

## **Chunks du Document 'A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria'**

Ce document a été découpé en segments logiques pour faciliter l'indexation et la récupération d'informations par un système RAG.

### **Chunk 1: Introduction et Rôle des Bactéries dans l'Agriculture**

Les bactéries sont utilisées pour augmenter les rendements des cultures. Pour leur application sur les cultures, les bactéries sont fournies dans des formulations d'inoculants qui évoluent continuellement, avec des produits à base liquide et solide. Les bactéries pour les inoculants sont principalement sélectionnées à partir d'isolats naturels. Dans la nature, les microorganismes qui favorisent les plantes présentent diverses stratégies pour réussir et prévaloir dans la rhizosphère, telles que la fixation biologique de l'azote, la solubilisation du phosphore et la production de sidérophores. D'autre part, les plantes ont des stratégies pour maintenir les microorganismes bénéfiques, telles que l'exsudation de chimioattractants pour des microorganismes spécifiques et des voies de signalisation qui régulent les interactions plante-bactéries. Les approches transcriptomiques sont utiles pour tenter d'élucider les interactions plante-microorganisme.

### **Chunk 2: Contexte et Dommages de l'Agriculture Intensive**

La nécessité de produire des aliments en grandes quantités a entraîné la mise en œuvre de plusieurs techniques de production, l'augmentation des intrants, des variétés plus productives et une accélération croissante des cycles de culture. L'utilisation agricole intensive de ces technologies de production a entraîné une utilisation excessive d'engrais chimiques et, par conséquent, des dommages à l'environnement [1,2]. Alternativement, des microorganismes du sol et des plantes peuvent être utilisés, en particulier les rhizobactéries, qui ont vécu avec les plantes et ont évolué en parallèle avec elles. Les plantes fournissent un habitat aux microorganismes grâce à l'exsudation racinaire de composés organiques nécessaires au métabolisme microbien [3-5]. Ces microorganismes peuvent vivre à l'intérieur ou à l'extérieur de leur hôte, colonisant abondamment la rhizosphère ou la surface des racines des plantes [3,6].

### **Chunk 3: Évolution des Biofertilisants et Inoculants Microbiens**

Au fil du temps, l'utilisation d'inoculants microbiens ou de biofertilisants en agriculture a augmenté. Les biofertilisants sont des produits formulés à partir de microorganismes vivants capables de promouvoir la croissance des plantes d'intérêt agricole. Les premiers microorganismes utilisés comme inoculants furent les

"rhizobia", bactéries diazotrophes capables de coloniser la rhizosphère et d'établir des nodules dans les racines de leur légumineuse hôte. Le premier biofertilisant commercial fut le "Nitragin", formulé à partir de rhizobia ; Nobbe et Hiltner (1896) brevetèrent ce biofertilisant, qui utilisait la gélatine comme milieu nutritif pour les microorganismes. Plus tard, au début du 20<sup>e</sup> siècle, les formulations étaient basées sur des supports solides tels que le sol et la tourbe [7,8]. Des années plus tard, des véhicules liquides furent formulés pour vendre des biofertilisants à base d'additifs tels que la polyvinylpyrrolidone (PVP), la carboxyméthylcellulose (CMC), la gomme arabique, l'alginate de sodium, le glycérol et des protecteurs cellulaires pour améliorer la performance de croissance. Les additifs favorisent la survie des cellules lors du stockage et après leur application aux semences ou au sol [9-11].

#### Chunk 4: Souches Bactériennes Couramment Étudiées pour les Biofertilisants

Actuellement, de nombreux produits sur le marché sont composés d'une ou de combinaisons de rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR). Parmi les rhizobactéries les plus couramment étudiées figurent *Aminobacter*, *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Brevundimonas*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Delftia*, *Enterobacter*, *Gluconoacetobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Paenibacillus*, *Rhiseudobacillus*, *Serratia*, *Sphingomonas*, et *Xanthomonas*. Cependant, les bactéries les plus utilisées pour la formulation de biofertilisants sont *Azospirillum*, *Bacillus*, et *Pseudomonas*, en plus de certains champignons endo-ectomycorhiziens tels que *Rhizophagus irregularis*, *Gigaspora margarita*, *Pisolithus tinctorius*, et *Scleroderma citrinum* [1,12-14].

#### Chunk 5: Exemples de Microorganismes et leurs Effets Bénéfiques (Tableau 1 - Partie 1)

Bacterial Strains	Crop	Evaluation Conditions	Highlights	Reference
<i>Enterobacter hormaechei</i> , <i>Rhizobium spp.</i> , <i>Pseudomonas fluorescence</i> , and AAULE51 (undetermined)	Pepper	Greenhouse using inoculated seeds.	Plants produced from inoculated seeds exhibited higher shoot and root lengths in addition to showing resistance to drought stress.	Admassie et al., 2022 [15]

<p><i>Bacillus subtilis</i> (MW644678, MW644686, MW644650, MW644649, MH845220, MZ488941, MZ488846), <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> MW644651, <i>Bacillus safensis</i> MK212368, and <i>Bacillus halotolerans</i> MW644679.</p>	Sugar beet	Under greenhouse conditions, using sugar beet seeds treated with each bacterium.	Antifungal activity against <i>Sclerotium rolfsii</i> Sacc and a reduction in the severity and incidence of root rot disease. Furthermore, increases in length of shoots and roots and plant fresh and dry weight were recorded.	Farhaoui et al., 2022 [16]
<p><i>Streptomyces corchorusii</i> TKR8, <i>Streptomyces corchorusii</i> JAS2 and <i>Streptomyces misionensis</i> TBS5</p>	Rice	Greenhouse conditions using inoculated seeds.	<i>Streptomyces</i> -treated plants exhibited improvement in rice plants' growth and grain yield. Additionally, a reduction in the disease severity of bacterial panicle blight (BPB) was observed in treated plants.	Ngalimat et al., 2022 [17]
Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB) consortia	Oilseed rape	Pot experiment using Cd naturally polluted soil.	PGPB-based consortia promoted plant growth, increased Cd uptake of oilseed rape, Cd phytoextraction, and Cd removal from soil. Further, consortia increased microbial	Wang et al., 2022 [18]

			carbon, urease and sucrase activities, and the relative abundance of selected bacteria genera in soil.	
<i>Enterobacter cloacae</i> and <i>Burkholderia cepacia</i>	Garlic	In vitro growth.	Both growth and physiological attributes of garlic were increased when their meristems were inoculated with the PGPB.	Costa Júnior et al., 2020 [19]

### Chunk 6: Exemples de Microorganismes et leurs Effets Bénéfiques (Tableau 1 - Partie 2)

Bacterial Strains	Crop	Evaluation Conditions	Highlights	Reference
<i>Methylobacterium oryzae</i> MNL7 and <i>Paenibacillus polymyxa</i> MaAL70	Flooded paddy	100 g of field soil deposited into cork sealed beakers and filled up to 1.5 cm of water.	Grain yield and grain nutrient quality were improved by the co-inoculation; meanwhile, methane emission was reduced in comparison with uninoculated treatments.	Rani et al., 2021 [20]
<i>Paenibacillus taichungensis</i> , <i>Enterobacter</i> sp., <i>Rhizobium</i> sp., <i>Paenibacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i>	Walker's cattleya orchid	In vitro inoculation of seedlings obtained by micropropagation of <i>Cattleya walkeriana</i> .	Potential effect on improved nutrient acquisition and overall growth. Antioxidant enzyme activity and	Andrade et al., 2023 [21]

<i>sp.</i> , and <i>Paenibacillus pabuli</i>			non-enzymatic antioxidants were increased.	
<i>Pseudomonas gessardi</i> EU LWNA-25 and <i>Erwinia rhapontici</i> EU-B1SP1	Amaranth	Controlled (pot) and natural (experimental farm) conditions.	Bacteria used as microbial consortia enhanced the growth of <i>Amaranthus</i> crops, expressed as the growth, grain, and yield.	Devi et al., 2022 [22]
<i>Acinetobacter calcoaceticus</i> P23, <i>Pseudomonas fulva</i> Ps6 and <i>Chryseobacterium</i> strains	Duckweed	Biomass production using a low nitrogen content and high salt food factory effluent (WW).	PGPRS promoted the growth of the crop under standard conditions but not when WW was used.	Khairina et al., 2020 [23]
<i>Azotobacter chroococcum</i> and <i>A. vinelandii</i>	Eggplant	Root inoculation in plants exposed to different levels of drought stress.	Inoculated plants under drought stress exhibited higher dry matter production, leaf relative water, ions (K, Ca, and Mg), protein in roots, phenolic compounds, and proline.	Kiran et al., 2022 [24]

## Chunk 7: Mécanismes Directs et Indirects des Microorganismes dans les Plantes

Les PGPR peuvent agir de deux manières pour améliorer la *fitness* de leurs hôtes, soit directement, soit indirectement. Parmi les mécanismes directs figurent ceux qui favorisent la croissance des plantes. On y trouve la production d'hormones, telles que les auxines, les cytokinines et les gibbérélines, ainsi que la fixation de l'azote et la solubilisation du phosphore. Les mécanismes indirects sont liés à l'inhibition de la fonction d'un ou plusieurs organismes phytopathogènes [25]. Ces mécanismes

principaux sont la production d'antibiotiques, d'enzymes qui dégradent la paroi cellulaire et d'antioxydants, l'inhibition du quorum du pathogène, la résistance systémique induite et la séquestration du fer par les sidérophores bactériens. La réduction des niveaux d'éthylène par l'enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase est également classée comme un mécanisme direct de promotion (Figure 1) [26-28].

### **Chunk 8: Production d'Auxines par les PGPR**

La production d'auxines est l'une des plus fréquemment rapportées pour la promotion de la croissance des plantes : il a été constaté que 80% des microorganismes colonisant la rhizosphère peuvent produire ce métabolite. Pendant des décennies, une augmentation du nombre de poils racinaires et de racines latérales et un raccourcissement de la longueur des racines ont été signalés lorsque les plantes sont inoculées avec des PGPR. Ces changements morphologiques des racines ont été attribués à la production d'auxines bactériennes, et des études avec des mutants végétaux altérés dans la production d'AIA ont confirmé son rôle [29]. L'effet de promotion de la croissance des plantes par les bactéries dans lequel l'auxine est impliquée est connu sous le nom de phytostimulation. Il a été rapporté que les nodules racinaires contiennent plus d'auxine que les racines non nodulées [30].

### **Chunk 9: Production de Gibbérellines par les PGPR**

Inversement, les gibbérellines comprennent un grand groupe d'acides carboxyliques diterpénoïdes tétracycliques avec des squelettes carbonés en C20 ou C19 [31]. Les gibbérellines sont connues pour stimuler la croissance et activer les processus de croissance, tels que l'élongation des tiges, la germination des graines, la floraison et la nouaison [32], et augmenter le taux de photosynthèse et la teneur en chlorophylle [33,34]. Parmi les genres de PGPR qui peuvent produire des gibbérellines figurent *Bacillus spp.*, *Achromobacter xylosoxidans*, *Gluconobacter diazotrophicus*, *Acinetobacter calcoaceticus*, *Rhizobium*, *Azotobacter spp.*, *Herbaspirillum seropedicae*, *Enterococcus faecium*, *Pseudomonas spp.*, *Promicromonospora spp.*, et *Azospirillum spp.* [31,35].

### **Chunk 10: Production de Cytokinines par les PGPR**

D'autres phytohormones produites par les microbes sont les cytokinines. Elles contrôlent la différenciation cellulaire dans les tissus méristématiques et régulent la dominance apicale, l'élongation des racines, la germination des graines, le développement des fleurs et des fruits, et les interactions plante-pathogène [36,37].

Les PGPR qui les produisent sont *Bacillus subtilis*, *Methylobacterium*, et *Sinorhizobium meliloti* [38,39].

### **Chunk 11: Fixation Biologique de l'Azote par les PGPR**

L'azote est l'un des macronutriments les plus importants pour la croissance des plantes. L'abondance de l'azote dans l'atmosphère est d'environ 78%, et les plantes ne peuvent pas l'assimiler. De nombreuses PGPR ont été identifiées qui peuvent effectuer la fixation biologique de l'azote librement ou sous des associations symbiotiques avec des légumineuses. Quelques exemples de fixateurs d'azote symbiotiques sont *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Allorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Burkholderia*, et *Herbaspirillum* [1,40]. Les cyanobactéries (par exemple, *Nostoc* et *Anabaena*), *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Klebsiella*, *Herbaspirillum*, et *Pseudomonas* peuvent être des fixateurs d'azote libres ou établir des associations avec les plantes en tant qu'endophytes [41-43]. L'inoculation de microorganismes fixateurs d'azote dans les graines, les semis, les racines ou le sol stimule la croissance des plantes, améliore la qualité du sol et maintient le niveau d'azote dans le sol [44].

### **Chunk 12: Solubilisation du Phosphore par les PGPR**

Le phosphore est un autre macronutriment essentiel pour les plantes, car il intervient dans différents processus métaboliques, tels que la photosynthèse. On le trouve dans des molécules telles que l'ATP et les acides nucléiques et il est impliqué dans la transduction du signal. Cependant, il y a un inconvénient car plus de 90% du phosphore du sol est insoluble, immobilisé ou précipité, ce qui rend difficile son absorption par les plantes. Dans le sol, certaines bactéries solubilisent le phosphore inorganique ; ces bactéries sont appelées bactéries solubilisatrices de phosphate [45]. Elles convertissent le phosphate organique et inorganique insoluble en une forme biodisponible pour les plantes. Certaines PGPR, telles que *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Flavobacterium*, *Rhodococcus*, et *Serratia*, sont répertoriées dans cette catégorie [46]. De plus, ces solubilisateurs de phosphate stimulent également la croissance des plantes [47].

### **Chunk 13: Production de Sidérophores par les PGPR**

Un autre nutriment crucial requis par les plantes est le fer (Fe). Cependant, comme les nutriments précédents, il est également indisponible pour les plantes car il est insoluble sous forme de  $Fe^{3+}$ , associé aux hydroxydes et oxyhydroxydes [48].

Certaines PGPR peuvent sécréter des sidérophores dans le sol : phénolates, catécholates, hydroxamates, carboxylates ou types mixtes. Les sidérophores sont de petites molécules peptidiques qui se lient au  $Fe^{3+}$  et le rendent disponible pour les cellules [49]. Certains sidérophores montrent également une affinité pour Pb, Cd, Zn, Cu, Co, Mo, et même pour As. Les PGPR ayant cette capacité sont *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, et *Serratia* [50].

#### **Chunk 14: Production d'Antibiotiques par les PGPR (Mécanisme Indirect)**

Parmi les mécanismes indirects, le plus important est la production d'antibiotiques tels que la surfactine, la fengycine, les rhamnolipides, l'acide phénazine-1-carboxylique (PCA), la pyrrolnitrine, les butyrolactones, la zwittermicine A, l'aerugin, l'azomycine, les cépafungines, la kanosamine et la karalicine [49]. Ils peuvent agir comme agents antifongiques, antibactériens, anthelminthiques et antiviraux. Les peptides bactériens peuvent inhiber les champignons phytopathogènes tels que *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Pythium*, *Alternaria*, *Phytophthora*, et *Botrytis*. Les PGPR appartenant aux genres *Bacillus*, *Pseudomonas*, et *Streptomyces* ont été exploités pour contrôler les maladies des plantes dans de nombreuses cultures économiquement importantes [43,51,52].

#### **Chunk 15: Production d'Enzymes de Dégradation de la Paroi Cellulaire et Antioxydants par les PGPR**

Certains organismes peuvent produire des enzymes capables de dégrader la paroi cellulaire fongique de certains phytopathogènes. Parmi les enzymes ayant cette capacité figurent la chitinase, la  $\beta$ -1,3-glucanase, la protéase et la lipase, qui sont responsables de la dégradation des composants des parois cellulaires des champignons [53-55]. D'autre part, lorsque les plantes sont soumises à différents types de stress, elles produisent des espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui sont liées aux dommages cellulaires oxydatifs. Par conséquent, certains microorganismes peuvent produire un système de défense antioxydant pour les plantes ; un exemple de ces mécanismes est la production d'enzymes antioxydantes telles que la catalase (CAT), la superoxyde dismutase (SOD) et la peroxydase (POD) produites par certains genres de PGPR tels que *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus amyloliquefaciens*, et *Bacillus licheniformis* [56-58].

#### **Chunk 16: Quorum Quenching par les PGPR**

Les bactéries peuvent également communiquer via des molécules de signalisation appelées N-acyl homoserine lactones (AHL), qui peuvent également servir à détecter



les changements environnementaux et la densité de la population bactérienne. Certains microorganismes phytopathogènes ont cette capacité de communiquer via des molécules et ainsi devenir plus virulents [59]. Perturber la quorum sensing par les PGPR, qui peuvent produire certaines enzymes telles que la lactonase, est une stratégie pour éviter la communication entre les pathogènes, diminuant la virulence et inhibant leur croissance dans la plante [60]. Parmi les genres ayant cette capacité figurent *Bacillus*, *Agrobacterium*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, et *Klebsiella* [61].

### **Chunk 17: Résistance Systémique Induite (ISR) par les PGPR**

La résistance systémique induite (ISR) est un mécanisme de défense des plantes déclenché par une infection pathogène, des blessures ou la colonisation des racines. L'ISR peut être déclenchée par les PGPR via les composants de leur paroi cellulaire ou leurs métabolites [25]. Certaines PGPR, telles que *Bacillus subtilis* et *Pseudomonas sp.*, induisent l'ISR et produisent des peptides antimicrobiens qui contrôlent l'infection par les phytopathogènes (par exemple, *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Pythium*, *Alternaria*, *Ralstonia*, *Phytophthora*, et *Botrytis*) [62,63].

### **Chunk 18: Stratégies des Plantes pour Sélectionner le Microbiote (Exsudats Racinaire)**

Les plantes peuvent sélectionner leur microbiote en libérant des exsudats racinaires. Les microbes sont attirés par chimiotaxie vers la rhizosphère par des métabolites secondaires, des composés de faible poids moléculaire (acides aminés, acides organiques et sucres) et des composés de poids moléculaire élevé (polysaccharides, protéines de mucilage et vitamines) [64]. L'acide L-malique et d'autres nutriments jouent un rôle dans la reconnaissance de l'hôte par *Bacillus subtilis* FB17 mais pas par d'autres *Bacillus sp.* [65].

### **Chunk 19: Diversité du Microbiote Rhizosphérique**

Le microbiote dans la rhizosphère des plantes peut inclure des algues, des archées, des arthropodes, des bactéries, des champignons, des nématodes, des protozoaires ou des virus [64].

### **Chunk 20: Stratégies des Microorganismes pour Persister dans la Rhizosphère**

Les microorganismes ont développé des stratégies pour croître et persister dans la rhizosphère. Ils peuvent dégrader les métabolites antimicrobiens sécrétés par les plantes (par exemple, les phytoalexines, les flavonoïdes et les alcaloïdes), évitant ainsi

leurs effets toxiques. Les mécanismes moléculaires régissant ces interactions sont examinés ci-dessous du point de vue transcriptomique.

### **Chunk 21: Le Phyllosphère comme Réservoir de Microorganismes Bénéfiques**

Bien que la rhizosphère ait été la principale source de bactéries favorisant la croissance, la phyllosphère est également un réservoir de microorganismes ayant un potentiel métabolique exceptionnel. Le terme phyllosphère fait référence aux parties aériennes des plantes, y compris les tiges, les feuilles, les fruits et les structures reproductives [66]. Les feuilles constituent la majeure partie de la phyllosphère ; il y a environ 106–108 cellules bactériennes/cm<sup>2</sup> dans chaque feuille [67].

### **Chunk 22: Origine et Résistance du Microbiote Phyllosphérique**

Le microbiote phyllosphérique peut avoir une origine endophytique, ou il peut provenir de l'air, de l'eau de pluie ou d'irrigation, de vecteurs ou de la poussière du sol. Cependant, tous les microbes ne résistent pas à l'exposition aux rayons UV, à la privation de nutriments et aux fluctuations de température et d'humidité environnementales [68]. Ils doivent également s'attacher avec succès à la cuticule foliaire, une caractéristique utile lorsque les bactéries sont utilisées comme bioinoculants appliqués par voie foliaire.

### **Chunk 23: Rôles et Exsudats des Microbes Phyllosphériques**

À partir de là, ils libèrent des sidérophores, des composés organiques volatils et des métabolites antimicrobiens [69]. De plus, les microbes de la phyllosphère peuvent déclencher des réponses systémiques chez les plantes qui augmentent la production et l'accumulation de phytoalexines, d'alcaloïdes et de glucanases qui évitent l'invasion des phytopathogènes [68]. D'autres rôles de ces microbes impliquent le contrôle de la floraison, le développement des graines et des fruits, la protection contre les contaminants et les pesticides, l'amélioration des rendements des cultures et le cycle du carbone et de l'azote [70].

### **Chunk 24: Résidents Courants de la Phyllosphère et Voies de Colonisation**

*Sphingomonas*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Methylobacterium*, et *Bacillus* sont couramment trouvés comme résidents de la phyllosphère chez le maïs, le riz, le soja, la canne à sucre et les arbres fruitiers [69]. Certains d'entre eux colonisent les plantes par les stomates, les lenticelles et les hydathodes et sont distribués vers d'autres tissus via les systèmes du xylème et du phloème [71]. Une combinaison de bactéries de la rhizosphère et de la phyllosphère serait une approche nouvelle pour produire

des biofertilisants qui répondent aux aspects clés de la nutrition des plantes.

### **Chunk 25: Interaction Plante-Microbe et le Concept d'Holobionte**

Dans les écosystèmes naturels et agricoles, des microorganismes bénéfiques et pathogènes, principalement des bactéries et des champignons, colonisent les plantes [72]. L'interaction plante-microbe est un processus complexe, dynamique et continu aussi ancien que la colonisation des plantes sur Terre. L'association de l'hôte multicellulaire, en l'occurrence la plante, avec son microbiote associé génère une entité fonctionnelle appelée "holobionte" [73-75]. Cependant, chez les plantes, ce concept a été remis en question pour ses implications évolutives car les plantes s'associent seulement transitoirement avec de nombreux microbes, dans de nombreux cas avec des fonctions redondantes [76].

### **Chunk 26: Facteurs Contrôlant l'Établissement des Communautés Microbiennes chez les Plantes**

Les plantes sont continuellement en contact avec de nombreux microorganismes différents, y compris des bactéries, des champignons, des virus et des protistes. L'établissement des communautés de microorganismes dans les plantes n'est pas aléatoire : certaines conditions le contrôlent, par exemple, le type de sol, le génotype de l'hôte, le stade de développement de la plante et l'organe de la plante [77-79]. Bien que la plupart des microbes rencontrés par les plantes soient naturellement commensaux, une petite mais significative portion d'entre eux formera des symbioses pathogènes ou mutualistes avec la plante.

### **Chunk 27: Différenciation Bénéfique/Pathogène et Voies de Signalisation**

Jusqu'à présent, de nombreuses études ont révélé des processus d'interaction plante-microbe, y compris la façon dont les plantes répondent à la colonisation microbienne, y compris les pathogènes. Cependant, il reste des questions sur la façon dont les plantes différencient les microbes bénéfiques des pathogènes ou entre différentes espèces de pathogènes, ou comment les réseaux de régulation génique et les voies de transduction du signal contrôlent ces processus [80]. Les interactions symbiotiques les mieux étudiées se produisent entre les plantes et les champignons mycorhiziens arbusculaires (AMF) et entre les légumineuses et les rhizobia fixateurs d'azote. Cette interaction est réalisée grâce à la communication chimique entre les microorganismes et les racines des plantes.

### **Chunk 28: Communication Chimique Racine-Microbe (Strigolactones, Myc**

## **Factors, Flavonoïdes, Nod Factors)**

Les racines des plantes libèrent des strigolactones et les AMF produisent des facteurs Myc, suivis d'une série de changements cellulaires qui commencent dans les racines et conduisent à la formation d'un appareil de pénétration, un canal par lequel les hyphes fongiques peuvent coloniser. Chez les légumineuses, les racines sécrètent des flavonoïdes détectés par les rhizobia, qui libéreront des facteurs Nod en réponse. Les facteurs Nod induisent la formation d'un fil d'infection dans les racines, qui sert de point d'entrée pour les rhizobia et initie le développement de nodules fixateurs d'azote [81].

## **Chunk 29: Signaux Microbiens pour l'Interaction Symbiotique et la Défense**

Les microbes sur ou dans les tissus végétaux produisent de nombreux signaux différents, y compris des composés organiques volatils, des hormones, des mimétiques d'hormones et des signaux à base de glucides et de protéines, pour l'interaction symbiotique et en réponse à la défense [82].

## **Chunk 30: Voie de Signalisation Symbiotique Commune (CSSP)**

De nombreux gènes nécessaires aux interactions entre plantes et bactéries et plantes et champignons ont été découverts et décrits, y compris la voie de signalisation symbiotique commune (CSSP). Cette voie comprend des kinases et des protéines co-réceptrices qui détectent la présence de bactéries rhizobiennes ou de champignons AM et une série de protéines de signalisation, calcium/calmoduline, qui induisent l'expression génique nécessaire à l'établissement du mutualisme. Il existe des preuves que certains éléments CSSP sont séquestrés pendant le stade de colonisation des tissus végétaux chez les plantes. Les mutations CSSP chez *Medicago truncatula* ont affecté les interactions bénéfiques et pathogènes [83].

## **Chunk 31: Reconnaissance des MAMPs/PAMPs et Immunité Activée par les PAMPs (PTI)**

Les plantes reconnaissent les molécules conservées des microbes ; ces métabolites sont également connus sous le nom de motifs moléculaires associés aux microbes ou aux pathogènes (MAMPs ou PAMPs). Les plantes ont développé différents récepteurs de reconnaissance de motifs (PRRs) dans la membrane plasmique qui se lient aux MAMPs et PAMPs et contrôlent les réponses immunitaires des plantes. En réponse aux PAMPs, les plantes déclenchent une réponse de défense appelée immunité activée par les PAMPs (PTI) ou résistance basale, le premier niveau de défense qui restreint

l'infection par les pathogènes chez la plupart des espèces végétales [84].

### **Chunk 32: Rôle des miRNAs dans les Interactions Plante-Microbe**

Le rôle des miRNAs végétaux a suscité un intérêt considérable ces dernières années, car il est connu que les miRNAs sont impliqués dans les voies de signalisation associées aux interactions symbiotiques. Les miRNAs sont de petits fragments d'ARN non codants endogènes (18 à 24 nucléotides) qui affectent la stabilité et la traduction des ARNm et agissent comme les principaux régulateurs post-transcriptionnels de l'expression génique [85]. Différents miRNAs végétaux ont été impliqués dans la modulation des interactions microbiennes pathogènes avec les plantes. Les miRNAs impliqués dans la résistance aux pathogènes fonctionnent comme des régulateurs des gènes NBS-LRR, qui codent des protéines caractérisées par un site de liaison aux nucléotides (NBS) et une répétition riche en leucine (LRR). Par exemple, miR482 favorise la résistance de la pomme de terre en supprimant les gènes NBS-LRR lors de l'infection par *Verticillium dahliae* ; chez la tomate, la diminution de l'expression de miR482 et l'augmentation de l'expression de BS-LRR confèrent une résistance à *V. dahliae* [86].

### **Chunk 33: Signatures Transcriptomiques Bactériennes et Évasion Immunitaire**

Nobori et al. (2018) ont évalué 27 combinaisons d'interaction et d'immunité végétale entre *Arabidopsis thaliana* et le pathogène commun *Pseudomonas syringae*, identifiant des gènes et des processus bactériens spécifiques de la "réponse immunitaire". Chez *P. syringae*, il a été possible d'identifier des signatures transcriptomiques bactériennes influencées par l'activation immunitaire de la plante et la surexpression du gène du facteur sigma impliqué dans la régulation du fer et comment cela diminue partiellement la croissance bactérienne pendant l'immunité de la plante [87]. L'analyse de la flagelline 22 (flg22), qui est encodée par des centaines de génomes de symbiontes d'*Arabidopsis*, a révélé que ces peptides permettent l'évasion de la réponse immunitaire. Par conséquent, les plantes peuvent identifier le type de flagelline bactérienne et utiliser cette information pour identifier les pathogènes [88].

### **Chunk 34: Différenciation des Microorganismes Bénéfiques par les Plantes**

En général, les plantes peuvent différencier les microorganismes bénéfiques des pathogènes de différentes manières, telles que la reconnaissance de différents épitopes flagellaires, la compétition des récepteurs et la régulation post-transcriptionnelle par les miRNAs.

### **Chunk 35: Interaction Plante-Bactérie: Vue Transcriptomique - Introduction**

Les interactions plante-microbe impliquent une signalisation chimique dans laquelle les microorganismes détectent les métabolites dérivés des plantes et expriment des gènes associés à la chimiotaxie, au métabolisme des nutriments et à la synthèse de régulateurs de croissance végétale [89,90]. Ce dialogue inter-règnes peut ne pas toujours être le même, selon l'hôte, le moment de l'interaction, la nature chimique des métabolites, ou la présence d'autres microorganismes ou plantes [91-93]. L'objectif de la transcriptomique est d'explorer l'expression complète des génomes dans une condition définie ; par conséquent, elle a été un outil précieux pour décrypter les mécanismes impliqués des deux côtés des associations des PGPR avec les plantes [94,95].

### **Chunk 36: Composition des Exsudats Racinaire et Réponse Transcriptomique des PGPR**

La composition des exsudats racinaires diffère selon le génotype, l'âge et les conditions nutritionnelles, mais ils se composent généralement de sucres, d'acides aminés, d'acides organiques et de métabolites secondaires [96]. Des essais de PGPR sous l'influence d'exsudats racinaires ont permis de simuler les interactions qui se produisent dans la rhizosphère. Par exemple, *Bacillus subtilis* OKB105 a exprimé des gènes pour le transport du glucose, de l'arabinose et de l'acide malique en réponse aux exsudats de riz [97], tandis qu'en contact avec les exsudats de maïs, *B. amyloliquefaciens* SQR9 a exprimé des gènes pour le métabolisme de l'inositol, du mannitol, de l'alanine, du glutamate, de la lysine et de l'aspartate [98].

### **Chunk 37: Préférence des Rhizobia pour les Acides Organiques et Régulation de l'Auxine**

Les transcriptomes de *Rhizobium leguminosarum* et *R. phaseoli* interagissant avec différentes plantes hôtes ont montré la préférence des rhizobia pour l'absorption d'acides organiques basée sur la surexpression de gènes codant des systèmes de transport spécialisés de C4-dicarboxylates et de tricarboxylates [99,100]. Inversement, l'exposition de *Bradyrhizobium* aux exsudats de soja a été liée à l'expression de gènes impliqués dans le métabolisme de l'AIA, suggérant que les légumineuses peuvent réguler la production d'auxine par les bactéries [101].

### **Chunk 38: Influence des Métabolites Rhizosphériques sur l'Expression Génique des PGPR**

De plus, *Azospirillum brasilense* atteint des niveaux élevés d'expression de gènes pour

la production d'auxine et pour la fixation biologique de l'azote lors de la colonisation du rhizoplan du maïs en présence d'autres PGPR, indiquant que les métabolites produits par un membre de la communauté rhizosphérique peuvent affecter l'expression génique des autres [93].

### **Chunk 39: Activation des Gènes PGPR par les Exsudats Racinaire en Sols Pauvres**

Dans les sols pauvres, les plantes activent un système de "cri à l'aide" qui attire des microorganismes dotés de capacités métaboliques exceptionnelles. Les exsudats racinaires peuvent activer des gènes des PGPR impliqués dans l'attachement et la colonisation des racines, y compris ceux codant des systèmes de sécrétion, des fimbriae, des flagelles, des enzymes dégradant la paroi végétale (cellulases, xylanases, pectinases et endoglucanases) et des systèmes de quorum-sensing [102,103].

### **Chunk 40: Systèmes de Sécrétion Bactériens et Symbiose Plante-Microbe**

Certains systèmes de sécrétion agissent comme une seringue moléculaire qui libère leurs effecteurs dans la cellule végétale, affaiblissant la réponse immunitaire et favorisant l'entrée bactérienne [104]. Lorsque *Bradyrhizobium japonicum* USDA 110 et *Sinorhizobium fredii* HH103 ont détecté des flavonoïdes racinaires, ils ont exprimé un système de sécrétion de type III (T3SS) nécessaire pour établir une nodulation efficace et une fixation de l'azote avec le soja (*Glycine max*) [105]. De même, le système de sécrétion de type VI (T6SS) de *Rhizobium etli* Mim1 est essentiel pour la symbiose avec les haricots communs [106].

### **Chunk 41: Rôle des Systèmes de Sécrétion dans l'Interaction PGPR-Céréales**

Les systèmes de sécrétion jouent également un rôle important chez les PGPR pour l'interaction avec les céréales. Le fixateur d'azote *Azoarcus* sp. BH72 a exprimé des gènes codant un T6SS et des pili en réponse aux exsudats de riz. Les mutants de ces gènes sont déficients dans l'invasion des racines [107]. Les gènes codant le T3SS, les endoglucanases et les polygalacturonases ont été activés chez *R. phaseoli* en présence d'exsudats de maïs [100]. En revanche, lorsque cette bactérie a colonisé le rhizoplan, elle a exprimé un système de sécrétion T6SS [108].

### **Chunk 42: Adaptation Endophytique et Pompes d'Efflux**

Une étude transcriptomique/protéomique fascinante pour déterminer les gènes clés de l'adaptation à un mode de vie endophytique a révélé que *Nitrospirillum*



*amazonense* a exprimé un système de sécrétion de type IV et des pompes d'efflux RND pour les composés toxiques dans l'apoplaste de la canne à sucre [109].

#### **Chunk 43: Mécanismes de Détoxification des Métabolites Végétaux par les PGPR**

Les exsudats racinaires sont riches en nutriments et contiennent des phytoalexines, des flavonoïdes, des acides phénoliques et des alcaloïdes ayant une activité antimicrobienne [92]. L'abondance de ces composés dans la rhizosphère façonne l'assemblage des communautés microbiennes [110]. Les PGPR possèdent des mécanismes de détoxification des métabolites végétaux par dégradation, neutralisation ou excrétion. Des travaux sur les *Pseudomonas* associées à la rhizosphère, y compris *P. fluorescens*, *P. brassicacearum*, *P. chlororaphis*, *P. protegens*, et *P. synxantha*, ont montré une surexpression de gènes pour le clivage du catéchol, du benzoate et des acides phénoliques en interaction avec la graminée *Brachypodium distachyon* [111] et la betterave sucrière [112].

#### **Chunk 44: Tolérance aux Flavonoïdes et Acides Phénoliques via les Pompes d'Efflux**

*Rhizobium etli* CFN42 possède une pompe d'efflux, RmrAB, qui confère une tolérance à la naringénine, à la phaséoline, à la phaséollidine, à l'acide coumarique et à l'acide salicylique [113]. Chez le phytopathogène *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000, les gènes de la pompe d'efflux MexAB-OprM confèrent une protection aux flavonoïdes et aux composés phénoliques, lui conférant une bonne *fitness* dans la rhizosphère et un avantage dans la colonisation des plants de tomate [114].

#### **Chunk 45: Production d'Antifongiques et de Sidérophores Induite par les Plantes**

En plus des capacités de promotion de la croissance des plantes, d'autres mécanismes des PGPR protègent contre les phytopathogènes et sont induits par les plantes. Les exsudats racinaires de *Brachypodium* influencent la régulation de l'expression génique de *Pseudomonas* pour la production des antifongiques pyrrolnitrine, acide phénazine-1-carboxylique et 2,4-diacétylphloroglucinol [111]. L'expression de gènes pour la biosynthèse de la bacillaène, de la difficidine, de la surfactine, de la macrolactine et de la fengycine par *B. amyloliquefaciens* a été détectée lors d'une interaction avec le maïs [98,115]. En même temps, *Rhizobium* exprime des gènes pour la production du sidérophore vicibactine dans des essais similaires [100]. Ce spectre de métabolites secondaires est efficace pour le biocontrôle des champignons phytopathogènes tels que *Fusarium oxysporum*, *F.*



*verticiloides*, *Gibberella moniliformis*, *Bipolaris oryzae*, et *Colletotrichum gloeosporioides* [116-118].

#### **Chunk 46: Mécanismes Moléculaires et Réponses Systémiques Induites par les PGPR**

Les effets bénéfiques des bioinoculants sur différentes cultures ont été largement décrits au niveau agronomique [119,120] ; cependant, de nombreux mystères subsistent quant aux mécanismes moléculaires qui entraînent des changements dans la physiologie des plantes et à leurs inducteurs microbiens. Une vue transcriptomique de la communication plante-microbe prouve que les PGPR peuvent modifier l'expression génique globale de leurs hôtes. Les plantes peuvent distinguer si un microorganisme pathogène ou