cœur ressent pour toi.*

*À mon bras droit, mon frère **Youcef**, ainsi qu'à mes petits frères **Achref** et **Moatez Billah**, je vous remercie pour votre soutien constant, votre sens de l'humour et votre présence réconfortante. Vous êtes la source de ma joie et de mon bonheur. Je suis fière de vous avoir dans ma vie.*

*À mes chères copines **Amani**, **Khoula**, **Marwa**, **Wiam**, et à ma merveilleuse binôme **Lina**, en souvenir de nos éclats de rire et de tous les bons moments vécus ensemble. J'espère de tout cœur que notre amitié durera éternellement.*

Merci d'être dans ma vie. Je vous aime

Rym.

Résumé	
Abstract	
ملخص	
Liste des figures	
Liste des tableaux	
Introduction	1
 Chapitre I: Synthèse bibliographique	
I. Bactéries endophytes et colonisation des plantes	3
I.1. Définition des endophytes	3
I.2. Principaux genres endophytes bactériens	4
I.3. Caractéristiques des bactéries endophytes	7
I.3.1. Production des phytohormones	7
I.3.2. Solubilisation du phosphate	8
I.3.3. Sécrétion des sidérophores	8
I.3.4. Fixation de nitrogène	9
I.4. Mécanisme de colonisation des plantes par les bactéries endophytes	9
II. Bactéries endophytes et protection des plantes contre le stress abiotique	13
II.1. Principaux stress abiotiques	13
II.1.1. Température	13
II.1.2. Sécheresse	13
II.1.3. Salinité	14
II.1.4. Métaux lourds	14
II.2. Adaptation et voie métaboliques développées par les endophytes face aux stress abiotiques	15
III. Bactéries endophytes et protection des plantes contre le stress biotique	16
III.1. Principaux stress biotiques	16
III.1.1. Phytopathogènes	17

III.1.2. Parasites et nématodes	17
III.1.3. Insectes ravageurs et mauvaises herbes	18
III.2. Interaction des endophytes avec les pathogènes et mécanismes de résistance	18
III.2.1. Substances antimicrobiennes	18
III.2.2. Compétition pour les nutriments et l'espace	19
III.2.3. Modulation des défenses des plantes	19
III.2.4. Parasitisme des agents pathogènes	19
Chapitre II : Matériel et Méthodes	21
I. Matériel biologique	21
I.1. Choix et origine des bactéries endophytes étudiées	21
I.2. Confirmation de la pureté des isolats endophytes	21
II. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress abiotiques	21
II.1. Préparation des cultures bactériennes	21
II.2. Induction d'un stress salin	22
II.3. Induction d'un stress de sécheresse	22
II.4. Induction d'un stress phosphaté	23
II.5. Induction d'un stress par les métaux lourds	23
II.5.1. Préparation des solutions des métaux lourds testés	23
II.5.2. Étude de l'effet des métaux lourds	23
II.5.3. Production des exopolysaccharides (EPS)	24
II.6. Induction de stress par l'herbicide Mustang 360 S	24
II.6.1. Préparation des concentrations filles	24
II.6.2. Étude de l'effet de l'herbicide Mustang 360 S	25
III. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress biotiques	25
III.1. Interaction isolats endophytes- <i>Botrytis cinerea</i>	25

III.2. Interaction isolats endophytes-Bactéries environnementales	26
IV. Analyse statistique	26
Chapitre III : Résultats et Discussion	
I. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress abiotiques	28
I.1. Réponse au stress salin	28
I.2. Réponse au stress de sécheresse	30
I.3. Réponse au stress phosphaté	31
I.4. Réponse au stress des métaux lourds	32
I.4.1. Tolérance au cuivre	32
I.4.2. Tolérance au cadmium	34
I.4.3. Production des exopolysaccharides (EPS)	36
I.5. Réponse au stress de l'herbicide Mustang 360 S	38
II. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress biotiques	40
II.1. Interaction isolats endophytes- <i>Botrytis cinerea</i>	40
II.2. Interaction isolats endophytes-Bactéries environnementales	41
Conclusion et perspectives	43
Références bibliographiques	44

Résumé

La présente étude a été réalisée dans le but d'évaluer la résistance de certains isolats endophytes à différents stress abiotiques et biotiques. Quatre isolats appartenant au genre *Bacillus* ont été étudiés (B1, B2, B3 et B4). L'effet de la salinité, de la sécheresse, du phosphate, des métaux lourds (cuivre et cadmium) ainsi que de l'herbicide Mustang 360 S sur la croissance des isolats a été déterminé. Les exopolysaccharides (EPS) ont été dosés chez les bactéries exposées aux métaux lourds. Le stress biotique a été évalué à travers l'interaction entre les isolats endophytes et le phytopathogène *Botrytis cinerea* d'une part, et des bactéries environnementales d'autre part. Les isolats B1 et B4 ont présenté un pourcentage de survie de 100 % aux concentrations de 200 mM et 400 mM de NaCl. Tous les isolats se sont développés avec une charge supérieure à $1,5 \times 10^2$ UFC/ml après un stress hydrique de 8 semaines. Les *Bacillus* étudiés ont poussé sur le milieu Pikovskaya, avec dégradation du phosphate. À toutes les concentrations de cuivre, de cadmium et d'herbicide testées, les isolats ont pu croître avec des densités importantes ($0,3 < DO < 0,8$ après 10 jours de contact). Toutes les souches bactériennes produisent des concentrations d'EPS après exposition au cuivre ainsi qu'au cadmium. Le stress biotique s'est traduit par une inhibition de 100 % du mycélium de *Botrytis cinerea* par les quatre isolats. En revanche, aucune activité antagoniste n'a été observée entre les *Bacillus* et les bactéries environnementales testées. Les résultats de la présente étude indiquent que les isolats endophytes présentent une forte tolérance aux différents stress, suggérant leur utilisation dans le cadre d'une agriculture durable.

Mots-clés : Isolats endophytes, stress abiotique, stress biotique, EPS, *Bacillus*.

The present study was carried out with the aim of evaluating the resistance of certain endophytic isolates to different abiotic and biotic stresses. Four isolates belonging to the genus *Bacillus* were studied (B1, B2, B3 and B4). The effect of salinity, drought, phosphate, heavy metals (copper and cadmium) as well as the herbicide Mustang 360 S on the growth of the isolates was determined. The exopolysaccharides (EPS) were quantified in the bacteria exposed to heavy metals. The biotic stress was evaluated through the interaction between the endophytic isolates and the phytopathogen *Botrytis cinerea* on the one hand, and environmental bacteria on the other hand. The isolates B1 and B4 showed a survival rate of 100% at NaCl concentrations of 200 mM and 400 mM. All the isolates developed with a load higher than 1.5×10^2 CFU/ml after a water stress of 8 weeks. The *Bacillus* studied grew on Pikovskaya medium, with phosphate degradation. At all concentrations of copper, cadmium and herbicide tested, the isolates were able to grow with important densities ($0.3 < OD < 0.8$ after 10 days of contact). All bacterial strains produce EPS concentrations after exposure to copper as well as to cadmium. The biotic stress was reflected by a 100 % inhibition of the mycelium of *Botrytis cinerea* by the four isolates. However, no antagonistic activity was observed between the *Bacillus* and the environmental bacteria tested. The results of the present study indicate that the endophytic isolates show strong tolerance to different stresses, suggesting their use in the context of sustainable agriculture.

Keywords: Endophytic isolates, abiotic stress, biotic stress, EPS, *Bacillus*.

تم إجراء هذه الدراسة بهدف تقييم مقاومة بعض العزلات الداخلية إلى الضغوط الحيوية وغير الحيوية المختلفة. تمت دراسة أربعة عزلات تنتمي إلى جنس *Bacillus* (B1, B2, B3, B4). تم تحديد تأثير الملوحة، الجفاف، الفوسفات، والمعادن الثقيلة (النحاس والكاديوم)، بالإضافة إلى المبيد الزراعي Mustang 360 S على نمو العزلات. تم قياس السكريات الخارجية (EPS) لدى البكتيريا المعرضة للمعادن الثقيلة. تم تقييم الإجهاد الحيوي من خلال التفاعل بين العزلات الداخلية والعامل الممرض النباتي *Botrytis cinerea* من جهة، والبكتيريا البيئية من جهة أخرى. أظهرت العزلات B1 و B4 معدل بقاء بنسبة 100% عند تراكيز NaCl تبلغ 200 ملليمول و 400 ملليمول. تكاثرت جميع العزلات بحمولة أعلى من $10^2 \times 1,5$ CFU/ml بعد إجهاد مائي لمدة 8 أسابيع. نمت عصيات *Bacillus* المدروسة على الوسط Pikovskaya مع تحليل الفوسفات. مع جميع تراكيز النحاس والكاديوم والمبيد الزراعي التي تم اختبارها، كانت العزلات قادرة على النمو بكثافات مهمة ($0,3 < DO < 0,8$ بعد 10 أيام من التلامس). جميع السلالات البكتيرية تنتج تراكيز من EPS بعد التعرض للنحاس وكذلك للكاديوم. تمثل الإجهاد البيولوجي في تثبيط بنسبة 100% لهيكل فطر *Botrytis cinerea* من قبل العزلات الأربعة. بينما، لم يُلاحظ أي نشاط تضادي بين *Bacillus* والبكتيريا البيئية المختبرة. تشير نتائج الدراسة الحالية إلى أن العزلات الداخلية تظهر تحملاً قوياً لمختلف الضغوط، مما يقترح استخدامها في سياق الزراعة المستدامة.

الكلمات المفتاحية: العزلات الداخلية، الضغوط غير الحيوية، الضغوط الحيوية، EPS، *Bacillus*

Figure	Titre	Page
Figure 01	Colonisation des plantes par les endophytes.	10
Figure 02	Vue d'ensemble de la réponse des plantes au stress abiotique.	16
Figure 03	Étude de la capacité des bactéries endophytes à résister aux stress abiotiques et biotiques.	27
Figure 04	Résistance des bactéries endophytes au stress salin.	28
Figure 05	Nombre de bactéries endophytes après induction d'un stress de sécheresse.	30
Figure 06	Solubilisation du phosphate par les bactéries endophytes testées.	31
Figure 07	Effet du cuivre sur la croissance des bactéries endophytes testées.	33
Figure 08	Effet du cadmium sur la croissance des bactéries endophytes testées.	35
Figure 09	Variation de la concentration des exopolysaccharides chez les bactéries endophytes exposées aux métaux lourds.	37
Figure 10	Effet du Mustang 360 S sur la croissance des bactéries endophytes testées.	39
Figure 11	Interaction entre les isolats endophytes et le phytopathogène <i>Botrytis cinerea</i> .	41
Figure 12	Interaction entre les isolats endophytes et les bactéries environnementales.	41

Tableau	Titre	Page
Tableau 01	Effets bénéfiques de l'association de quelques bactéries endophytes et leurs plantes hôtes.	11
Tableau 02	Origine des isolats bactériens.	22

Introduction

Les plantes peuvent développer des associations avec les membres de leur écosystème pour prospérer dans leur environnement naturel. Les microorganismes sont parmi les organismes les plus importants capables de développer des associations bénéfiques avec les plantes ([Santoyo et al., 2016](#)). Parmi ces microorganismes, les bactéries endophytes jouent un rôle clé en colonisant l'intérieur des tissus végétaux sans provoquer de dommages, tout en favorisant la croissance des plantes aussi bien en conditions optimales qu'en situations de stress. Elles confèrent à leurs plantes hôtes une meilleure tolérance aux stress biotiques et abiotiques susceptibles d'altérer leur développement ([Miliute et al., 2015](#)).

Les plantes subissent un nombre accru de stress abiotiques en raison des aléas climatiques et du réchauffement climatique ([Pandey et al., 2017](#)). Ces stress abiotiques comme la sécheresse, la salinité, les métaux lourds, le rayonnement UV et les fluctuations de températures ont un impact négatif sur la physiologie et la morphologie des plantes en endommageant la régulation génétique des voies cellulaires et affectent négativement leur rendement et leur croissance ([Egamberdieva et al., 2017](#) ; [Pandey et al., 2017](#)). La croissance des plantes est également fortement influencée par de nombreux facteurs biotiques (insectes et phytopathogènes) qui peuvent entraîner une baisse de la productivité des cultures et conduisant à l'insécurité alimentaire en particulier dans les pays en voie de développement ([Enebe et Babalola, 2019](#)).

Actuellement, importantes recherches sont menées sur les microorganismes endophytes afin de promouvoir la durabilité agricole et environnementale. Les bactéries endophytes peuvent conférer aux plantes hôtes une tolérance/résistance aux stress abiotiques et biotiques, elles favorisent la croissance des plantes et contribuent à la protection contre les agents pathogènes en étant directement impliqués dans la production et la libération de métabolites secondaires ou de composés aux propriétés antimicrobiennes ou par des mécanismes indirects en entrant en compétition avec l'agent pathogène pour l'espace et les nutriments disponibles. De plus, les endophytes végétaux jouent un rôle prépondérant dans le cycle des nutriments, la biodégradation et la bioremédiation ([Anand et al., 2023](#)).

Pour découvrir de nouvelles souches présentant de multiples effets bénéfiques sur le développement des plantes, les efforts de recherche devraient se concentrer sur l'exploration de divers hôtes végétaux. Les plantes médicinales constituent une voie prometteuse pour de telles explorations. Il est donc nécessaire d'isoler et de caractériser des bactéries promotrices de croissance des plantes et des endophytes plus puissants et plus efficaces (Rat *et al.*, 2021).

Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés à l'évaluation de la capacité des bactéries endophytes isolées de plantes médicinales à tolérer différents stress abiotiques et biotiques, afin de mieux comprendre leur rôle dans la promotion de la croissance végétale, la protection contre les agents pathogènes, ainsi que leur potentiel d'utilisation comme agents biologiques dans une agriculture durable, notamment dans des conditions environnementales défavorables.

Ce manuscrit est structuré en trois parties principales:

- La première partie constitue une synthèse bibliographique sur les bactéries endophytes, leur mécanisme de colonisation des plantes, ainsi que leurs voies d'adaptation face aux stress abiotiques et biotique.
- La deuxième est entièrement consacrée à la description de la méthodologie utilisée ;
- La troisième partie englobe les résultats expérimentaux obtenus ainsi que les discussions engendrées par ces résultats. Enfin, cette étude est clôturée par une conclusion et des perspectives proposées.

Chapitre I :

Synthèse

bibliographique

I. Bactéries endophytes et colonisation des plantes

I.1. Définition des endophytes

De Bary a introduit le terme « endophyte » en 1866, l'utilisant pour décrire « tout organisme trouvé à l'intérieur des tissus d'une plante » ([Vega et al., 2008](#)).

La définition la plus courante est celle de [Petrini \(1991\)](#) : « Tous les organismes qui résident dans les organes végétaux et qui, à un stade précis de leur existence, peuvent envahir les tissus internes des plantes sans infliger de préjudice manifeste à l'hôte. »

Le terme « endophyte » est dérivé des mots grecs « endon » signifiant intérieur et « phyton » signifiant plante. Les endophytes étaient définis comme des micro-organismes tels que des bactéries et des champignons qui habitent l'endosphère végétale pendant tout ou partie de leur cycle de vie sans causer de dommages apparents à la plante hôte. Au cours des dernières années, de nombreux endophytes ont été identifiés grâce à des approches indépendantes de la culture telles que le séquençage du gène de l'ARNr 16S ou par séquençage du génome entier des communautés d'endophytes ([Bacon et White, 2000](#)).

Les endophytes bactériens vivent dans les plantes d'une manière inter ou intracellulaire en interagissant biochimiquement et génétiquement avec l'hôte, cette définition élargie rapporte les fonctions principales de ces microorganismes, notamment, la promotion de la croissance et la défense par synthèse des phytohormones, d'enzymes ou des précurseurs de métabolites secondaires des végétaux ainsi que pour fournir un nouveau répertoire caché de produits naturels bioactifs avec des utilisations dans les domaines de l'agrochimie et d'autres applications biotechnologiques ([Vijay et Alan, 2014](#)).

Les bactéries endophytes se retrouvent dans de nombreuses espèces végétales, et elles peuvent être isolées après désinfection des surfaces végétales. Elles comprennent une vaste diversité de bactéries Gram-positive et Gram-négative qui font partie des sections des protoéobactéries, des actinobactéries et des firmicutes. Elles peuvent être classées comme « facultatif » ou « obligatoire ». Les bactéries endophytes facultatives ont au moins un stade de leur cycle de vie dans lequel ils existent en dehors des plantes hôtes. Les bactéries

endophytes obligatoires ou strictes sont strictement dépendantes de la plante hôte pour leur croissance et leur survie et la transmission à d'autres plantes se produit à la verticale ou par des vecteurs (Baldani *et al.*, 1997).

1.2. Principaux genres endophytes bactériens

La variation des bactéries signalées comme endophytes couvre une gamme importante de bactéries appartenant à plusieurs genres, les plus répandus appartiennent principalement aux genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Streptomyces* et *Paenibacillus* (Lodewyckx *et al.*, 2002).

Les *Bacillus* sont des microorganismes environnementaux dont l'habitat prédominant est le sol, ils joueraient un rôle dans les cycles du carbone et de l'azote. La robustesse des spores et la variété physiologique des formes végétatives rendent ces bactéries extrêmement ubiquistes, pouvant être isolées de divers types de sols, qu'ils soient acides, alcalins ou neutres. Les espèces du genre *Bacillus* sont des bacilles pratiquement rectilignes, à extrémités carrées ou arrondies, de taille variable, sporulés, à Gram positif, leur mobilité est variable, parfois capsulés, aérobies ou aéro-anaérobies, le plus souvent catalase positive, donnant une réponse variable au test de l'oxydase (Logan et Halket, 2011; Euzéby, 2004).

Bacillus est fréquemment signalé comme un biofertilisant potentiel en raison de ses caractéristiques PGP (*Plant Growth Promoting*) multifonctionnelles, telles que la solubilisation du phosphate, la production d'acide indole-acétique (AIA) et la production de sidérophores (chélateur du fer) et la capacité de lutte biologique contre les agents pathogènes des plantes. De plus, les biofertilisants contenant des souches de *Bacillus* sont considérés comme importants en raison de leur capacité de formation de spores, permettant leur adaptation à des conditions abiotiques extrêmes, telles que des températures extrêmes, un pH ou une exposition aux pesticides. D'autres études ont également révélé que *Bacillus* a amélioré la croissance des plantes sous stress hydrique et produit une variété de composés qui peuvent être utilisés pour la gestion d'un large éventail d'agents pathogènes des plantes (Ribeiro *et al.*, 2018).

Le genre *Pseudomonas* appartient au groupe des gamma-protéobactéries et forme un vaste ensemble bactérien colonisant les sols, les végétaux et les milieux aquatiques. Ces micro-organismes à Gram négatif, incapables de sporuler, sont principalement aérobies stricts, bien que certaines souches puissent utiliser le nitrate comme accepteur final d'électrons. Leur déplacement est assuré par plusieurs flagelles en position polaire. Les *Pseudomonas* se caractérisent par un métabolisme mésophile et chimioorganotrophe, avec une prédominance d'espèces saprophytes qui se nourrissent de matière organique décomposition ([Bossis et al., 2000](#)).

Pseudomonas, une bactérie abondante dans la rhizosphère qui présente des caractéristiques remarquables favorisant la croissance, telles qu'une meilleure colonisation des racines, la production d'enzymes et de métabolites, la solubilisation des nutriments, la production d'AIA et de sidérophores, agissant comme agent de lutte biologique et favorisant la résistance systémique aux maladies ([Sultana et al., 2024](#)).

Le genre *Burkholderia* (famille *Burkholderiaceae*; classe *Betaproteobacteria*, sous-embranchement des β -protéobactéries) représente l'un des genres bactériens endophytes les plus fréquemment rencontrés chez les plante ([Pal et al., 2022](#)). Ce genre englobe des espèces bactériennes Gram-négatives dotées d'une grande polyvalence génétique et d'une grande adaptabilité à diverses niches écologiques, elles sont capables d'occuper des écosystèmes aussi divers que les sols, les plantes et même les corps animaux et humains en tant qu'agents pathogènes graves. Récemment, les organismes *Burkholderia* ont attiré une attention croissante en tant que composants abondants et fondamentaux de divers écosystèmes ([Manna et al., 2018](#)).

Ce genre est devenu de plus en plus important au cours des dernières décennies en raison de sa capacité à produire d'abondants métabolites secondaires dotés de propriétés antimicrobiennes, insecticides, herbicides ou favorisant la croissance. Plusieurs souches de *Burkholderia* telles que *B. vietnamiensis* et *B. ambifaria* se sont révélées être des agents de lutte biologique potentiels et efficaces. En fait, le mécanisme clé des effets antagonistes de *Burkholderia* contre les agents pathogènes des plantes est la production de métabolites

secondaires antimicrobiens. Les sidérophores produits par *Burkholderia* non seulement présentent une compétition de survie avec les agents pathogènes, mais favorisent également la croissance de la plante (Pal et al., 2022).

Les *Streptomyces* sont des bactéries filamenteuses sporulées omniprésentes dans les sols, ils comprennent plus de 600 espèces connues et produisent une gamme diversifiée de métabolites spécialisés (Worsely et al., 2020). *Streptomyces* spp. comprennent de nombreux saprophytes, dont certains deviennent des endosymbiotes végétaux bénéfiques, mais comprennent également quelques agents pathogènes végétaux. La nature filamenteuse et sporulante des *Streptomyces* leur permettent de survivre dans des conditions environnementales défavorables. Ils semblent donc concurrencer plus efficacement de nombreux autres micro-organismes présents dans la rhizosphère (Vurukonda et al., 2018).

Streptomyces jouent un rôle important dans la rhizosphère végétale en sécrétant une large gamme de produits antimicrobiens qui se caractérise par une large gamme de modes d'action tels que la lyse des parois cellulaires fongiques, la compétition et l'hyperparasitisme. Ces bactéries possèdent également le potentiel de stimuler la croissance des plantes par production des phytohormones telles que l'acide gibbérellique et l'AIA. Des formulations commerciales à base de *Streptomyces* ont déjà été développées avec succès pour lutter contre les phytopathogènes fongiques (Devi et al., 2022).

Paenibacillus est un genre de bactéries en forme de bâtonnet, aérobies ou anaérobies facultatives, appartenant à l'embranchement des *Bacillota*. Son nom latin, signifiant «presque un *Bacillus*», reflète cette histoire, bien que les deux genres aient maintenant été assignés à des familles différentes (Almirón et al., 2025; Dobrzynski et Nazejblo, 2024).

Les membres du genre *Paenibacillus* ont été isolés d'une vaste gamme d'environnements, chauds et froids, oxiques et anoxiques, sur terre et dans l'eau. Cependant, la plupart d'entre eux habitent le sol et s'associent souvent à la rhizosphère des plantes. De nombreuses bactéries appartenant au genre *Paenibacillus* présentent des capacités PGP, telles que la fixation de l'azote, la solubilisation du phosphate et du potassium, la production

de sidérophores et de phytohormones et la dégradation des polysaccharides. De plus, ils jouent un rôle important dans la suppression des phytopathogènes, bactéries et champignons (Dobrzynski et Nازیęblo, 2024). Le genre comprend plus de 150 espèces. *Paenibacillus polymyxa* est la plus étudiée. Il a été rapporté que *P. polymyxa* sécrète l'hormone de croissance végétale AIA, les sidérophores et les polysaccharides extracellulaires, ainsi que sa capacité à fixer l'azote et à dissoudre le phosphore, ce qui favorise la croissance des plantes et augmente les rendements des cultures. Elle peut également produire divers composés antimicrobiens, tels que la polymyxine lipopeptidique contre les bactéries Gram-négatives, les fusaricidines contre les champignons, ainsi que des enzymes hydrolytiques, notamment des cellulases, des protéases et des chitinases. En raison de ces propriétés, *P. polymyxa* est utilisé depuis longtemps comme biofertilisant, ainsi que comme agent de lutte biologique contre les agents pathogènes des plantes (Almirón et al., 2025 ; Cai et al., 2024).

1.3. Caractéristiques des bactéries endophytes

Les caractéristiques communes des endophytes incluent la capacité de synthétiser des hormones végétales telles que l'acide indole-3-acétique, de solubiliser le phosphate, de sécréter des sidérophores et de conférer aux plantes une tolérance aux stress biotiques et abiotiques (kandel et al., 2017).

1.3.1. Production des phytohormones

La capacité de production de phytohormones (auxines) est largement répandue chez les plantes et les bactéries associées aux plantes. Leur production est considérée parmi les mécanismes les plus efficaces par lesquels les bactéries exercent leur effet de promotion de la croissance des plantes (Martínez-Viveros et al., 2010).

Nombreuses bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB) peuvent synthétiser la cytokinine, la gibbérelline, l'acide salicylique, l'auxine et l'éthylène favorisant ainsi l'accumulation de nutriments et le métabolisme des plantes hôtes. Des études récentes

explorant le rôle potentiel des hormones végétales libérées par les bactéries endophytes ont démontré que la colonisation endophyte constitue un outil clé par lequel elles améliorent la croissance des plantes et elles régulent leurs processus physiologiques (Narula *et al.*, 2006).

L'acide indole acétique (AIA) est le plus important du groupe des auxines et quantitativement le plus produit par les PGPB (Ashrafuzzaman *et al.*, 2009). Il joue un rôle crucial en tant que molécule de signal dans la régulation du développement des plantes, agissant sur l'organogenèse, les réponses trophiques, les réponses cellulaires telles que l'expansion des cellules, la division, la différenciation et la régulation des gènes (Ryu et Patten, 2008). Le rôle de l'AIA dans la stimulation de la croissance est obtenu en imitant l'effet de la bactérie par l'application directe de l'AIA sur les racines (Narula *et al.*, 2006).

I.3.2. Solubilisation du phosphate

Le phosphore est l'élément clé le plus important pour la nutrition des plantes, après l'azote. Il joue un rôle important dans la quasi-totalité des processus métaboliques majeurs des plantes, notamment la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration. Bien que le phosphore soit abondant dans les sols sous forme organique et inorganique, il constitue un facteur limitant majeur pour la croissance des plantes, car il est indisponible pour l'absorption racinaire (Sharma *et al.*, 2013).

La solubilisation du phosphate est une caractéristique commune aux bactéries endophytes (Maheshwari *et al.*, 2013). Le phosphore joue un rôle fondamental dans la régulation des réponses physiologiques et l'amélioration de la tolérance des plantes aux stress abiotiques, tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse, l'engorgement, les fortes concentrations de CO₂ et la toxicité des métaux lourds (Khan *et al.*, 2023).

I.3.3. Sécrétion des sidérophores

Afin d'obtenir le fer nécessaire à leur croissance et à leur développement, certaines bactéries endophytes synthétisent des molécules de faible poids moléculaire liant le fer,

appelées sidérophores (chélateurs). Ce sont des molécules de faible poids moléculaire, généralement compris entre 500 et 1 500 daltons, et présentant une forte affinité de liaison pour le fer (III). Donc ces molécules lient le fer présent dans les minéraux ou les composés organiques insolubles, le rendant ainsi disponible (Deb et Tatung, 2024 ; Compant *et al.*, 2010). De plus, les bactéries productrices de sidérophores peuvent favoriser la croissance des plantes, soit directement en améliorant la nutrition en fer des plantes, soit indirectement en limitant sa disponibilité pour les phytopathogènes, ce qui inhibe leur croissance (Ramakrishna *et al.*, 2019).

I.3.4. Fixation de nitrogène

La fixation de l'azote est le cycle biologique le plus important. La présence d'azote dans des molécules autres que N_2 est souvent un facteur limitant pour la croissance des plantes. La fixation s'effectue par des processus industriels, atmosphériques et biologiques nombreuses recherches ont montré que les bactéries endophytes travaillent en symbiose avec eux et peuvent utiliser l'enzyme nitrogénase pour fixer l'azote atmosphérique en ammoniac (Renugadevi *et al.*, 2024).

L'utilisation de bactéries endophytes fixatrices d'azote (N_2) comme biofertilisant s'est imposée comme l'une des méthodes les plus efficaces et les plus respectueuses de l'environnement pour accroître la croissance et le rendement des cultures. Les bactéries endophytes diazotrophes fournissent d'avantage d'azote fixé que les bactéries rhizosphériques, car l'intérieur des plantes constitue une niche plus propice à la fixation de l'azote grâce à la faible pression partielle en oxygène et à l'accès direct des plantes à l'azote fixé (Maheshwari *et al.*, 2013).

I.4. Mécanisme de colonisation des plantes par les bactéries endophytes

La colonisation est une étape clé pour limiter l'effet de biocontrôle des micro-organismes bénéfiques chez les plantes. Selon la souche, diverses voies de colonisation ont été décrites et des interactions spécifiques ont été suggérées. Plusieurs de ces voies

impliquent des mécanismes passifs ou actifs permettant aux bactéries de migrer du rhizoplan vers la couche de cellules corticales (Fig.01) (Zhang *et al.*, 2022).

Les endophytes bactériens peuvent pénétrer dans les graines de différentes manières. Elles peuvent être transmises des parties végétatives de la plante à la graine par des connexions vasculaires depuis la plante mère, via le funicule et la chalaze, jusqu'à l'endosperme de la graine, ainsi que par le micropyle. Ces endophytes se mobilisent et se développent probablement dans les plantules en développement pendant la germination et la croissance précoce des plantules. Les exsudats végétaux alimentent les activités microbiennes dans la rhizosphère, ce qui facilite la fixation et l'entrée des bactéries dans les racines des plantes (Kandel *et al.*, 2017).

La colonisation réussie par les endophytes est affectée par différents facteurs, notamment le type de tissu végétal, le génotype de la plante, le taxon microbien et le type de souche, ainsi que les conditions environnementales biotiques et abiotiques (Mengistu, 2020).

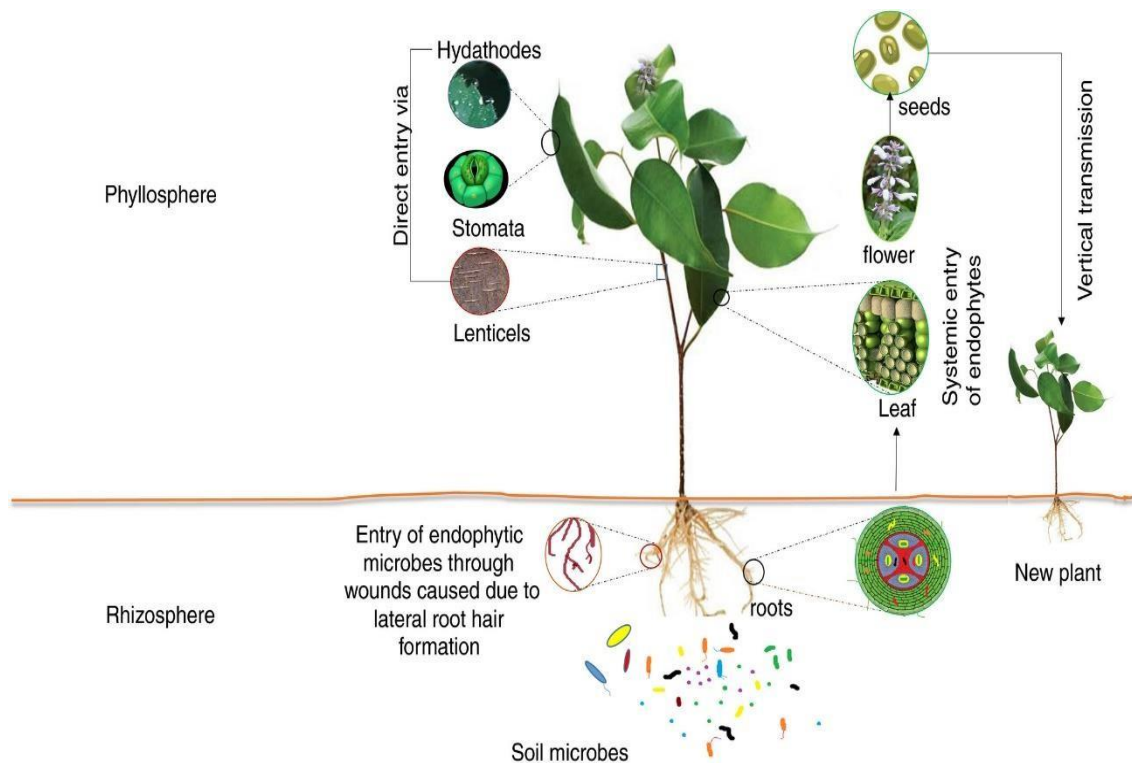


Figure 01 : Colonisation des plantes par les endophytes (Lata *et al.*, 2018).

Les endophytes des graines possèdent souvent des caractéristiques intéressantes exploitables dans de nombreuses applications biotechnologiques. Des endophytes bactériens appartenant à plusieurs genres, tels qu'*Azoarcus*, *Burkholderia*, *Gluconobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Pantoea* et *Rahnella*, ont été découverts dans de nombreuses plantes, facilitant leur croissance en conditions de pauvreté nutritionnelle (kanel *et al.*, 2017).

Les endophytes ont le potentiel d'apporter des changements rapides et révolutionnaires dans le domaine de l'agriculture. Les endophytes bactériens et fongiques, qui offrent de nombreux avantages à la plante hôte, constituent la base d'une approche respectueuse de l'environnement pour la promotion de la croissance, la lutte biologique, la suppression des maladies, la tolérance au stress et l'amélioration des pratiques de gestion agricole (Burragoni et Jeon, 2021).

Le tableau 01 représente les effets bénéfiques de l'interaction entre certaines bactéries endophytes et leurs plantes hôtes.

Tableau 01 : Effets bénéfiques de l'association de quelques bactéries endophytes et leurs plantes hôtes.

Plante hôte	Bactéries endophytes	Avantages associés	Références
Riz	<i>Burkholderia</i> sp. <i>Herbaspirillum seropedicae</i>	Augmentation de la production céréalière ; fixation de l'azote ; synthèse d'AIA.	Bao et al. (2013) Guimarães et al. (2013)
Betterave	<i>Bacillus pumilus</i> <i>Chryseobacterium indologene</i> <i>Acinetobacter johnsonii</i>	Augmentation de la concentration de glucides	Shi et al. (2010)
Chou	<i>Enterobacter</i> sp. <i>Herbaspirillum</i> sp.	Promotion de la croissance	Zakria et al. (2008)
Maïs	<i>Azospirillum brasilense</i> <i>Burkholderia cepacia</i>	Fixation de l'azote ; Synthèse d'AIA ;	Shiomi et al. (2008) Wang et al. (2010)

Tableau 01 (Suite)

Plante hôte	Bactéries endophytes	Avantages associés	Références
Soja	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> <i>Bacillus japonicum</i> <i>Azospirillum brasilense</i>	Production de sidérophores ; Synthèse d'AIA; Activité antifongique; Fixation de l'azote.	Hungria et al. (2013) Sharma et al. (2013)
Blé	<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Arthrobacter</i> sp. <i>Burkholderia cepacia</i> <i>Azospirillum</i> sp.	Synthèse d'AIA ; Solubilisation du phosphate ; Promotion de la croissance ; Réduction de l'évapotranspiration des grains.	Hungria et al. (2011) Upadhyay et al. (2008) Wang et al. (2010)
Palmier dattier	<i>Bacillus subtilis</i> <i>Enterobacter</i> spp.	La capacité à aider les plantes à pousser dans des conditions salines ; Production de l'enzyme aminocyclopropane-1-acide carboxylique désaminase et l'hormone de régulation de la croissance des plantes IAA.	Yaish et Antony (2015)
Gudushi (<i>Tinospora Cordifolia</i>)	<i>Bacillus</i> <i>Aneurinibacillus</i> <i>Pseudomonas</i>	Potentiel de synthèse de métabolites bioactifs lutter contre les maladies et promouvoir la santé humaine, animale et végétale Développer de nouveaux médicaments, antibiotiques, biofertilisants, biopesticides, etc.	Duhan et al. (2020)

II. Bactéries endophytes et protection des plantes contre le stress abiotique

II.1. Principaux stress abiotiques

Le stress abiotique constitue un défi croissant pour la production agricole dans le monde entier. Les stress abiotiques les plus courants incluent la température, la sécheresse, la salinité et les polluants chimiques en particulier les métaux lourds. Ces stress peuvent entraîner des modifications du métabolome et du transcriptome, ce qui altère les exsudats des racines et des feuilles et, par conséquent, influence la communauté microbienne associée aux plantes (kamran *et al.*, 2022).

II.1.1. Température

La température est l'un des facteurs importants du maintien du métabolisme cellulaire, et son élévation au-dessus des niveaux optimaux est perçue par les plantes comme un stress thermique. Le stress thermique est une augmentation de la température au-delà d'un certain niveau pendant une période suffisante pour causer des dommages irréparables à la santé des plantes (Imran *et al.*, 2021). Quand les plantes sont soumises à des températures sub-optimales (entre 10 et 20°C), la croissance et le développement se ralentissent, à des températures dites froides (entre 0 et 10°C), des dommages tissulaires et cellulaires apparaissent et à des températures négatives, les parties aériennes meurent (Haichour, 2009). Dans les zones arides et semi-arides d'altitude, le stress thermique peut intervenir même en début du cycle, Karou *et al.* (1998) observent une forte réduction du nombre de plantes levées par unité de surface, suite aux effets des hautes températures automnales.

II.1.2. Sécheresse

Une sécheresse est décrite comme une période pendant laquelle il n'y a pas suffisamment d'eau disponible pour qu'un organisme ou un environnement fonctionne au mieux. La sécheresse est l'un des stress abiotiques les plus graves et les plus émergents qui affectent la croissance et la productivité des plantes en affectant plusieurs processus physiologiques et métaboliques des plantes cultivées. Le stress dû à la sécheresse a des

répercussions considérables sur la physiologie des racines, la structure des feuilles, l'absorption des nutriments, l'activité photosynthétique et la germination des plantules, entraînant une diminution globale de la croissance des cultures agricoles (Verma *et al.*, 2021).

Plusieurs méthodes sont utilisées pour améliorer la résistance des plantes à la sécheresse. L'interaction synergique avec les micro-organismes est l'un des mécanismes de défense innés de la plante contre ce type de stress abiotiques (Tufail *et al.*, 2022).

II.1.3. Salinité

Le stress salin est un facteur environnemental très important limitant la croissance et la productivité agricoles et peut aussi réduire l'activité microbienne. La forte salinité du sol est principalement due à la présence d'une forte concentration en chlorure de sodium, qui est un facteur limitant de la croissance (Zhang *et al.*, 2023).

De nombreuses études ont rapporté que des niveaux élevés de salinité du sol peuvent inhiber la germination des graines, réduire considérablement la croissance des racines et des pousses, ainsi que diminuer la photosynthèse des plantes, la conductance stomatique, la teneur en chlorophylle et l'absorption de minéraux (Peng *et al.*, 2023).

En réponse au stress salin, les plantes activent leur système de défense antioxydant, notamment par l'augmentation de l'activité de la superoxyde dismutase, la capacité de piégeage des radicaux libres, ainsi que la production de composés phénoliques et de flavonoïdes. Ces mécanismes contribuent à atténuer les effets de la salinité en régulant la production des espèces réactives de l'oxygène (Asif *et al.*, 2023).

II.1.4. Métaux lourds

Le stress des métaux lourds est l'un des défis actuels du stress abiotique. Comme les métaux lourds peuvent se combiner aux ions organiques ou inorganiques du sol pour former des complexes plus stables, leur accumulation et leur autorisation peuvent non seulement réduire le nombre de micro-organismes dans le sol, mais aussi perturber la croissance

normale des plantes. Les plantes sont soumises à des stress courants liés aux métaux lourds, notamment le cadmium, le chrome et le cuivre.

Le cadmium est l'un des métaux dangereux les plus toxiques, sa demi-vie dans la plante pouvant atteindre 25 à 30 ans . Selon une étude, la pollution au cadmium dans les terres cultivées atteint 7 %, et la plupart de ces niveaux sont même très élevés. La contamination des sols et de l'eau par les métaux lourds est devenue un problème majeur à l'échelle mondiale. La bioconcentration et la bioamplification subséquente des métaux lourds, ainsi que les niveaux élevés de toxicité qu'ils confèrent aux organismes biologiques, soulignent la nécessité d'éliminer les métaux lourds des sols et de l'eau contaminés (Cui *et al.*, 2024).

Les bactéries endophytes aident les plantes à résister à ces polluants par plusieurs mécanismes comme l'adsorption biologique, la méthylation, les réactions redox, la biolixiviation, la bioprécipitation et la biosynthèse (Liu *et al.*, 2024).

II.2. Adaptation et voie métaboliques développées par les endophytes face aux stress abiotiques

Les endophytes sont capables de produire des métabolites utiles tels que le fer (sidérophores) et l'azote à partir de l'environnement, ou de générer des phytohormones régulatrices de croissance telles que les auxines, les cytokinines, l'acide gibbérélique et l'éthylène. Ces endophytes augmentent l'absorption des nutriments par les plantes et induisent leur résistance aux pathogènes, au stress osmotique, aux métaux lourds, aux contaminants xénobiotiques et à d'autres formes de stress abiotique (Aleynova et Kiselev, 2023).

Les voies métaboliques développées par les endophytes face aux stress abiotiques sont illustrés par la figure 02 élaborée par Anand *et al.* (2023).

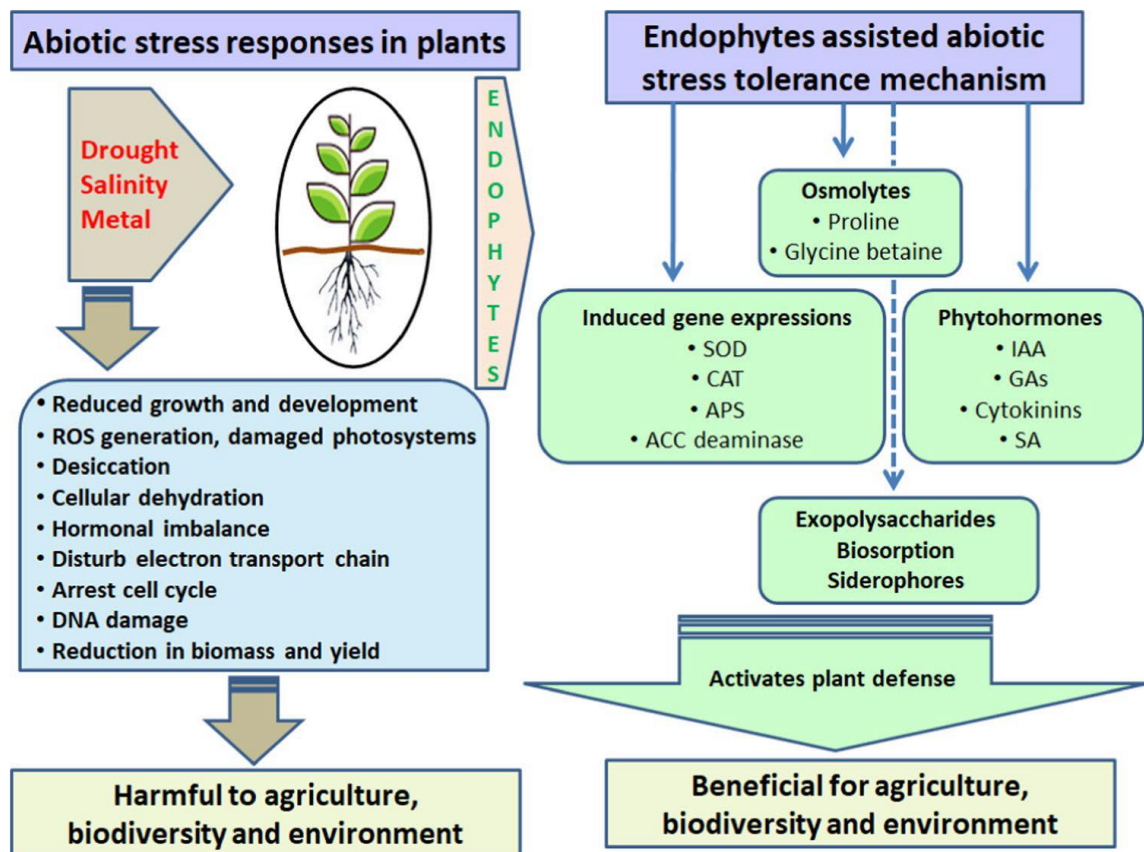


Figure 02 : Vue d'ensemble de la réponse des plantes au stress abiotique (Anand *et al.*, 2023).

(à gauche) : un stress abiotique prolongé (sécheresse, salinité et métaux lourds) provoque la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), la dessiccation, la déshydratation cellulaire, des déséquilibres hormonaux, etc., ce qui limite la croissance et la productivité des plantes.

(milieu endophytique – à droite) : dans des conditions de stress abiotique, les endophytes déclenchent la production d'osmolytes (comme la proline, la bétaine glycine, etc.), la sécrétion de phytohormones (acide indole acétique, cytokinines, gibbérellines), et induisent l'expression de gènes impliqués dans la défense des plantes.

III. Bactéries endophytes et protection des plantes contre le stress biotique

III.1. Principaux stress biotiques

Le stress biotique chez les plantes est causé par des organismes vivants, notamment des virus, des bactéries, des champignons, des nématodes, des insectes, des arachnides et des mauvaises herbes. Les agents responsables du stress biotique privent directement leur hôte de ses nutriments et peuvent entraîner la mort des plantes. Ce stress peut devenir

majeur en raison des pertes avant et après récolte. Malgré l'absence de système immunitaire adaptatif, les plantes peuvent contrer les stress biotiques en adoptant des stratégies sophistiquées. Les mécanismes de défense qui agissent contre ces stress sont contrôlés génétiquement par le code génétique des plantes. Les gènes de résistance à ces stress biotiques, présents dans le génome végétal (Gull *et al.*, 2019).

III.1.1. Phytopathogènes

Les phytopathogènes (bactéries, champignons et virus) induisent un stress biotique chez les plantes. Ces agents pathogènes envahissent la plante par les racines, les stomates ou les plaies ouvertes en colonisant le faisceau vasculaire du xylème, obstruant ainsi le flux d'eau et provoquant un stress hydrique dû au dysfonctionnement du xylème, ce qui entraîne à terme une maladie vasculaire. Certains agents pathogènes utilisent l'haustorium pour priver l'hôte de nutriments via une interface biotrophique, inhibant ainsi la croissance de la plante en raison du stress dû à une carence en nutriments et de l'apparition de maladies telles que la rouille et l'oïdium (Narayanan *et al.*, 2022).

III.1.2. Parasites et nématodes

Les nématodes se nourrissent du contenu des cellules végétales et peuvent se nourrir de toutes les parties de la plante. Les nématodes parasites des plantes, quant à eux, causent principalement des maladies telluriques et attaquent le système racinaire des plantes. Ils provoquent des symptômes liés à une carence en nutriments, tels que le flétrissement ou le retard de croissance. Les parasites produisent non seulement des lésions locales, mais aussi des dommages systémiques qui provoquent un retard de croissance, une chlorose et des malformations affectant différentes parties de la plante, bien qu'ils tuent rarement leurs hôtes (García-Montelongo *et al.*, 2023).

III.1.3. Insectes ravageurs et mauvaises herbes

Les insectes ravageurs et les mauvaises herbes représentent des stress biotiques majeurs pour les plantes. Les insectes s'attaquent aux différentes parties de la plante, provoquant des dommages mécaniques, la perte de tissus, voire la transmission de maladies. Quant aux mauvaises herbes, elles entrent en compétition directe avec les plantes cultivées pour les ressources essentielles telles que la lumière, l'eau et les nutriments, ce qui limite leur croissance et leur productivité. Ces agents biotiques perturbent ainsi le développement normal des plantes et compromettent les rendements agricoles (Biswas et Das, 2024).

III.2. Interaction des endophytes avec les pathogènes et mécanismes de résistance

La capacité des endophytes bactériens à protéger les plantes contre les agents pathogènes s'exerce par des mécanismes directs, tels que la libération de composés antimicrobiens tels que les antibiotiques, les enzymes hydrolytiques et d'autres métabolites secondaires, et par des mécanismes indirects liés à la compétition avec les agents pathogènes pour l'espace et les nutriments, ainsi qu'à leur capacité à moduler les défenses des plantes (Oukala *et al.*, 2021).

III.2.1. Substances antimicrobiennes

L'antibiose désigne généralement la production de composés bioactifs, tels que les antibiotiques, qui ciblent et inhibent la croissance des agents pathogènes nocifs. Ces composés peuvent être produits par divers microorganismes, notamment les endophytes bactériens, qui résident dans les tissus végétaux et contribuent à la santé des plantes en les protégeant contre les agents pathogènes. Les endophytes bactériens, tels que *Pseudomonas fluorescens*, *Azospirillum brasilense* et *Bacillus subtilis*, sont connus pour produire divers composés bioactifs, notamment des antibiotiques, des sidérophores et des enzymes, qui inhibent directement la croissance des agents pathogènes (Najjar, 2025).

III.2.2. Compétition pour les nutriments et l'espace

Les bactéries endophytes peuvent inhiber les agents pathogènes par compétition pour les nutriments et l'espace. Les nutriments sont la principale source qui favorise la germination des spores et régule la croissance des agents pathogènes ou des endophytes chez l'hôte. Les agents pathogènes biotrophes (qui se nourrissent de cellules vivantes de la plante hôte) et nécrotrophes (qui tuent les cellules végétales pour se nourrir de leurs tissus morts) se procurent des nutriments spécifiques à partir d'organismes vivants ou morts défectueux présents dans l'environnement. La présence de nutriments exsudatifs provenant des blessures, des ouvertures stomatiques, des tissus floraux sénescents et des tissus hôtes morts des plantes constitue des niches propices à l'invasion de l'hôte par les microorganismes. Les endophytes occupent ces niches et entrent en compétition avec l'agent pathogène en acquérant les nutriments essentiels et l'espace dans la plante, empêchant ainsi l'infection de l'hôte (Narayanan *et al.*, 2022).

III.2.3. Modulation des défenses des plantes

Les plantes adaptent des mécanismes de défense locaux ou systémiques pour contrôler les agents pathogènes, tels que la résistance systémique acquise (RSA) et la résistance systémique induite (RSI); La RSI est déclenchée par des rhizobactéries ou d'autres microorganismes non pathogènes, tandis que les microorganismes pathogènes ou les composés chimiques déclenchent la RSA. La RSI est exploitée par les voies de l'acide jasmonique ou de l'éthylène, et la RSA est régulée par les voies de signalisation dépendantes de l'acide salicylique suivant l'expression des gènes des protéines liées à la pathogénèse. La résistance systémique induite est une forme de résistance stimulée, spécifiquement par les PGPB (Kloepper *et al.*, 2004).

III.2.4. Parasitisme des agents pathogènes

Certaines bactéries endophytes peuvent parasiter ou attaquer directement les agents pathogènes des plantes, offrant ainsi un moyen efficace de lutte contre ces derniers. Ces

relations parasitaires sont souvent établies par la production d'enzymes qui dégradent les parois cellulaires ou d'autres composants essentiels de l'agent pathogène. Par exemple, les espèces de *Bacillus* peuvent attaquer les bactéries et les champignons pathogènes en concurrençant l'espace et les ressources, ou en produisant des bactériocines et des enzymes lytiques qui tuent directement le pathogène. Par exemple, il a été démontré que des souches de *Bacillus* contrôlent le flétrissement bactérien des tomates et d'autres cultures en attaquant directement le pathogène *Ralstonia solanacearum* (Najjar, 2025).

Chapitre II :

Matériel et

Méthodes

Les travaux expérimentaux de la présente étude ont été réalisés au niveau du Laboratoire de Microbiologie de la Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et Sciences de la Terre et de l'Univers, Université 8 Mai 1945 Guelma.

I. Matériel biologique

I.1. Choix et origine des bactéries endophytes étudiées

Quatre isolats bactériens appartenant au genre *Bacillus* ont été choisis pour la présente étude : B1, B2, B3, et B4. Ces isolats ont été obtenus à partir des racines d'*Allium sativum* L. et d'*Origanum vulgare* L. cultivés dans la région de Guelma (Tableau 02).

Le choix de ces bactéries a été basé sur :

- ✓ Leur capacité à produire des phytohormones comme les auxines ;
- ✓ Leur rôle important dans la promotion de la croissance des plantes ;
- ✓ Leur habitude à sécréter des enzymes hydrolytiques.

I.2. Confirmation de la pureté des isolats endophytes

Afin de vérifier la pureté des isolats bactériens, nous avons d'abord procédé à une revivification de chaque isolat en introduisant des colonies dans des tubes contenant chacun 5 ml de Luria-Bertani (LB). Cette étape a été suivie d'un isolement sur la gélose nutritive (GN). La vérification de certains caractères morphologiques et biochimiques a été effectuée afin de confirmer la pureté des isolats.

II. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress abiotiques

II.1. Préparation des cultures bactériennes

- Inoculer les bactéries endophytes dans un milieu liquide LB (Luria Bertani) et incubé à 30 °C avec agitation (150 rpm) pendant 18-24 heures afin d'obtenir une culture exponentielle ;
- Ajuster la densité optique des cultures à environ 0,5 (OD600) afin de normaliser les concentrations bactériennes avant l'exposition aux différents stress.

Tableau 02 : Origine des isolats bactériens.

Isolats bactériens	Origine		Date d'isolement	Méthode de conservation
<i>Bacillus</i> sp.	B1	Racines d' <i>Origanum vulgare</i> L.	13/02/2024	GN inclinée
	B2	Racines d' <i>Allium sativum</i> L.	13/02/2024	
	B3	Racines d' <i>Allium sativum</i> L.	13/02/2024	
	B4	Racines d' <i>Origanum vulgare</i> L.	19/02/2024	

GN : Gélose nutritive

II.2. Induction d'un stress salin

- Cultiver les isolats dans un bouillon tryptone soja (TSB) ;
- Préparer une série de milieux LB avec des concentrations croissantes de NaCl (0, 50, 100, 200, and 400 mM) ;
- Inoculer 1 mL de la culture bactérienne normalisée dans 9 mL de milieu salin ;
- Incuber à 30 °C avec agitation pendant 5 jours ;
- Mesurer la croissance en suivant l'OD600 à intervalles réguliers (24 h) ;
- Comparer avec le contrôle non stressé et calculer le pourcentage de survie ([Shahid et al., 2022](#)).

II.3. Induction d'un stress de sécheresse

- Ensemencer des boîtes de pétri contenant une couche de 2 mm de GN par 0,2 mL des cultures jeunes ;
- Incuber à température ambiante pendant 4 à 8 semaines (jusqu'à ce que le milieu de culture soit complètement sec) ;
- Les cultures bactériennes ont été évaluées pour leur tolérance à la sécheresse après 4 à 8 semaines ;
- Des aliquotes de 1 ml d'eau distillée stérile ont été placées sur du matériel cellulaire bactérien sec pendant 15 minutes ;
- Ces aliquotes ont été récupérés par pipetage et ensemencés sur des GN fraîches ;
- Dénombrer les colonies obtenues après incubation à 17°C ([Hirsch et al., 2004](#)).

II.4. Induction d'un stress phosphaté

L'agar de Pikovskaya a été utilisé pour tester la capacité des bactéries à solubiliser le phosphate (Weinand *et al.*, 2023).

- Préparer des cultures jeunes des isolats bactériens dans le TSB ;
- Déposer un volume de 1 μ L de culture sur la gélose Pikovskaya et incubée à 28 °C pendant 10 jours dans l'obscurité ;
- La zone claire qui sera formée autour des colonies indique que les bactéries sont solubilisatrices de phosphate.

II.5. Induction d'un stress par les métaux lourds

II.5.1. Préparation des solutions des métaux lourds testés

Dans la présente étude nous avons étudié la tolérance des isolats endophytes aux métaux lourds suivants : le cuivre et le cadmium. Des solutions mères de CuSO_4 et de CdSO_4 contenant 1 M et 0,1 M ont été préparées dans de l'eau distillée, puis stérilisée par filtration sur membrane (0,2 μ m). Après dilution des solutions mères métalliques, les concentrations des métaux se répartissent dans les solutions filles entre 0,01 et 500 mM (Soto-Varela *et al.*, 2024).

II.5.2. Étude de l'effet des métaux lourds

Afin de déterminer quantitativement l'effet des métaux lourds sur les bactéries choisies, nous avons utilisé la méthode de diffusion en milieu liquide :

- Mélanger V/V de chaque concentration du métal avec l'inoculum bactérien ajusté ;
- Incuber avec agitation à 37° C;
- Surveillez la croissance bactérienne à différents intervalles de temps (1, 2, 3, 4, 7, 8, 9 et 10 jours) et mesurer la croissance bactérienne à une densité optique DO = 600 nm
- Notez la concentration minimale où aucune croissance n'est observée (CMI : Concentration Inhibitrice Minimale) ;
- Des témoins de croissance pour chaque souche bactérienne sont préparés dans le bouillon LB sans agents chimiques ;
- Des témoins négatifs sont préparés également avec milieu LB additionné des agents

chimiques sans culture bactérienne.

II.5.3. Production des exopolysaccharides (EPS)

Les EPS jouent un rôle important dans la tolérance aux agents toxiques, y compris les métaux lourds. Afin de déterminer un des mécanismes de tolérances de nos isolats endophytes aux métaux lourds, les EPS ont été dosés pour toutes les concentrations du cuivre et de cadmium selon la méthode du phénol-soufre ([Toschkova, 2022](#)) Le principe de la méthode est basé sur la réaction entre les sucres et l'acide sulfurique en présence de phénol, donnant une coloration jaune-orange mesurable par spectrophotométrie.

Le dosage des EPS a été réalisé comme suit :

- Centrifuger la culture bactérienne (10 000 rpm, 10 min) ;
- Précipiter les EPS en ajoutant 3 volumes d'éthanol absolu, laisser à 4°C pendant 24h ;
- Centrifuger et récupérer le culot ;
- Ajouter 0,5 mL d'échantillon, 0,5 mL de phénol à 5% et 2,5 mL d'acide sulfurique concentré ;
- Mélanger et laisser reposer 10 min à température ambiante ;
- Lire l'absorbance à 490 nm contre un blanc ;
- Déduire la concentration d'EPS en utilisant une courbe étalon de glucose.

II.6. Induction de stress par l'herbicide Mustang 360 S

II.6.1. Préparation des concentrations filles

Mustang 360 S est un herbicide commercial contenant 17,4 mM de Florasulam et 900 mM de 2,4-D ester. Il est utilisé pour le désherbage des cultures céréalières, notamment le blé et l'orge, afin de lutter contre les mauvaises herbes dicotylédones annuelles et vivaces. En Algérie, il est couramment employé dans les zones agricoles à forte production céréalière. Cet herbicide est apprécié pour son efficacité à faible dose et sa rapidité d'action, bien qu'une utilisation répétée et non maîtrisée puisse entraîner des risques de pollution

environnementale et de résistance chez certaines espèces adventices (Szymańska *et al.*, 2014).

La tolérance des isolats endophytes à l'herbicide Mustang 360 S a été testée par utilisation de la méthode de diffusion en milieu liquide. Des solutions filles réparties entre 15 et 1200 µL/mL ont été préparées à partir de la solution commerciale de l'herbicide pur.

II.6.2. Étude de l'effet de l'herbicide Mustang 360 S

Afin de déterminer quantitativement l'effet de l'herbicide Mustang 360 S sur les bactéries choisies, nous avons utilisé le même protocole décrit dans la partie § II.5.

III. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress biotiques

La résistance des bactéries endophytes aux stress biotiques a été évaluée par des interactions antimicrobiennes. Ces interactions ont été étudiées en mettant en évidence l'activité antimicrobienne des endophytes contre le champignon responsable de la pourriture grise *Botrytis cinerea* et les bactéries *Klebsiella oxytoca*, *Escherichia coli*, et *Citrobacter freundii*. Les souches cibles proviennent de différentes sources environnementales (sol, eau et plante), permettant ainsi de tester la robustesse des endophytes face à une diversité de compétiteurs microbiens. Cette approche vise à comprendre le potentiel des endophytes à résister ou à inhiber la croissance de microorganismes compétiteurs, reflétant leur capacité d'adaptation aux stress biotiques dans leur environnement naturel. Les méthodes utilisées sont le test de diffusion sur milieu gélosé pour l'activité antifongique et le test de croissement pour l'activité antibactérienne (Skowronek *et al.*, 2020 ; Silva *et al.*, 2020).

III.1. Interaction isolats endophytes-*Botrytis cinerea*

L'interaction entre les souches endophytes B1, B2, B3 et B4 et le phytopathogène *Botrytis cinerea* a été déterminée en suivant la technique décrite par Silva *et al.* (2020).

Un cylindre d'environ 5 mm d'une culture de *Botrytis cinerea* est placé sur un côté de la gélose dextrosée à la pomme de terre (PDA). Les isolats bactériens sont ensemencés par spot dans l'autre côté opposé de la boîte. Les boîtes de Pétri sont incubées pendant sept jours à 28 °C. Le contrôle consistait en une gélose PDA contenant uniquement le

phytopathogène. Le pourcentage d'inhibition a été déterminé après mesure de la zone d'inhibition de la croissance fongique.

III.2. Interaction isolats endophytes- Bactéries environnementales

L'interaction entre les isolats endophytes B1, B2, B3 et B4 et les bactéries *Escherichia coli*, *Klebsiella oxytoca* et *Citrobacter freundii* a été déterminée en suivant la technique décrite par Skowronek *et al.* (2020).

Les isolats bactériens et les souches à tester ont été cultivés séparément dans un milieu LB liquide pendant deux jours à 20 °C afin de préparer les inoculums pour les tests de croisement. Chaque isolat a ensuite été subinoculé en ligne médiane sur la gélose LB. Chacune des souches à testée a été ensemencée en lignes perpendiculaires de part et d'autre de la ligne de l'isolat endophyte. Les géloses ont été incubées à 20 °C pendant 72 heures. Le potentiel antibactérien des isolats endophytes a été mesuré (en mm) de gauche et de droite en tant que zone d'inhibition.

IV. Analyse statistique

Afin de comparer la capacité des isolats bactériens à résister aux différents stress, les résultats sont soumis au test ANOVA à un critère (AV1) (La normalité des distributions a été évaluée préalablement par la valeur W de Shapiro-Wilk's, les distributions étant la plupart du temps symétriques). Les différences ont été considérées significatives à une probabilité $p \leq 0,05$. L'étude statistique a été réalisée par le logiciel statistique SPSS 25.0.

La figure 03 illustre le protocole expérimental réalisé dans la présente étude.

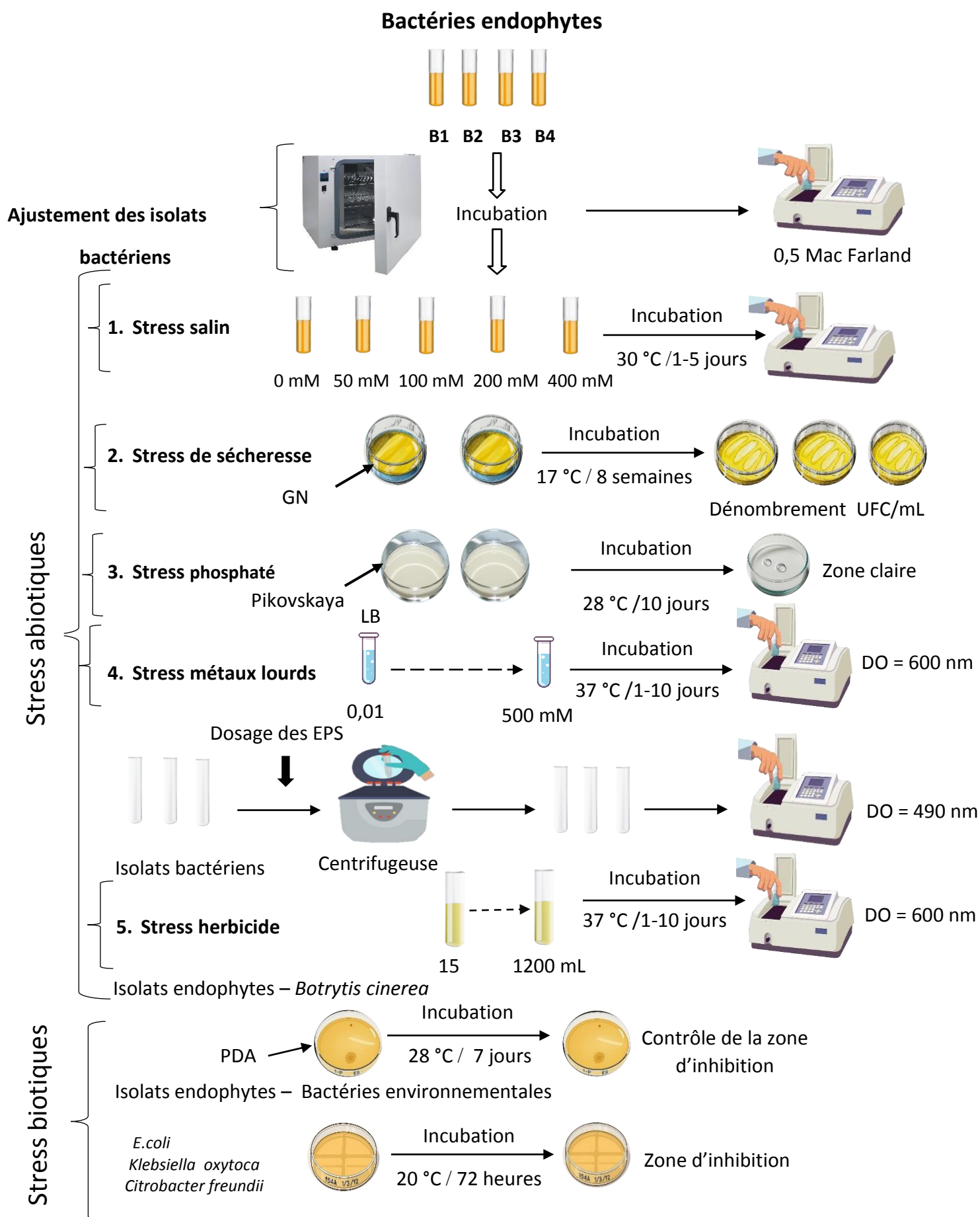


Figure 03 : Étude de la capacité des bactéries endophytes à résister aux stress abiotiques et biotiques.

Chapitre III :

Résultats et

Discussions

I. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress abiotiques

I.1. Réponse au stress salin

Après 5 jours de contact, les quatre isolats de *Bacillus* testés ont montré des taux de survie importants vis-à-vis de différentes concentrations de NaCl. Une capacité de survie totale (100 %) a été observée avec les concentrations les plus élevées (200 mM et 400 mM) chez les isolats B1 et B4. Dans la majorité des cas le taux de survie des isolats oscille entre 80 et 95 % ($p > 0,05$) (Fig. 04).

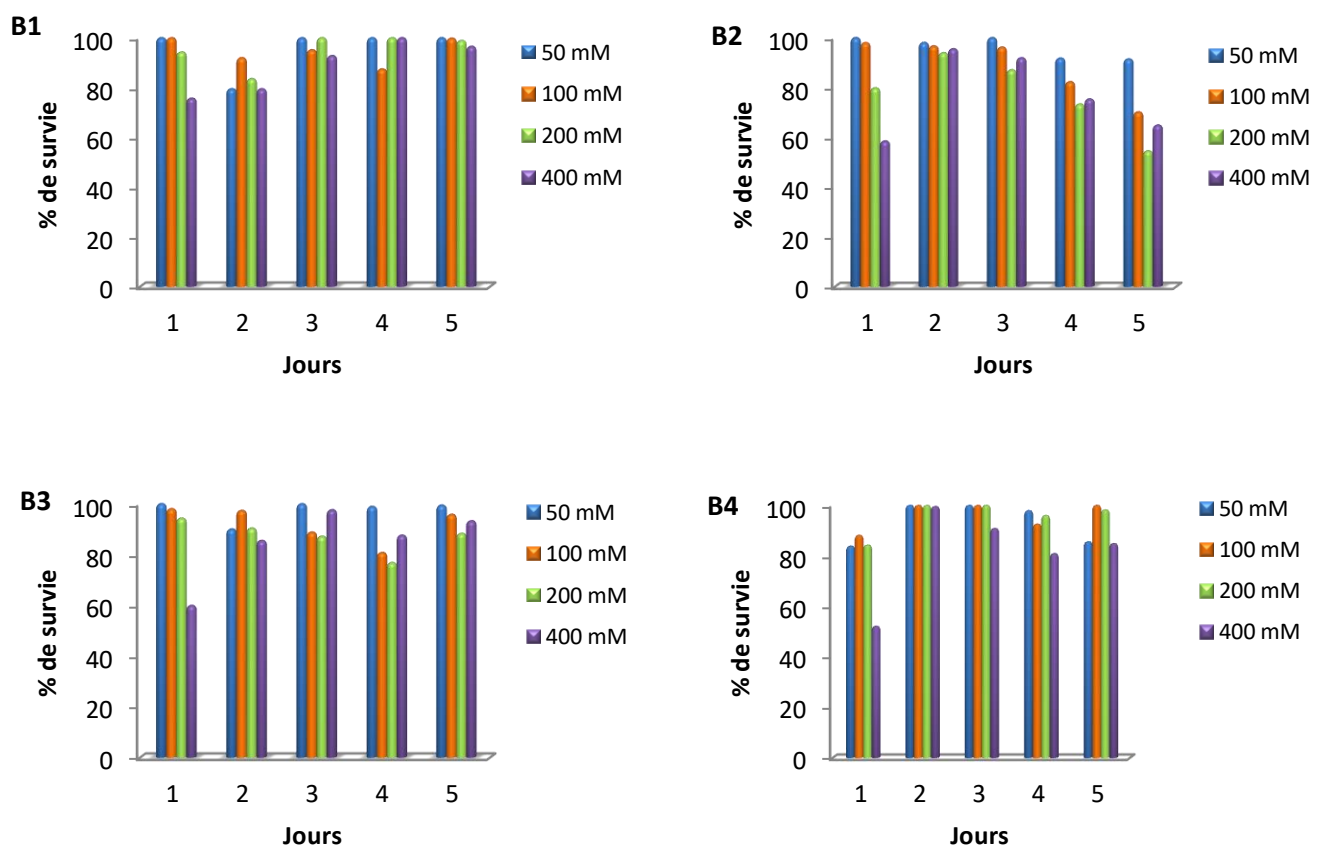


Figure 04 : Résistance des bactéries endophytes au stress salin.

La salinité constitue l'un des stress abiotiques majeurs affectant la croissance des plantes et la productivité agricole dans de nombreuses régions du monde. Selon la FAO, plus de 20 % des terres irriguées sont touchées par la salinisation, réduisant considérablement leur potentiel de production. L'excès de sels dans le sol perturbe l'équilibre hydrique des plantes en diminuant l'absorption de l'eau par osmose, ce qui entraîne une déshydratation

cellulaire et une inhibition de la germination des graines. À long terme, ces effets physiologiques se traduisent par une diminution marquée des rendements agricoles, mettant en péril la sécurité alimentaire dans les zones concernées (Miransari *et al.*, 2019).

Pour faire face au stress salin qui compromet la croissance des cultures comestibles, l'utilisation de bactéries endophytes halotolérantes représente une approche biotechnologique particulièrement prometteuse. Ces microorganismes bénéfiques, naturellement adaptés aux environnements salins, sont capables de favoriser la croissance des plantes, de moduler l'expression des gènes liés à la tolérance au sel chez les plantes et de renforcer l'intégrité des membranes cellulaires et maintenir l'équilibre ionique, en réduisant par exemple l'accumulation de sodium dans les tissus. Ainsi, leur application en agriculture durable, notamment sous forme d'inoculants microbiens ou de biofertilisants, offre une alternative écologique et efficace pour atténuer les effets néfastes de la salinité sur les cultures alimentaires (Shahid *et al.*, 2022).

Les résultats de la présente étude montrent que les isolats de *Bacillus* isolés d'*Allium sativum* L. et d'*Origanum vulgare* L. sont halotolérantes. Conformément à nos résultats, Abd_Allah *et al.* (2018) ont montré qu'une souche endophytes, *Bacillus subtilis* BERA-71, a augmenté la tolérance au NaCl chez le pois chiche *Cicer arietinum* L. Ils suggèrent que la souche *B. subtilis* a protégé les plantes des effets délétères du NaCl sur les pigments chlorophylliens, ce qui pourrait contribuer à l'amélioration de l'efficacité de la photosynthèse. Xie *et al.* (2024) rapportent que l'utilisation des bactéries phytopharmaceutiques tolérantes au sel a été désignée comme une stratégie potentielle pour atténuer le stress salin, car elles peuvent non seulement s'adapter aux environnements salins du sol, mais aussi améliorer la fertilité du sol et le développement des plantes dans des conditions de salinité. Divers mécanismes médiés par ces souches bactériennes, y compris, mais sans s'y limiter, la production de sidérophores, la fixation de l'azote, l'amélioration de la disponibilité des nutriments et la modulation des phytohormones, ont été intensivement étudiés pour développer des inoculants microbiens dans l'agriculture.

I.2. Réponse au stress de sécheresse

Les cultures bactériennes ont été dénombrées après un séchage complet des milieux de cultures, cet aspect a été obtenu après 8 semaines d'incubation. L'ensemble des isolats a montré une capacité importante de croissance sur des GN fraîches. Le dénombrement de cultures obtenues montre que tous les isolats ont données une charge supérieure à $1,5 \times 10^2$ UFC/ml (Fig. 05).

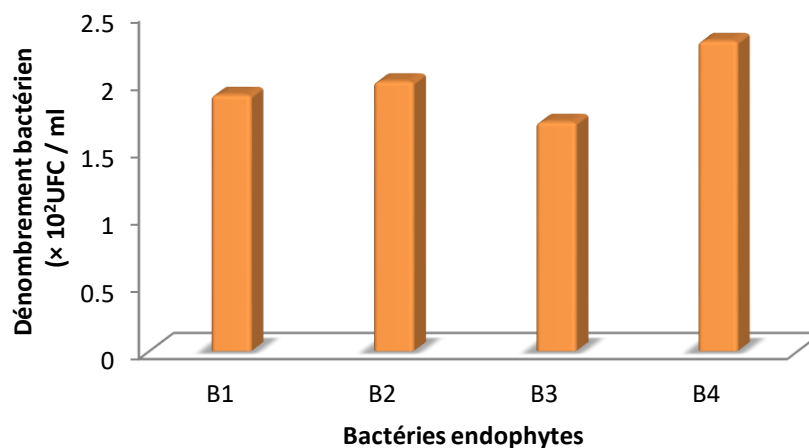


Figure 05 : Nombre de bactéries endophytes après induction d'un stress de sécheresse.

Les changements climatiques irréguliers, l'agriculture intensive et la diminution de l'approvisionnement en eau due à la baisse des précipitations affectent les systèmes biologiques, l'apport en nutriments et la productivité des cultures (Tyagi et Pandey, 2022). De nouvelles techniques agricoles émergentes sont adoptées pour lutter contre le stress de sécheresse ; une des stratégies consiste à explorer les bactéries endophytes, qui établissent une relation symbiotique avec la plante hôte et synthétisent des nutriments offrant des conditions favorables à la résistance au stress hydrique chez les plantes (Kour et Yadav, 2022). Dans la présente étude, les quatre isolats endophytes ont montré une résistance remarquable au stress hydrique, suggérant leur potentiel à améliorer les performances physiologiques des plantes ainsi que leur productivité en conditions de sécheresse, notamment sur des terres arides ou dégradées. Les études d'Abideen et al. (2022) sur des bactéries endophytes sélectionnées sous un stress de sécheresse, ont confirmé que ces dernières améliorent la tolérance au stress hydrique chez l'orge *Hordeum vulgare* en

régulant les caractéristiques physiologiques, l'activité des antioxydants et l'absorption des minéraux. Il a été suggéré que la colonisation endophyte modifie l'appareil photosynthétique de la plante hôte, en augmentant l'activité des complexes collecteurs de lumière et en améliorant la performance photosynthétique. De plus, [Alavo et al. \(2018\)](#) ont évalué l'effet de la rhizobactérie *Bacillus amyloliquefaciens* FZB 42 sur la tolérance au stress hydrique et le rendement du cotonnier *Gossypium hirsutum*, leurs résultats ont montré que les semences traitées avec cette bactérie ont germé plus rapidement et que les plantules se sont développées plus rapidement que celles non traitées, même en conditions de stress hydrique.

Les bactéries du genre *Bacillus* jouent un rôle crucial dans la tolérance des plantes au stress hydrique, notamment grâce à leur capacité à former des spores. Elles stimulent la croissance végétale en favorisant l'absorption de l'eau et des nutriments, en régulant l'ouverture des stomates via la production d'acide abscissique, et en activant les systèmes antioxydants pour limiter les dommages oxydatifs. Certaines souches produisent également des exopolysaccharides qui améliorent la structure du sol et la rétention d'eau au niveau des racines. Ces mécanismes font des *Bacillus* des alliés précieux pour une agriculture durable en conditions de sécheresse ([Park et al., 2024](#)).

I.3. Réponse au stress phosphaté

Les quatre isolats de *Bacillus* à étudier ont poussé sur l'agar de Pikovskaya avec formation des zones claires autour des colonies (Fig. 06).

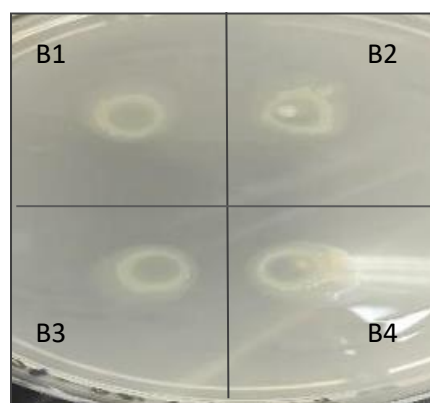


Figure 06 : Solubilisation du phosphate par les bactéries endophytes testées.

L'usage excessif d'engrais phosphaté entraîne de graves perturbations écologique, notamment une modification du pH du sol pouvant mener à son acidification, une diminution de la teneur en matière organique, ainsi qu'une contribution à l'émission de gaz à effet de serre (Kumar *et al.*, 2019). La capacité à solubiliser les composés phosphatés est l'un des traits les plus recherchés chez les bactéries promoteurs de croissance, notamment dans les études visant à identifier des souches capables d'atténuer les effets des stress environnementaux (Dimkpa *et al.*, 2009). Les isolats de *Bacillus* testés dans cette étude ont montré la capacité de solubiliser le phosphate in vitro ce qui suggère leur capacité à augmenter la disponibilité du phosphore pour les plantes, contribuant ainsi à la santé et à la productivité des cultures. Par ailleurs, l'inoculation artificielle des cultures avec des bactéries solubilisatrices de phosphate a été identifiée comme une stratégie prometteuse en recherche pour améliorer l'absorption du phosphore par les plantes (Azaroual *et al.*, 2020). Les résultats rapportés par Nagah *et al.* (2024) viennent appuyer nos résultats, en mettant également en évidence la capacité des *Bacillus* à solubiliser le phosphate. Deux souches (*B. vallismortis* et *B. tequilensis*) se sont révélées les plus efficaces lors du test de solubilisation in vitro du phosphate tricalcique. Ces isolats ont également démontré leur activité enzymatique, notamment la présence de la nitrogénase et de la phosphatase alcaline. De plus, leurs résultats soulignent le potentiel de l'utilisation combinée de ces deux isolats et de la fertilisation phosphatée réduite comme stratégie durable et sûre.

I.4. Réponse au stress des métaux lourds

I.4.1. Tolérance au cuivre

Les résultats obtenus montrent que la CMI du cuivre pour les quatre isolats endophytes de *Bacillus* reste indétectable à la concentration maximale testée (500 mM).

Les résultats représentés par la figure 07 montrent que toutes les souches bactériennes se développent en présence de cuivre. Leur croissance diffère en fonction de la concentration du métal et de la durée d'incubation.

Globalement, les densités optiques moyennes oscillent entre 0,12 et 0,68. Deux phases sont observées, une diminution de croissance les premiers jours suivi par une augmentation et/ou une stabilité même après 10 jours.

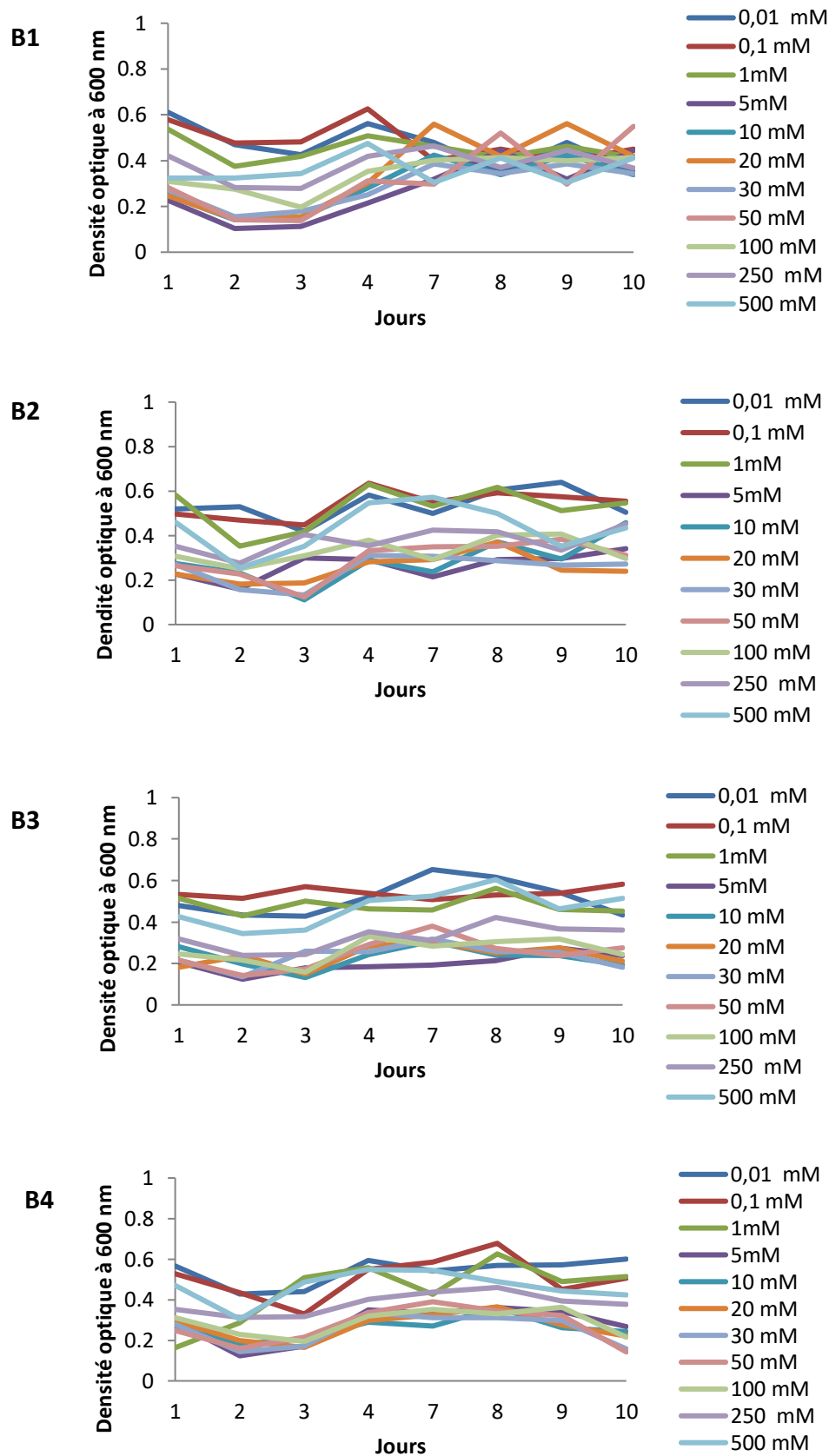


Figure 07 : Effet du cuivre sur la croissance des bactéries endophytes testées.

I.4.2. Tolérance au cadmium

Nos analyses révèlent que la CMI du cadmium à l'égard des quatre isolats endophytes de *Bacillus* n'a pas été atteinte, même à 500 mM, suggérant une forte tolérance au cadmium.

La figure 08 montre une variabilité de comportement des souches de *Bacillus* en présence de différentes concentrations du cadmium testées. Globalement, une importante croissance est observée durant les premiers jours, spécifiquement après 2 jours où des densités optiques supérieures à 0,7 ont été enregistrées. Après une faible sensibilité au cadmium (à partir du 4^{ème} jour d'incubation), toutes les souches montrent une stabilité à toutes les concentrations représentée par des densités optiques comprises entre 0,33 et 0,55.

La pollution de l'environnement par les métaux lourds représente un enjeu majeur pour la santé humaine et l'équilibre écologique, en raison de leur toxicité et du danger qu'ils posent à la survie des êtres vivants. Les métaux lourds présents dans l'environnement peuvent avoir une origine naturelle (géogénique) ou être liés aux activités humaines (anthropique), notamment à travers les industries de la métallurgie, l'exploitation minière, la combustion des énergies fossiles, l'incinération des déchets, ainsi que la présence de sols naturellement chargés en métaux lourds (Riskuwa-Shehu *et al.*, 2019). La pollution des sols par le cuivre et le cadmium constitue une problématique environnementale préoccupante en raison de leur toxicité, de leur persistance et de leur capacité à s'accumuler dans les écosystèmes. Le cuivre, bien qu'essentiel en petites quantités pour les organismes vivants, devient toxique à des concentrations élevées, perturbant l'activité microbienne du sol et inhibant la croissance des plantes. Le cadmium, quant à lui, est un métal non essentiel, extrêmement toxique même à faibles doses, et peut être absorbé par les racines des plantes, pénétrant ainsi la chaîne alimentaire (Benhalima *et al.*, 2020).

Au cours de ces dernières années, il a été démontré que les micro-organismes associés aux plantes jouent un rôle important dans la capacité des plantes à s'adapter aux perturbations environnementales y compris le stress des métaux lourds. Dans la présente étude, les souches endophytes du genre *Bacillus* semble tolérantes aux fortes concentrations du cuivre et de cadmium. Similairement, plusieurs études ont montré que

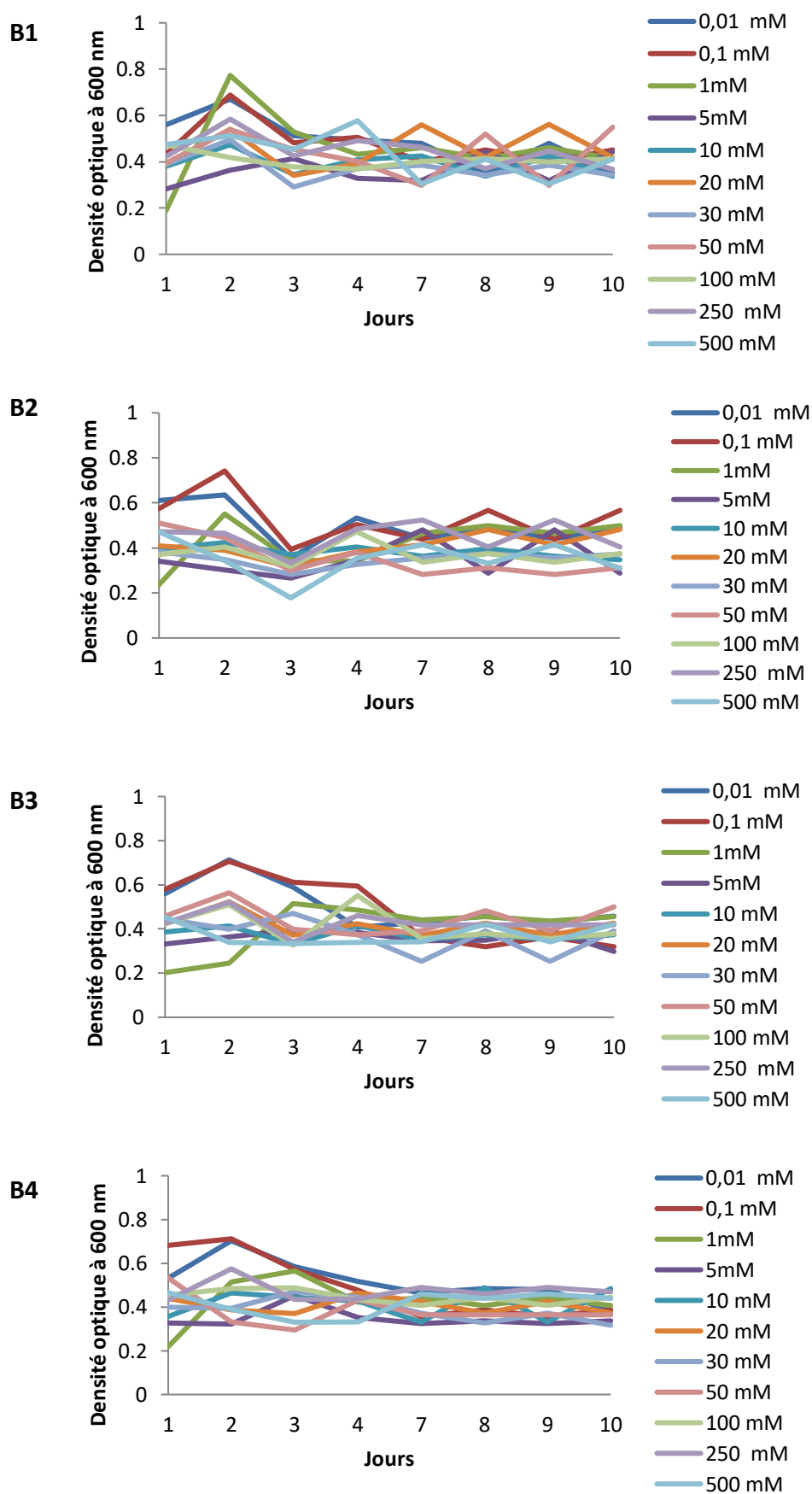


Figure 08 : Effet du cadmium sur la croissance des bactéries endophytes testées.

différentes espèces du genre *Bacillus* telles que *B. subtilis*, *B. licheniformis*, *B. cereus*, *B. clausii* et *B. flexus* ont montré une forte tolérance à divers métaux lourds (Liaqat et al., 2023 ; Lu et al., 2023). Liu et al. (2024) ont rapporté que les bactéries endophytes développent divers mécanismes de résistance pour atténuer la toxicité des métaux lourds, ces mécanismes comprennent l'adsorption biologique, la méthylation, les réactions redox, la biolixiviation et la bioprécipitation. Wang et al. (2022) ont montré qu'après l'inoculation du sol avec *Bacillus cereus* BL4, on observait une amélioration de la biodisponibilité du cadmium, ainsi qu'une stimulation de l'activité enzymatique du sol, notamment celles de la sucrase, de l'uréase, de la phosphatase alcaline, de la déshydrogénase, et de la catalase. Parallèlement, cette inoculation a permis une augmentation de la hauteur des plantes, de la biomasse fraîche, de la teneur en chlorophylle, du taux de photosynthèse et de l'activité racinaire, tout en réduisant les niveaux de malondialdéhyde, indiquant ainsi une réduction de la cytotoxicité du Cd et une amélioration de la phytoremédiation par les plantes. Par ailleurs, Feng et al. (2023) ont démontré que la bactérie endophyte LSE03 possédait une capacité efficace de lessivage et d'immobilisation des ions Cu^{2+} et Zn^{2+} , avec des taux d'élimination respectifs de 97,92 % et 96,39 %, contribuant ainsi à une amélioration significative de la fertilité des sols.

I.4.3. Production des exopolysaccharides (EPS)

Les EPS ont été dosés chez les bactéries exposées aux métaux lourds après 10 jours d'incubation. Les résultats obtenus sont illustrés par la figure 09. Nous remarquons que toutes les souches bactériennes expriment des concentrations d'EPS après exposition au cuivre ainsi qu'au cadmium.

L'examen des graphes montre que la souche B1 est la productrice des concentrations les plus élevées d'EPS ($> 120 \mu\text{g/mL}$ vis-à-vis de 500 mM de cadmium). Des différences significatives ($p < 0,001$) ont été enregistrées entre les concentrations d'EPS exprimés après exposition au cuivre et celles exprimés après exposition au cadmium. Ces dernières restent globalement les plus élevées.

Nous notons également un gradient croissant des taux en EPS. Ces résultats laissent supposer l'existence d'une corrélation positive entre le taux des EPS sécrétés et la concentration des métaux lourds à lesquels les bactéries sont exposées.

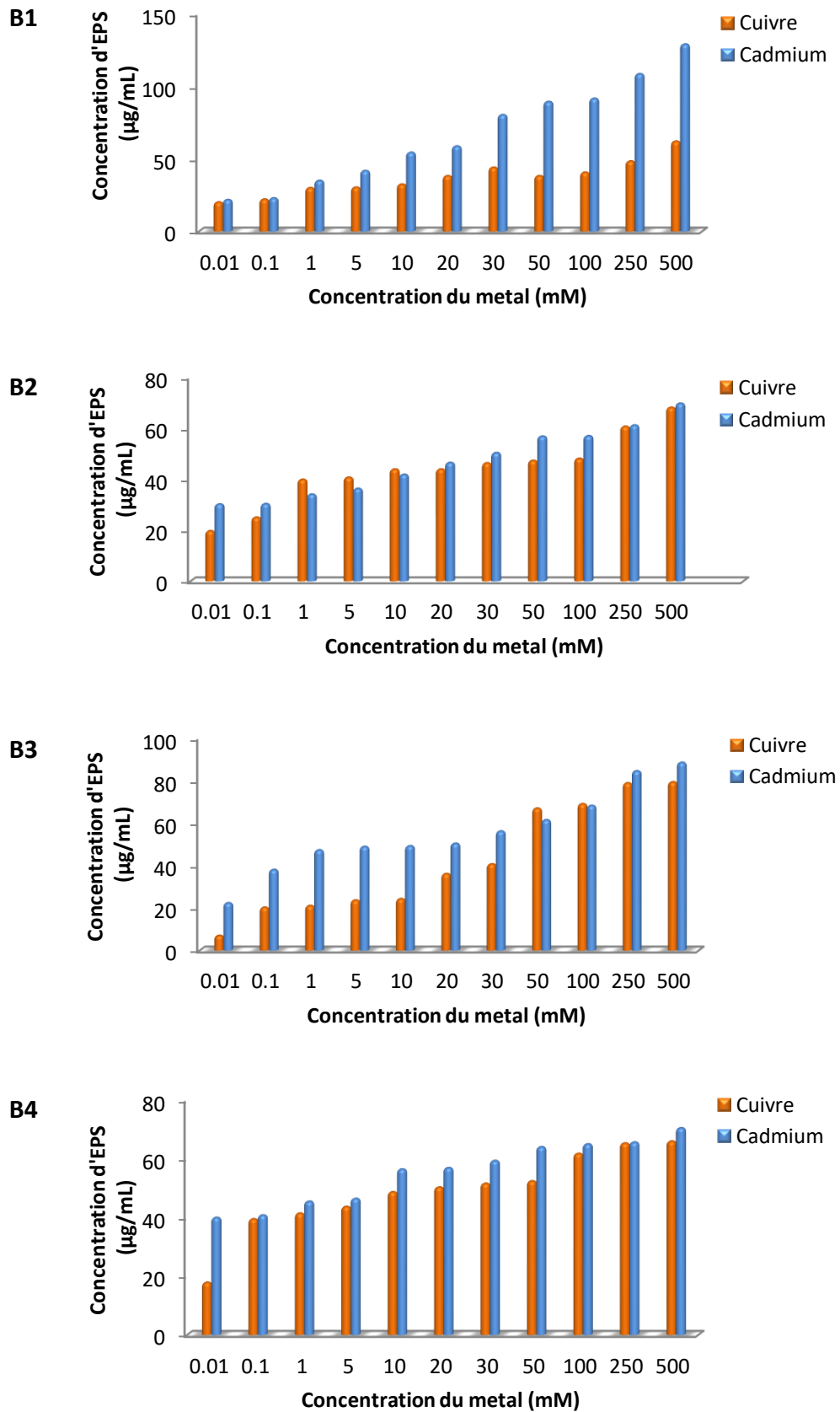


Figure 09 : Variation de la concentration des exopolysaccharides chez les bact ries endophytes expos es aux m taux lourds.

Les EPS sont des polymères glucidiques extracellulaires produits par de nombreuses bactéries, y compris les bactéries endophytes. Ces macromolécules jouent un rôle essentiel dans l'interaction entre les micro-organismes et leur environnement. Chez les bactéries endophytes, les EPS participent activement à l'établissement et au maintien de la symbiose avec l'hôte végétal. En plus de leur fonction structurale, les EPS contribuent à la tolérance au stress abiotique (salin, hydrique, oxydatif ou métallique) en agissant comme une barrière protectrice ou en piégeant certains composés toxiques. Ainsi, les EPS produits par les endophytes jouent un rôle déterminant dans l'adaptation des plantes à des conditions environnementales défavorables et dans l'amélioration de leur croissance (Liu *et al.*, 2024)

Dans la présente étude, tous les isolats endophytes ont été capables de produire des EPS sous le stress des deux métaux lourds testés, le cuivre et le cadmium. La capacité à synthétiser des EPS par les *Bacillus* a été observée par Nazli *et al.* (2021) qui ont montré que la souche *Bacillus safensis* FN13 productrice d'EPS était la plus efficace pour améliorer la croissance et la physiologie de plantes en conditions de stress au cadmium. De même, Schue *et al.* (2018) ont montré qu'une bactérie endophyte productrice d'exopolysaccharides, formait un biofilm sur les racines des plantes, ce qui protégeait les cellules du tournesol (*Helianthus annuus*) en empêchant le cadmium (Cd) d'y pénétrer. Yue *et al.* (2021) ont suggéré que *Bacillus altitudinis* WR10 est une souche résistante au cuivre, capable de réduire sa toxicité chez le blé (*Triticum aestivum*). Parmi les stratégies de séquestration extracellulaire des métaux lourds, la liaison aux EPS bactériens qui possèdent des groupes fonctionnels chargés qui leur confèrent des propriétés adsorbantes et adhésives (Kailasam *et al.*, 2022).

I.5. Réponse au stress de l'herbicide Mustang 360 S

L'évolution de croissance de différentes bactéries vis-à-vis de l'herbicides Mustang 360 S est illustrée par la figure 10.

Les résultats obtenus montrent que l'augmentation des concentrations du Mustang 360 S n'a pas un effet visible sur la croissance des bactéries. Certaines concentrations élevées ont un effet évolutif sur la croissance bactérienne, par contre d'autres concentrations faibles ont un effet décroissant et vice versa.

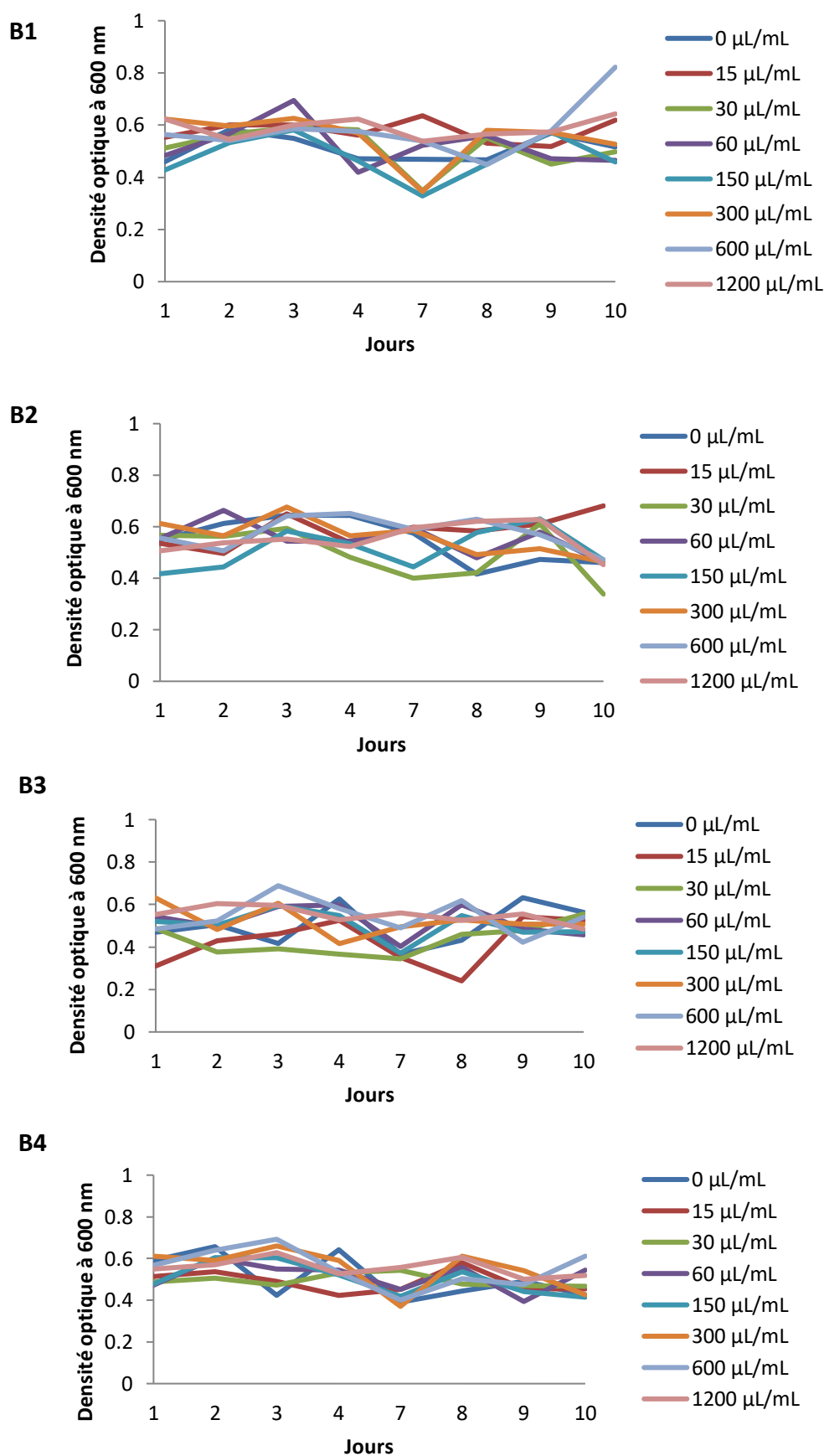


Figure 10 : Effet du Mustang 360 S sur la croissance des bactéries endophytes testés.

Généralement, les densités optiques les plus faibles sont supérieures à 0,3. La souche B1 présente des croissances importantes aux concentrations 600 et 1200 µg/mL. Toutefois, les souches B2, B3 et B4 présentent une croissance significativement différente par rapport au témoin ($p < 0,001$).

Les herbicides utilisés en agriculture, tels que le Mustang 360 S sont généralement composés de substances actives appartenant au groupe des auxines synthétiques et le fluroxypyr, ce type de formulation agit en perturbant la croissance cellulaire des plantes cibles en limitant l'action des auxines naturelles. Toutefois, ces substances peuvent également affecter des organismes non ciblés, y compris les bactéries endophytes (DeLorenzo *et al.*, 2001). Bien qu'aucune étude locale aient documenté l'impact du Mustang 360 S sur la microflore endophyte, nos observations expérimentales montrent que les souches bactériennes endophytes utilisées dans la présente étude peuvent tolérer des concentrations élevées de l'herbicide Mustang 360 S souvent comparable voire meilleure que le témoin. En accord avec nos résultats, Lastochkina *et al.* (2023) ont montré que des souches de *Bacillus subtilis* étaient tolérantes à l'herbicide Sekator Turbo (un herbicide sélectif post-levé, utilisé principalement en culture céréalière pour lutter contre un large spectre de dicotylédones et certaines graminées adventices). D'après Bérard et Benninghoff (2001) les herbicides peuvent entraîner, dans certains cas, le développement de capacités de tolérance au polluant au sein des communautés sensibles. Ce phénomène de PICT (Pollution-Induced Community Tolerance), régulièrement observé en conditions expérimentales et en milieu naturel, particulièrement sur les communautés microbiennes, souligne la capacité d'adaptation potentielle de certaines populations microbiennes face à ces molécules.

II. Évaluation de la résistance des bactéries endophytes aux stress biotiques

II.1. Interaction isolats endophytes- *Botrytis cinerea*

Les isolats B1, B2, B3 et B4 montrent une inhibition élevée du mycélium de *Botrytis cinerea*, atteignant 100 % ($p > 0,05$) (Fig. 11).

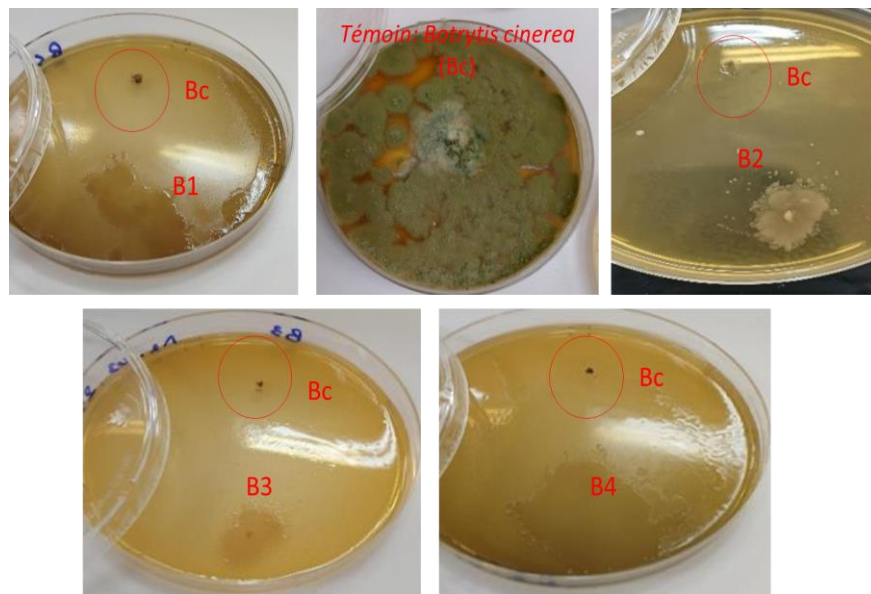


Figure 11: Interaction entre les isolats endophytes et le phytopathog ne *Botrytis cinerea*.

II.2. Interaction isolats endophytes- Bact ries environnementales

Le test de stries crois es (Fig. 12), montre l'absence d'un effet antibact rien entre les isolats endophytes et les bact ries environnementales. Ces r sultats sugg rent l'absence des activit s antagonistes ce qui peut refl ter une relation neutre ou coop rative entre les bact ries.

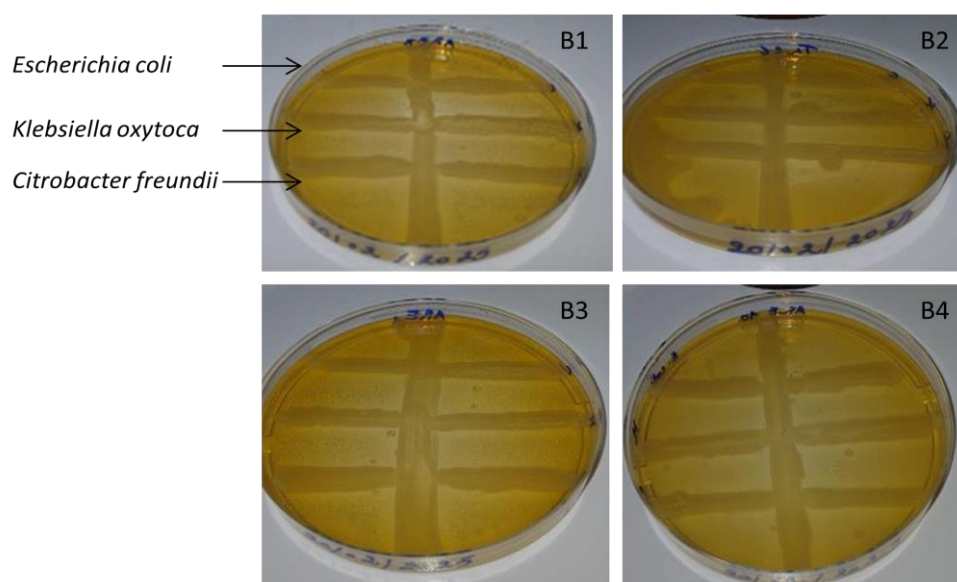


Figure 12 : Interaction entre les isolats endophytes et les bact ries environnementales.

Les interactions bénéfiques entre les plantes et les bactéries endophytes jouent un rôle important dans la protection des plantes contre les phytopathogènes (Jamiołkowska, 2020). *Botrytis cinerea* est un champignon pathogène généraliste capable d'infecter un large éventail d'espèces végétales, y compris les principales cultures agricoles. Néanmoins, ce champignon est largement répandu à travers le monde et il est considéré comme l'un des pathogènes végétaux les plus importants sur le plan économique, provoquant d'énormes pertes de récolte avant et après la récolte (Richards et al., 2021). Ces dernières années le contrôle de la pourriture grise, la maladie provoquée par *Botrytis cinerea*, par différentes stratégies alternatives à l'utilisation des fongicides a fait l'objet de plusieurs études. L'utilisation de microorganismes dans la lutte contre cette maladie est l'une des exploitations les plus importantes. Dans la présente étude les isolats de *Bacillus* ont montré un effet protecteur contre *Botrytis cinerea*. En accord avec nos résultats, Toral et al. (2020) ont rapporté que la souche *Bacillus velezensis* XT1, isolée à partir de la rhizosphère d'un *Juncus effusus* (jonc épars), a un effet antagoniste contre *Botrytis cinerea* atteignant un taux supérieur à 80%. Plusieurs métabolites produits par les *Bacillus* endophytes contribuent à leurs activités antifongiques. Des études antérieures ont mis en évidence le rôle crucial joué par les surfactines et le 2–3 butanediol en tant qu'agents antimicrobiens, mais aussi en tant que composés activant la résistance systémique induite et favorisant la croissance des plantes (Al-Ali et al., 2018 ; Mihalache et al., 2018).

Une coexistence est remarquée entre les isolats endophytes de la présente étude et les bactéries environnementales. Il est possible que les isolats de *Bacillus* ne perçoivent pas les bactéries testées comme une menace ou une concurrence directe, ce qui permet une cohabitation sans production de composés antimicrobiens. García-Bayona et Comstock (2018) ont expliqué que certaines espèces bactériennes peuvent coexister sans antagonisme apparent, même en présence de producteurs d'antibiotiques ou de composés antimicrobiens.

Conclusion et perspectives

Les résultats de l'évaluation de la résistance des isolats endophytes associés aux racines d'*Allium sativum* L. et d'*Origanum vulgare* L. aux stress abiotiques et biotiques, permettent de tirer la conclusion suivante :

- Les quatre isolats bactériens du genre *Bacillus* ont présenté une adaptation à plusieurs stress abiotiques;
- Un taux de croissance à 100 % a été observé à des concentrations élevées en sel;
- Les isolats restent cultivables après un stress de sécheresse;
- Les 4 isolats bactériens ont la capacité à solubiliser les composés phosphatés;
- Tous les isolats bactériens sont tolérants aux fortes concentrations de cuivre, de cadmium et de Mustang 360 S;
- Une surexpression des EPS a été enregistrée chez les isolats tolérants aux métaux lourds ;
- Les isolats de *Bacillus* ont montré un effet protecteur contre le phytopathogène *Botrytis cinerea*.

Différentes perspectives peuvent être envisagées:

- Identification des isolats bactériens par des méthodes génétiques ainsi que la détermination des gènes et des métabolites clés impliqués dans la résistance aux différents stress;
- Étude de l'effet de stress combinés sur un consortium bactérien;
- Utilisation des endophytes résistants autant que biofertilisant ou biostimulant en conditions de plein champ.

Références bibliographiques

A

- Abd_Allah E.F., Alqarawi A.A., Hashem A., Radhakrishnan R., Al-Huqail A.A., Al-Otibi F.O.N., Mali J.A., Alharbi R.I., Egamberdieva D. (2018). Endophytic bacterium *Bacillus Subtilis* (BERA 71) improves salt tolerance in chickpea plants by regulating the plant defense mechanisms. *Journal of plant interactions*, 13, 37–44.
- Abideen Z., Cardinale M., Zulfiqar F., Koyro H.W., Rasool S.G., Hessini K., Darbali W., Zhao F., Siddique K.H. M. (2022). Seed Endophyte bacteria enhance drought stress tolerance in *Hordeum vulgare* by regulating, physiological characteristics, antioxidants and minerals uptake. *Frontiers in Plant Science*, 13, 980046.
- Al-Ali A., Deravel J., Krier, F., Bechet M., Ongena M., Jacques P. (2018). Biofilm formation is determinant in tomato rhizosphere colonization by *Bacillus velezensis* FZB42. *Environmental Science and Pollution Research*, 25, 29910–29920.
- Alavo B.C.T., Aboudou M., Didolanvi L., Fayalo G.D. (2018). Effets de la rhizobactérie *Bacillus amyloliquefaciens* FZB 42 sur la tolérance au stress hydrique et le rendement du cotonnier. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 12(3), 1393–1405.
- Aleynova O.A., Kiselev K.V. (2023). Interaction of plants and endophytic microorganisms: Molecular aspects, biological functions, community composition, and practical applications. *Plants*, 12(4), 714.
- Almirón C., Petitti T.D., Yaryura P.M. (2025). Functional and genomic analyses of plant growth promoting traits in *Priestia aryabhattai* and *Paenibacillus* sp. Isolates from tomato rhizosphere. *Scientific Reports*, 15, 3498.
- Anand U., Pal T., Yadav N., Singh V.K., Tripathi V., Choudhary K.K., Shukla A.K., Sunita K., Kumar A., Bontempi E., Ma Y., Kolton M., Singh A.K. (2023). Current and future prospects of endophytic microbes: Promising candidates for abiotic and biotic stress management for agricultural and environmental sustainability. *Microbial Ecology*, 86(3), 1455-1486.
- Ashrafuzzaman M.F.A., Hossen M.R., Ismail M.A., Hoque M.Z., Islam S.M., Shahidullah ., Meon s. (2009). Efficiency of plant growth promoting *Rhizobacteria* (PGPR) for the enhancement of rice growth. *African Journal of Biotechnology*, 8, 1247-1.
- Asif S., Jan R., Kim N., Asaf S., Lubna., Khan M.A., Kim E.G., Jang Y.H., Bhatta D., Lee I.J., Kim, K.M. (2023). Halotolerant endophytic bacteria alleviate salinity stress in rice (*Oryza sativa* L.) by modulating ion content, endogenous hormones, the antioxidant system and gene expression. *BMC Plant Biology*, 23, 494.
- Azaroual S.E., Hzzoumi Z., El Mernissi N., Aasfar A., Kadmiri I.M., Bouizgarne B. (2020). Role of inorganic phosphate solubilizing bacilli isolated from Moroccan phosphate rock mine and rhizosphere soils in wheat (*Triticum aestivum* L) phosphorus uptake. *Current Microbiology*. 77, 2391–2404.

B

- Bacon C.W., White J.F. (2000). Physiological adaptations in the evolution of endophytism in the Clavicipitaceae. In: Bacon C.W. White J.F, eds. Microbial endophytes. New York, NY, USA: Marcel Dekker Inc, pp, 237-263.
- Baldani J.I., Baldani V.L., Goi S., Dobereiner J. (1997). Recent advances in BNF with non-legume plants. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 911-22.
- Bao Z., Sasaki K., Okubo T., Ikeda S., Anda M., Hanzawa E., Kakizaki K., Sato T., Mitsui H., Minamisawa K. (2013). Impact of *Azospirillum* sp. B510 inoculation on rice-associated bacterial communities in a paddy field. *Microbes and Environments*, 28(4), 487-490.
- Benhalima L., Amri S., Bensouilah M., Ouzrout, R. (2020). Heavy metal resistance and metallothionein induction in bacteria isolated from Seybouse river, Algeria. *Applied Ecology and Environmental Research*, 18, 1721-1737.
- Bérard A., Benninghoff C. (2001). Pollution-induced community tolerance (PI T) and seasonal variations in the sensitivity of phytoplankton to atrazine in nanocosms. *Chemosphere*, 45, 427-437.
- Biswas S., Das R. (2024). Organic farming to mitigate biotic stresses under climate change scenario. *Bulletin of the National Research Centre*, 48, 71.
- Bossis E., Lemanceau P., Latour X., Gardan L. (2000). The taxonomy of *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas putida*: current status and need for revision. *Agronomie*, 20, 51-53.
- Burragoni S.G., Jeon J. (2021). Applications of endophytic microbes in agriculture, biotechnology, medicine, and beyond. *Microbiological Research*, 245, 126691.

C

- Cai F., Yang C., Ma T., Osei R., Jin M., Zhang C., Wang Y. (2024). An endophytic *Paenibacillus polymyxa* hg18 and its biocontrol potential against *Fusarium oxysporum* f. *Sp. Cucumerinum*. *Biological Control*, 188, 105380.
- Compant S., Clément C., Sessitsch A. (2010). Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5): 669-78.
- Cui J., Nie F., Zhao Y., Zhang D., Zhou D., Wu J. (2024). A review on plant endophytes in response to abiotic stress. *Environmental Pollutants and Bioavailability*, 36(1), Article 2323123.

D

- Deb C.R., Tatung M. (2024). Siderophore producing bacteria as biocontrol agent against phytopathogens for a better environment: A review. *South African Journal of Botany*, 165, 153–162.
- DeLorcnzo M.E., Scott G.L., Ross P.E. (2001). Toxicity of pesticides to aquatic microorganisms: a review. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 20 (1), 84-98.
- Devi S., Sharma M., Manhas R.K. (2022). Investigating the plant growth promoting and biocontrol potentiality of endophytic *Streptomyces* sp. SP5 against early blight in *Solanum lycopersicum* seedlings. *BMC Microbiology*, 22, 285.
- Dimkpa C., Weinand T., Asch F. (2009). Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant, Cell and Environment*, 32, 1682–1694.
- Dobrzyński, J., & Nازیbło, A. (2024). *Paenibacillus* as a biocontrol agent for fungal phytopathogens: Is *P. Polymyxa* the only one worth attention. *Microbial Ecology*, 87(1), 134.
- Duhan P., Bansal P., Rani S. (2020). Isolation, identification and characterization of endophytic bacteria from medicinal plant *Tinospora cordifolia*. *South African Journal of Botany*, 134, 43–49.

E

- Enebe M.C., Babalola O.O. (2019). The impact of microbes in the orchestration of plants' resistance to biotic stress: a disease management approach. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(1), 9–25
- Euzéby J.P. (2004). Dictionnaire de bactériologie vétérinaire. Edition : SBSV. Société de bactériologie systématique et vétérinaire, Blagnac, France.

F

- Feng W.R., Xiao X., Li J.J., Xiao Q.C., Ma L., Gao Q.F., Wan Y.K., Huang Y.T., Liu T., Luo X.B. (2023). Bioleaching and immobilizing of copper and zinc using endophytes coupled with biochar-hydroxyapatite: bipolar remediation for heavy metals contaminated mining soils. *Chemosphere*, 315, 137730.

G

- García-Bayona L., Comstock L.E. (2018). Bacterial antagonism in host-associated microbial communities. *Science*, 1, 361(6408): 2456.
- García-Montelongo A.M., Montoya-Martínez A.C., Morales-Sandoval P.H., Parra Cota F.I., de los Santos-Villalobos S. (2023). Beneficial microorganisms as a sustainable alternative for mitigating biotic stresses in crops. *Stresses*, 3(1), 210–228.
- Guimarães S.L., Baldani V.L.D. (2013). Produção de arroz inoculado com bactérias diazotróficas marcadas com resistência induzida ao antibiótico estreptomicina. *Revista Brasileira Ciências Agrárias*, 56(2), 125-132 P.
- Gull A., Lone A.A., Wani N.U.I. (2019). Biotic and abiotic stresses in plants. *Plant Stress Physiology*. doi: 10.5772/intechopen.85832

H

- Haichour R. (2009). Stress thermique et limite écologique du chêne vert en Algérie. Magister en Ecophysiologie et Biotechnologie des végétaux. Mentouri Constantine, p 12.
- Hirsch P.C.A., Gallikowski J., Siebert K., Peissl R., Kroppenstedt P., Schumann E., Stackebrandt R., Anderson. (2004). *Deinococcus frigens* sp. nov., *Deinococcus saxicola* sp. nov., and *Deinococcus marmoris* sp. nov., low temperature and draught-tolerating, UV-resistant bacteria from continent antarctica. *Systematic and Applied Microbiology*, 27(6), 636-645.
- Hungria M. (2011) . Inoculação com *Azospirillum* brasilense: inovação em rendimento a baixo custo. Embrapa Soja, Documentos, 325 p.
- Hungria M., Nogueira M.A., Araujo R.S. (2013). Co-inoculation of soybeans and common beans with *rhizobia* and *azospirilla*: Strategies to improve sustainability. *Biology and Fertility of Soils*, 49(7), 791-801.

I

Imran Q.M., Falak N., Hussain A., Mun B.G., Yun B.W. (2021). Abiotic stress in plants: Stress perception to molecular response and role of biotechnological tools in stress resistance. *Agronomy*, 11(8), 1579.

J

Jamiołkowska A. (2020). Natural compounds as elicitors of plant resistance against diseases and new biocontrol strategies. *Agronomy*, 10(2):173.

K

Kailasam S., Arumugam S., Balaji K., Vinodh Kanth S. (2022). Adsorption of chromium by exopolysaccharides extracted from lignolytic phosphate solubilizing bacteria. *The International Journal of Biological Macromolecules*, 206, 788–798.

Kamran M., Imran Q.M., Ahmed M.B., Falak N., Khatoon A., Yun B.W. (2022). Endophyte-mediated stress tolerance in plants: A sustainable strategy to enhance resilience and assist crop improvement. *Cells*, 11(20), 3292.

Kandel S.L., Joubert P.M., Doty S.L. (2017). Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms*, 5(4), 77.

KAROU M.R., EL HANFID D., SMITH H., SAMIR K. (1998). Physiological attributes associated with early-season drought resistance in spring durum wheat cultivars. *The Canadian Journal of Plant Science*, 78, 227-237.

Khan F., Siddique A.B., Shabala S., Zhou M., Zhao C. (2023). Phosphorus plays key roles in regulating plants' physiological responses to abiotic stresses. *Plants*, 12(15), 2861.

Kloepper J.W., Ryu C.M., Zhang S. (2004). Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology*, 94, 1259-1266, 50.

Kour D., Yadav A.N. (2022). Bacterial mitigation of drought stress in plants: Current perspectives and future challenges. *Current Microbiology*, 79 (9), 1–19.

Kumar R., Kumar R., Prakash O. (2019). Chapter-5 the impact of chemical fertilizers on our environment and ecosystem. *Chief Edition*, 35, 69.

L

Lastochkina O., Yakupova A., Avtushenko I., Lastochkin A., Yuldashev R. (2023). Effect of seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* on some physio-biochemical parameters of two wheat varieties exposed to drought after selective herbicide application. *Plants*, 20, 12(8), 1724.

Lata R., Chowdhury S., Surendra K., Gond, White J.R. (2018). Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Letters of Applied Microbiology*, 66(4):268-276.

Liaqat I., Muhammad N., Ara C., Hanif U., Andleeb S., Arshad M., Aftab M.N., Raza C., Mubin M. (2023). Bioremediation of heavy metals polluted environment and decolourization of black liquor using microbial biofilms. *Molecular Biology Reports*, 50, 3985–3997.

Liu L., Quan S., Li L., Lei G., Li S., Gong T., Zhang Z., Hu Y., Yang W. (2024). Endophytic bacteria improve bio- and phytoremediation of heavy metals. *Microorganisms*, 12(11), 2137.

Lodewyckx C., Vangronsveld J., Porteous F., Moore E.R.B., Taghavi S., Mezgeay M., Lelie D.V. (2002). Endophytic bacteria and their potential applications. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21, 586-606.

Logan A.N., Halket G. (2011). Developments in the taxonomy of aerobic, endospore-forming bacteria. In: Endospore-forming soil bacteria. *Springer Nature*, pp 1-30.

M

Maheshwari D. K., Saraf M., Aeron A. (2013). Bacteria in agrobiolgy: Crop ecosystems. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*. ISBN: 978-3-642-21060-0.

Mannaa M., Park I., Seo, Y.S. (2018). Genomic features and insights into the taxonomy, virulence, and benevolence of plant-associated Burkholderia species. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(1), 121.

Martínez-Viveros O., Jorquera M.A., Crowley D.E., Gajardo G., Mora M.L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(3), 293-319

Mengistu A.A. (2020). Endophytes: Colonization, behaviour, and their role in defense mechanism. *International Journal of Microbiology*, 2020, 6927219.

Mihalache G., Balaes T., Gostin I., Stefan M., Coutte F., Krier F. (2018). Lipopeptides produced by *Bacillus subtilis* as new biocontrol products against fusariosis in ornamental plants. *Environmental Science and Pollution Research*, 25, 29784–29793.

Miransari M., Smith D. (2019). Sustainable Wheat (*Triticum aestivum* L.) Production in saline fields: A Review. *Critical Reviews in Biotechnology*, 39, 999–1014.

N

Nagah A., El-Sheekh M.M., Arief O.M., Alqahtani M.D., Alharbi B.M., Dawwam G.E. (2024). Endophytic *Bacillus vallismortis* and *Bacillus tequilensis* bacteria isolated from medicinal plants enhance phosphorus acquisition and fortify *Brassica napus* L. vegetative growth and metabolic content. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1324538.

Najjar A.A. (2025). Therapeutic potential of endophytic microbes: Emphasizing both fungal and bacterial endophytes. *Applied Microbiology*, 5(1), 5.

Narayanan M.M., Ahmad N., Shivanand P., Metali F. (2022). The role of endophytes in combating fungal- and bacterial-induced stress in plants. *Molecules*, 27(19), 6549.

Narula N. A., Deubel W., Gans R.K., Behlet W., Merbach. (2006). Paranodules and colonization of wheat roots by phytohormone producing bacteria in soil. *Plant and Soil Environment*. 52(3):119-129

O

Oukala N., Aissat K., Pastor V. (2021). Bacterial endophytes: The hidden actor in plant immune responses against biotic stress. *Plants*, 10(5), 1012.

P

Pal G., Saxena S., Kumar K., Verma A., Sahu P.K., Pandey A., White J.F., Verma S.K. (2022). Endophytic *Burkholderia*: Multifunctional roles in plant growth promotion and stress tolerance. *Microbiological Research*, 265, 127201.

Park D., Jang J., Seo D.H., Kim Y., Jang G. (2024). *Bacillus velezensis* GH1-13 enhances drought tolerance in rice by reducing the accumulation of reactive oxygen species. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1432494.

Peng M., Jiang Z., Zhou F., Wang Z. (2023). From salty to thriving: Plant growth promoting bacteria as nature's allies in overcoming salinity stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1169809.

Petrini O. (1991). Fungal endophytes in tree leaves. In: Microbial Ecology of Leaves (eds. J.H. Andrews and S.S. Hirano) Springer, New York, 179-197.

R

Ramakrishna W., Yadav R., Li K., (2019). Plant growth promoting bacteria in Agriculture: Two Sides of a Coin . *Applied Soil Ecology*, 138, 10-18.

Rat H.D. Naranjo N. Krigas. (2021). Endophytic bacteria from the roots of the medicinal plant *Alkanna tinctoria* Tausch (*Boraginaceae*): exploration of plant growth promoting properties and potential role in the production of plant secondary metabolites, *Frontiers in microbiology*, 12, 633488.

Renugadevi R., Ayyappadas M.P., Mahesh M., Kiruba M., Arunkumar M. (2024). Nitrogen fixing activity of endophytic bacteria associated with *Ikalanchoe pinnata* (Lam.) and its effect on *Zea mays*. *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 21(1), 163–174.

Ribeiro V.P., Marriel I.E., de Sousa S.M., Lana U.G.P., Mattos B.B., de Oliveira C.A., Gomes E.A. (2018). endophytic *Bacillus* strains enhance pearl millet growth and nutrient uptake under low-P. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(Suppl 1), 40–46.

Richards J.K. Xiao C.L., Jurick W.M. (2021). *Botrytis* spp.: a contemporary perspective and synthesis of recent scientific developments of a widespread genus that threatens global food security. *Phytopathology*, 111, 432–436.

Riskuwa-Shehu M.L., Ismail H.Y., Ijah U.J.J. (2019). Heavy metal resistance by endophytic bacteria isolated from guava (*Psidium Guajava*) and mango (*Magnifiers Indica*) leaves. *International Annals of Science*, 9(1), 16–23.

Ryu R., Patten C.L. (2008). Aromatic amino acid-dependent expression of indole-3-pyruvate decarboxylase is regulated by 4TyrR in enterobacter cloacae UW5. *American Society for Microbiology*, 19, 1-35.

S

Schue M., Fekete A., Ortet P., Brutesco C., Heulin, T., Kopplin P.S., Achouak, W., Santaella C. (2018). Modulation of metabolism and switching to biofilm prevail over exopolysaccharide production in the response of *Rhizobium alamii* to cadmium. *PLoS ONE* 6, e26771.

Shahid M., Zeyad, M.T., Syed A., Singh U.B., Mohamed A., Bahkali A.H., Elgorban A.M., Pichtel J. (2022). Stress-tolerant endophytic isolate *Priestia aryabhatai* BPR-9 modulates physio-biochemical mechanisms in wheat (*Triticum aestivum* L.) for enhanced salt tolerance. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 10883.

- Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. (2013). Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springer Plus*, 2(587), 1-14.
- Shi Y., Lou K., Li C. (2010). Growth and photosynthetic efficiency promotion of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) by endophytic bacteria. *Photosynthesis Research*, 105(1), 5-13.
- Shiomi H.F., Melo I.S., Minhoni M.T.A. (2008). Seleção de bactérias endofíticas com ação antagonica a fitopatógenos. *Scientia Agraria*, 9(4), 535-538.
- Silva C.F., Vitorino L.C., Mendonça M.A.C., Araújo W.L., Dourado M.N., Albuquerque L.C., Albuquerque M.A., Souche E.L. (2020). Screening of plant growth-promoting endophytic bacteria from the roots of the medicinal plant *Aloe vera*. *South African Journal of Botany*, 134, 3-16.
- Skowronek M., Sajna E., Pleszczyńska M., Kazimierzczak W., Lis M., Wiater A. (2020). Bacteria from the midgut of common cockchafer (*Melolontha melolontha* L.) larvae exhibiting antagonistic activity against bacterial symbionts of entomopathogenic nematodes: isolation and molecular identification. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(2), 580.
- Soto-Varela Z.E., Orozco-Sánchez C.J., Bolívar-Anillo H.J., Martínez J.M., Rodríguez N., Consuegra-Padilla N., Robledo-Meza A., Amils R. (2024). Halotolerant endophytic bacteria *Priestia flexa* 7BS3110 with Hg²⁺ tolerance isolated from *Avicennia germinans* in a caribbean mangrove from colombia. *Microorganisms*, 12, 1857.
- Sultana R., Ibne Jashim A.I., Haque M.M. (2024). Bacterial endophyte *Pseudomonas mosselii* PR5 improves growth, nutrient accumulation, and yield of rice (*Oryza sativa* L.) through various application methods. *BMC Plant Biology*, 24, 1030.
- Szymańska G., Sulewska H., Faligowska A., Ratajczak K., Tomczak B. (2014). Response of fodder maize cultivars to the mixture of florasulam and 2,4-D (Mustang 306 SE herbicide). *Fragmenta Agronomica*, 31(3), 110-117.

T

- Toral L., Rodríguez M., Béjar V., Sampedro I. (2020). Crop Protection against *Botrytis cinerea* by Rhizosphere Biological Control Agent *Bacillus velezensis* XT1. *Microorganisms*, 8(7):992.
- Toschkova S. (2022). Structural characterization of an exopolysaccharide produced by *Lactobacillus plantarum* Ts. *Acta Scientific Naturalis*, 9(3), 71-83.
- Tufail M.A., Ayyub M., Irfan M., Shakoob A., Chibani C.M., Schmitz R. A. (2022). Endophytic bacteria perform better than endophytic fungi in improving plant growth under drought stress: A meta-comparison spanning 12 years (2010-2021). *Physiologia Plantarum*, 174(6), e13806.
- Tyagi M., Pandey G.C. (2022). Physiology of heat and drought tolerance in wheat: An overview. *Journal of Cereal Research*, 14(1), 13-25.

U

- Upadhyay S.K., Singh J.S., Saxena A.K., Singh D.P. (2012). Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions. *Plant Biology*, 4(14), 605-611.

V

- Vega F.E., Posada F., Aime M.C., Pava-Ripoll M., Infante F., Rehner S.A. (2008). Entomopathogenic fungal endophytes. *Biological control*, 46, 72-82.
- Verma H., Kumar D., Kumar V., Kumari M., Singh S.K., Sharma V.K., Droby S., Santoyo G., White J.F., Kumar A. (2021). The potential application of endophytes in management of stress from drought and salinity in crop plants. *Microorganisms*, 9(8), 1729.
- Vijay C.V., Alan C.G. (2014). Advances in endophytic research. Available at: <https://books.google.dz/books>. (Consulté le 12 Avril 2025).
- Vurukonda S.P., Giovanardi D., Stefani E. (2018). Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, 19(4), 952.

W

- Wang X.T., Luo S., Chen Y.H., Zhang R.F., Lei Y., Lin K.K., Qiu S.J., Xu H. (2022). Potential of miscanthus floridulus associated with endophytic bacterium *Bacillus cereus* BL4 to remediate cadmium contaminated soil. *Science of the Total Environment*, 857, 159384.
- Wang Y., Li H., Zhao W., He X., Chen J., Geng X., Xiao M. (2010). Induction of toluene degradation and growth promotion in corn and wheat by horizontal gene transfer within endophytic bacteria. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(7), 1051-1057.

Worsley S.F., Newitt J., Batey S.F., Holmes N., Murrell J.C., Wilkinson B., Hutchings M.I. (2020). *Streptomyces* endophytes promote host health and enhance growth across plant species. *Applied and Environmental Microbiology*, 86, e01053-20.

Weinand T., El-Hasan A., Asch F. (2023). Role of *Bacillus* spp. Plant growth promoting properties in mitigating biotic and abiotic stresses in lowland rice (*Oryza sativa* L.). *Microorganisms*, 11, 2327.

X

Xie X., Gan L., Wang C. (2024). Salt-tolerant plant growth-promoting bacteria as a versatile tool for combating salt stress in crop plants. *Archives of Microbiology*, 206, 341.

Y

Yaish M., Antony I., Glick B.R. (2015). Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting bacteria from date palm tree (*Phoenix dactylifera* L...) and their potential role in salinity tolerance. *Antonie van Leeuwenhoek*, 107, 1519-1532.

Yue Z.H., Chen Y.J., Chen C., Ma K.S., Tian E., Wang Y., Liu H.Z., Sun Z.K. (2020). Endophytic *Bacillus altitudinis* WR10 alleviates Cu toxicity in wheat by augmenting reactive oxygen species scavenging and phenylpropanoid biosynthesis. *The Journal of Hazardous Materials*, 405, 124272.

Z

Zakria M., Ohsako A., Saeki Y., Yamamoto A., Akao S. (2008). Colonization and growth promotion characteristics of *Enterobacter* sp. and *Herbaspirillum* sp. on Brassica oleracea. *The Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 54(4), 507-516.

Zhang D., Zhang Y., Sun L., Dai J., Dong H. (2023). Mitigating salinity stress and improving cotton productivity with agronomic practices. *Agronomy*, 13(10), 2486.

Zhang T., Xiong J., Tian R., Li Y., Zhang Q., Li K., Xu X., Liang L., Zheng Y., Tian B. (2022). Effects of single- and mixed-bacterial inoculation on the colonization and assembly of endophytic communities in plant roots. *Frontiers in Plant Science*, 13, 928367.