



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Université Saad Dahleb Blida 1

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biotechnologies

مخبر حماية و تميمين الموارد الاقروبيولوجية

Laboratoire de Protection et de Valorisation des Ressources Agrobiologiques

LPVRAB

Mémoire de fin d'Études

Pour l'obtention du Diplôme Master 2 en

Biotechnologie microbienne

Thème :

**Applications biotechnologiques des endophytes
en agriculture**

Présenté par:

M^{elle} Hamza Sara

&

M^{elle} Cherrar Ikram

Soutenu le : 22/09/2020

Devant le jury composé de:

Mme Mohamed Mahmoud Fadhéla

MCB

U.S.D.B1 Présidente

Mme Tafifet Lamia

MAA

U.S.D.B1 Promotrice

Mme Benoussaid Nacéra

MCB

U.S.D.B1 Examinatrice

Promotion : 2019/2020

Remerciements

Tout d'abord, nous remercions Allah le Tout Puissant pour nous avoir donné la santé et le courage et nous avoir guidé dans le bon chemin afin d'accomplir et de pouvoir présenter ce modeste travail.

*Nous adressons nos sincères salutations et remerciements au **professeur KRIMI.Z***

*Nous tenons tout particulièrement à remercier notre chère promotrice **Mme TAFIFET L.**, pour sa disponibilité et ses orientations, son soutien moral et scientifique sans lesquels ce travail n'aurait pas pu prendre forme.*

*On remercie les membres du jury, Mme **MOHAMED MAHMOUD.F** qui nous a fait l'honneur de le présider et Mme **BENOUSSAID.N** d'avoir accepté d'examiner notre travail.*

*Nos profonds remerciements à Mme **SELMA**. L'ingénieure et responsable de laboratoire de Bactériologie pour ses aides à réaliser ce travail.*

Nos remerciements vont à tous les professeurs de département Biotechnologie de Blida qui ont contribué à notre formation durant nos 5 années d'études.

Nous n'oublions pas de remercier les étudiants en Biotechnologie microbienne promotion 2019-2020.

Enfin, nous témoignons notre gratitude à toute personne qui a contribué de près ou de loin, à l'élaboration de ce travail.

Dédicaces

Toutes les lettres ne sauraient trouver les mots qu'il faut...

Tous les mots ne sauraient exprimés la gratitude, l'amour, le respect, la reconnaissance...

Tout d'abord « الحمد لله »

Aussi je dédier ce modeste travail à :

A celle qui a toujours garni mes chemins avec force et lumière à la plus belle perle du monde, au symbole du sacrifice et du don ; à ma regrettée **MAMAN** « que dieu ait son âme » *Je ne peux pas tout exprimer ici, ce serait trop long, j'aurais souhaité que tu aies vécu plus longtemps juste pour voir ce que je suis devenue grâce à toi, que j'ai pris la force de ton absence, que j'ai concrétisé tes rêves et suis tes conseils. Tu me manque énormément*
Mama. Je te dois tellement.

A l'homme pétris de savoir et toujours prêt à le partager, l'être qui m'a transmis son engouement pour la connaissance et son dévouement pour le travail bien fait, qui était pour moi un cœur veillant pendant toute ma vie,
PAPA que je ne pourrai jamais assez remercier.

A mes sœurs **Nassima et Hadjer** et mon frère **Abderrahmane** qui ont été là pour moi depuis ma tendre enfance jusqu'à ce jour.

A mon fiancé **Mohamed**, merci pour ton soutien.

A mes chères copines **Rofaida, Soumia et Loubna**, mon binôme IKRAM qui ont partagé avec moi le bon et le mauvais et tous les moments précieux

Hamza Sara

Dédicaces

Je dédie ce modeste travail :

À *Mes parents* ; Aucun hommage ne pourrait être à la hauteur de l'amour, et pour leur soutien. Que dieu leur procure bonne santé et longue vie.

À la personne que j'aime beaucoup et qui m'a soutenue tout au long de mes études : Ma très chère tante *Zohra* pour son amour, sa tendresse, son soutien et ses prières.

À *mes sœurs* pour leurs encouragements permanents, et leur soutien moral.

A toute ma famille, et mes amis *Belkacem , Kanza et Soumia*.

A mon binôme *Sara* et toute sa famille.

Et à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin pour que ce projet soit possible, je vous remercie.

Cherrar Ikram

Applications biotechnologiques des endophytes en agriculture

Résumé

Les endophytes sont des microorganismes principalement des bactéries et des champignons présents de manière asymptomatique dans toutes les espèces végétales et peuvent exercer plusieurs activités bénéfiques pour leurs hôtes.

Il existe actuellement de nombreux rapports indiquant que les microorganismes isolés des plantes ont de grandes applications biotechnologiques en médecine, en pharmacie et dans l'industrie.

De plus, ces endophytes sont bien connus pour leurs divers rôles dans le domaine de l'agriculture. Il a été démontré que les microorganismes endophytes ; peuvent réduire considérablement l'utilisation de produits agrochimiques ; stimulent la croissance et le développement des plantes et le rendement des cultures par la synthèse des phytohormones, et grâce au cycle amélioré des nutriments et des minéraux tels que l'azote, le phosphate, potassium. Ainsi, les endophytes protègent les plantes des maladies provoquées par les nématodes les insectes et les microorganismes phytopathogènes ; et peuvent agir comme des remédiateurs des stress abiotiques comme ; la salinité, les métaux lourds, la sécheresse et les températures extrêmes.

Certaines études ont montré des mécanismes utilisés par l'endophytes pour surmonter les conditions défavorables dues aux stress biotiques et abiotiques tels que ; la synthèse de métabolites secondaires, la production des antibiotiques, la compétition et la production des enzymes lytiques.

Une partie expérimentale a été entamée qui avait pour objectif l'isolement, la caractérisation et l'identification morphologique et biochimique des bactéries endophytes de la rhizosphère, les feuilles et des racines du palmier dattier dans la région de Bechar. L'isolement d'une collection de bactéries endophytes a été réalisée à partir du sol rhizosphérique et des racines de deux sites différents de la région de Bechar et six variétés de palmiers dattiers ; Taghit (variétés Feggous, Ksseba et Cherka) et Ouakda (variétés Mejhoul, Hmira et Feggous).

Mots clés : Endophytes, champignons, bactéries, biocontrôle, potentiels agro-biotechnologiques.

Biotechnological applications of endophytes in agriculture

Abstract

Endophytes are microorganisms mostly bacteria and fungi present asymptotically in plants and can exercise several beneficial activities for their hosts.

There are many reports currently that microorganisms isolated from the extreme environments have great biotechnological applications in medicine, agriculture, and industry.

In addition, these endophytes are well known for their various roles in agriculture. It has been shown that endophytic microorganisms ; may significantly reduce use of agrochemicals ; increase plant growth and development ; and crop yield through the synthesis of phytohormones, and thanks to the improved cycle of nutrients and minerals such as nitrogen, phosphate, potassium. Thus, endophytes protect plants from diseases caused by nematodes, insects and phytopathogenic microorganisms ; and can act as abiotic stresses such as salinity heavy metals drought and temperature extremes.

Some studies have shown mechanisms used by the endophytes to overcome adverse conditions due to biotic and abiotic stresses such as ; synthesis of secondary metabolites production of antibiotics, production of competition and production of lytic enzymes.

An experimental design has been initiated with the objective of the isolation, characterization and morphological and biochemical identification of endophytic bacteria from the phyllosphere and rhizosphere and from the roots of the date palm in one region, Bechar. The isolation of a collection of endophytic bacteria was performed from rhizospheric soil and roots from two different sites in the region of Bechar and six varieties of date palms; Taghit (Feggous, Ksseba and Cherka varieties) and Ouakda (Mejhoul, Hmira and Feggous varieties).

Keywords: Endophytes, fungi, bacteria, biocontrol, agro-biotechnological potential.

تطبيقات التكنولوجيا الحيوية للكائنات الداخلية في الزراعة

المخلص

الكائنات الداخلية للنباتات هي ميكروبات في الغالب بكتيريا وفطريات توجد في جميع أنواع النباتات دون أن تسبب لها أمراض ويمكن أن تؤدي العديد من الأنشطة المفيدة لها.

يوجد حاليًا العديد من التقارير التي تشير إلى أن الكائنات الحية الدقيقة المعزولة من النباتات لها تطبيقات تكنولوجية حيوية كبيرة في الطب والصيدلة والصناعة.

بالإضافة إلى ذلك، تشتهر هذه النباتات الداخلية بأدوارها المختلفة في الزراعة. لقد أثبت أن هذه الكائنات يمكن أن تقلل بشكل كبير من استخدام الكيماويات الزراعية ؛ تحفيز نمو وتطور النباتات وإنتاج المحاصيل من خلال افراز الهرمونات النباتية، ومن خلال تحسين دورة العناصر الغذائية والمعادن مثل النيتروجين والفوسفات والبوتاسيوم. وبالتالي، فإن هذه الكائنات تحمي النباتات من الأمراض التي تسببها الديدان الخيطية والحشرات والكائنات الدقيقة المسببة للأمراض النباتية ؛ ويمكن أن تستعمل كعلاج للعوامل غير حيوية للتوتر مثل ؛ الملوحة والمعادن الثقيلة والجفاف ودرجات الحرارة القصوى.

أظهرت بعض الدراسات الآليات التي تستخدمها الميكروبات الداخلية للتغلب على الظروف المعاكسة بسبب الضغوط الحيوية وغير الحيوية مثل ؛ إنتاج الايض الحيوي الثانوي و المضادات الحيوية ، المنافسة وإنتاج الإنزيمات المحللة.

تم البدء في تصميم تجريبي بهدف عزل وتوصيف وتحديد الشكل المورفولوجي والكيميائي الحيوي للبكتيريا الداخلية من تربة و جذور و أوراق النخيل في منطقة ، بشار. تم عزل مجموعة من البكتيريا الداخلية من التربة و الجذور لموقعين مختلفين في منطقة بشار وستة أصناف من نخيل التمر. تاغيت (أصناف ففوس ، كسيية ، شركا) وأواكدة (مجهول ، حميرة ، ففوس).

الكلمات المفتاحية: الميكروبات الداخلية ، الفطريات ، البكتيريا ، مكافحة الحيوية ، إمكانات التكنولوجيا الحيوية الزراعية.

Liste des abréviations

PGPR	Plant Growth Promoting Rhizobacteria
CFU	Colony-forming unit
GFW	Gram formula weight
EPS	Exopolysaccharides
NC	Non claviciptacés
NHA	Non adaptés à l'habitat
HA	Adaptés à l'habitat
AIA	Acide indole acétique
ACC	Acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique
spp.	Espèces
HCN	Cyanure d'hydrogène
UV	Ultraviolet
ROS	Reactive oxygen species
ABA	Acide abscissique
ISR	Résistance systémique induit
LB	Luria-Bertani

Liste des figures

Figure1 : Colonisation des bactéries endophytes	08
Figure2 : Modes de croissance des champignons endophytes dans les tissus des plantes hôtes.....	10
Figure3 : Classes d'endophytes selon la colonisation de l'hôte	15
Figure4 : Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale	18
Figure5 : Colonisation des endophytes stimule les défenses des plantes contre les stress biotiques et abiotiques	26
Figure6 : La technique des suspensions-dilutions	39
Figure7 : Désinfection des racines du palmier dattier	40
Figure8 : Fragments du Palmier dattier d'Bachar	40

Liste des tableaux

Tableau1 : Critères de classification des champignons endophytes	12
Tableau2 : Différents types d'endophytes associés aux plantes pour la gestion du stress abiotique	25
Tableau3 : Effets bénéfiques de l'association de quelques bactéries endophytes et leurs plantes hôtes	34
Tableau4 : Effets bénéfiques de l'association de quelques champignons endophytes et leurs plantes hotes	36
Tableau5 : Origine du prélèvement des bactéries endophytes isolés	38

Table des matières

Remerciements

Dédicaces

Résumé

Abstract

المخلص

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

Introduction 1

Première Partie : Synthèse Bibliographique

Chapitre I : les bactéries endophytes

1. Définition des endophytes	3
2. Bactéries endophytes	4
3. Diversité des bactéries endophytes	4
4. Principaux genres de bactéries	5
4.1. Genre <i>Pseudomonas</i>	5
4.2. Genre <i>Bacillus</i>	5
5. Modes de pénétration au sein de la plante	6
6. Colonisation des bactéries endophytes	6

Chapitre II : les champignons endophytes

1. Champignons endophytes	10
2. Diversité des champignons endophytes	11
3. Classification et caractérisation des champignons endophytes.....	11

3.1. Endophytes Clavicipitacées	12
3.2. Endophytes non clavicipitacées	13
3.2.1. Endophytes non clavicipitacées de la Classe 2.....	13
3.2.2. Endophytes non clavicipitacées de la Classe 3.....	14
3.2.3. Endophytes non clavicipitacées de la Classe 4.....	14

Chapitre III : Importance des endophytes en agriculture

1. Importance des endophytes en agriculture	16
1.1. Rôle physiologique	16
1.1.1. Production des phytohormones	16
1.1.1.1. L'acide indolyl-3-acétique (AIA)	17
1.1.1.2. Production de cytokinines	18
1.1.1.3. Production de Gibbérellines	19
1.1.2. Biofertilisation	19
1.1.2.1. Fixation biologique de l'azote.....	20
1.1.2.2. Solubilisation du Phosphate	20
1.1.2.3. Solubilisation du potassium	21
1.2. Tolérance des plantes aux stress abiotiques	22
1.2.1. Tolérance à la sécheresse	22
1.2.2. Tolérance aux extrêmes températures	23
1.2.3. Tolérance à la Salinité	23
1.2.4. Tolérance aux Métaux lourds	24
1.3. Biocontrôle des maladies et ravageurs des cultures	25
1.3.1. Protection contre les insectes ravageurs	26
1.3.2. Protection contre les microorganismes phytopathogènes	27
1.3.3. Protection contre les nématodes phytoparasites	28

Chapitre IV : Mécanismes d'action des endophytes dans la résistance des plantes aux maladies et aux stress abiotiques

1. Production de molécules bioactives : métabolite secondaire	29
2. Antibiotiques	30
3. Compétition	30
4. Production des sidérophore	31
5. Induction de la résistance systémique chez la plante hôte	31

6. Production d'enzymes	32
7. Biofilm et quorum sensing chez les bactéries endophytes.....	32

Deuxième Partie : Etude expérimentale
Isolement et caractérisation des bactéries d'endophytes et
rhizosphériques à partir palmier dattier
(Phoenix dactylifera L.)

1. Objectifs de travail	37
2. Matériels et Méthodes	38
2.1. Matériels	38
2.1.1. Collecte des échantillons	38
2.2. Méthodes	39
2.2.1. Isolements des bactéries à partir du sol rizosphérique.....	39
2.2.2. Isolements des souches endophytes à partir des racines	40
2.2.2.1. Désinfection des échantillons.....	40
2.2.3. Purification et conservation des souches	41
	42
Conclusion	
Références bibliographiques	
Annexes	

Introduction

Introduction

La phyllosphère, la rhizosphère et l'intérieur des tissus végétaux constituent l'habitat d'une grande diversité de micro-organismes (Oliveira *et al.*, 2012). Lorsque les microorganismes colonisent une plante hôte et que le tissu hôte est apparemment sain, la relation entre le microorganisme et son hôte peut aller de la pathogenèse latente à la symbiose mutualiste. Ces microorganismes peuvent être des épiphytes ou des endophytes (Sharma *et al.*, 2018).

Le terme endophyte a été introduit pour la première fois par De Bary (1866), défini comme tout organisme qui pousse dans les tissus végétaux (Khare *et al.*, 2018). Ces endophytes appartiennent à divers taxons tels que les bactéries, les champignons, les protistes, les archées (Dutta *et al.*, 2014).

Les endophytes sont appelés microorganismes qui habitent les parties internes d'une plante. Ils pénètrent dans la graine, la feuille, la tige et la racine d'une plante et ne sont pas nocifs pour la plante hôte (Yadav, 2018). Ces endophytes ont été identifiés dans de nombreuses variétés de plantes, dont certaines sont le riz, le blé, la tomate, le maïs, le fraisier, le et les agrumes (Verma *et al.*, 2017 ; Yadav *et al.*, 2018).

L'avènement de la biotechnologie microbienne a contribué à établir le fait que les microorganismes endophytes jouent un rôle important dans l'industrie, l'agriculture et la médecine (Gouda *et al.*, 2016 ; Rajamanikyam *et al.*, 2017).

La plupart du temps, lorsque les endophytes sont inoculés dans la plante, ils produisent un accroissement significatif de la biomasse et aident également à stimuler l'agriculture commerciale (Santoyo *et al.*, 2016 ; Shen *et al.*, 2019).

Les agents phytopathogènes sont généralement pris en compte pour leur effet négatif sur la germination et la croissance des plantes cultivées environnantes, mesurées comme des réductions des rendements des cultures (Krimi *et al.*, 2016). Ces endophytes améliorent la croissance des plantes en sécrétant des phytohormones et contribuent par conséquent à l'amélioration de la santé des plantes en les protégeant contre les agents phytopathogènes et les ravageurs (Nair et Padmavathy, 2014).

L'interaction plante-endophyte déclenche la protection des plantes contre les conditions néfastes de l'environnement telles que la présence de métaux lourds, la sécheresse la salinité et extrême températures (Shen *et al.*, 2019).

Les microorganismes endophytes aident à améliorer la forme physique des plantes grâce à plusieurs mécanismes d'action. Les mécanismes généralement employés par les bactéries et les champignons endophytes sont principalement la production de sidérophores, la production

d'enzymes, la synthèse de molécules bioactives, et l'induction de la résistance des plantes et la compétition (Fadiji et Olubukola, 2020).

Ces dernières années, grâce à des méthodes plus simples d'isolement et d'identification et aux outils actuels de la biologie moléculaire et de la biotechnologie, les chercheurs ont manifesté un grand intérêt pour les études sur les microorganismes endophytes.

La bactérie endophyte *Bacillus methylotrophicus* OS4 a fortement réduit le développement de la galle du collet provoquée par la bactérie *Agrobacterium* spp. et a permis de germination des graines de tomate à 100%. De même, la souche *Pseudomonas brassicacearum* PS1 a amélioré la germination des graines de tomate et augmenté les paramètres de croissance des plantes (Krimi *et al.*, 2016).

Mohamed Mahmoud (2017), a montré que les champignons endophytes tels que *Fusarium* sp., et *Aspergillus terreus* isolés du palmier dattier sont exercent un effet antagoniste vis-à-vis *F.oxysporum* f.sp. *albedinis*, *F. oxysporum* f.sp *lycopercici* et *Gaeumanomyces graminis* var. *tritici*. inhibent la croissance mycélienne des pathogènes et sont des stimulateurs de la croissance des plantes.

Cette étude visait à présenter :

- ✓ Une recherche bibliographique sur les bactéries et des champignons endophytes notamment leur importance dans l'agriculture, et les divers mécanismes d'action utilisés par les endophytes pour protéger les plantes cultivées.
- ✓ Une partie expérimentale sur l'isolement et caractérisation des bactéries à partir du sol, des racines à partir de quelques variétés de palmier dattier dans la région Bechar.

Première Partie :
Synthèse bibliographique

Chapitre I :
Bactéries endophytes

1. Définition des endophytes

Le terme endophyte désigne un groupe hétérogène de micro-organismes vivant dans la plante hôte, composé principalement de bactéries et de champignons. (Alexandar, 2019). L'étymologie de ce mot provient du grec ancien : endo signifie « dans ou intérieur », et phyte signifie « végétal ou plante » (Schulz *et al.*, 2006).

La définition la plus utilisée est celle du Petrini (1991), qui décrit les endophytes comme étant « tous les microorganismes vivant dans les organes végétaux internes à un certain moment de leurs vies et peuvent coloniser les tissus végétaux internes sans causer de dommages apparents chez l'hôte » (Hyde et Soyong, 2008).

Les bactéries et les champignons endophytes 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 pharmaceutique et d'autres applications biotechnologiques (Vijay et Alan, 2014).

2. Bactéries endophytes

Les bactéries endophytes sont des Procaryotes associées aux plantes et vivant à l'intérieur des tissus, qui y hébergent sans nuire à leur hôte (Boisvert, 2014). Les bactéries endophytes, peuvent coloniser les tissus internes de la plante hôte, y compris les parties aériennes et souterraines et les graines (Reinhold-Hurek et Hurek, 2011).

Ils comprennent une gamme importante de bactéries à Gram-positif et à Gram négatif appartenant de section Proteobacteria des Actinobactéries et Firmicutes (Bacon et Hinton, 2006).

Des endophytes bactériens ont été trouvés dans toutes les espèces végétales, ainsi, une plante sans endophyte est une exception rare dans le milieu naturel (Partida-Martinez et Heil, 2011). En fait, une plante sans les bactéries bénéfiques associées serait moins apte à faire face aux agents phytopathogènes et plus sensible aux conditions de stress (Timmusk *et al.*, 2011). La recherche concernant les bactéries endophytes est l'un des aspects les plus prometteurs des études microbiologiques (Rosenblueth et Martinez-Romero, 2006).

Ils peuvent bénéficier directement aux plantes hôtes en améliorant l'absorption des nutriments par les plantes et en modulant les phytohormones liées à la croissance et aux stress. Indirectement, les bactéries endophytes peuvent améliorer la santé des plantes en ciblant les ravageurs et les agents pathogènes avec des antibiotiques, des enzymes hydrolytiques, une limitation des nutriments et en induisant les défenses des plantes. Certaines bactéries endophytes peuvent avoir une large gamme d'hôtes et peuvent être utilisées comme bio-inoculants pour développer un système agricole durable (Imran *et al.*, 2019).

3. Diversité des bactéries endophytes

Les bactéries endophytes d'un hôte végétal particulier ne sont pas classées dans une seule espèce mais comprennent plusieurs genres et espèces (Shashank *et al.*, 2011). Plus de 129 espèces de bactéries endophytes ont été isolés de différentes plantes cultivées, y compris des espèces à Gram négatif et à Gram positif représentant plus de 54 genres (Pullen *et al.*, 2002). Des endophytes bactériens ont été trouvés dans toutes les espèces végétales telles que le blé , riz, tomate ,coton , maïs, ananas, poivre noir ,vigne et palmier dattier (Hallmann *et al.*, 1997 ; Rosenblueth et Martínez-Romero, 2006 ; Miliute *et al.*, 2015).

La plante hôte et les facteurs environnementaux peuvent fortement influencer la diversité endophytique d'une plante particulière. L'âge, le génotype, la situation géographique de la plante hôte et même le tissu analysé peuvent déterminer le type de bactéries endophytes qu'elle héberge (Hallmann et Berg, 2006).

La plupart des endophytes (26%) appartiennent à la section de Gamma-Proteobacteria ; dont les principaux genres sont : *Pseudomonas* ; *Enterobacter* ; *Acinetobacter* et *Serratia*. De même ; la section Alpha-Proteobacteria englobent 18% des bactéries endophytes attribuées au genre *Rhizobium*. La section Béta-Proteobacteria représente 10% des endophytes comprenant 53 genres reconnus et 10 genres non identifiés.

Parmi les endophytes à Gram positif ; la classe Actinobacteria (20%) comprend plusieurs espèces du genre *Bacillus* (Gérard et Robert, 2018).

4. Principaux genres de bactéries endophytes

Les plantes peuvent être colonisées simultanément par une grande variété de bactéries endophytes. La variation des bactéries signalées comme endophytes couvre une gamme importante de bactéries appartenant à plusieurs genres tels que : *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* (Lodewyckx *et al.*, 2002).

4.1. Genre *Pseudomonas*

Ce genre bactérien est ubiquiste , appartient au groupe des Eubactéries non photosynthétiques et chimiotrophes. Les espèces de ce genre sont des bacilles à Gram négatif, non sporulées, généralement mobiles grâce à une ou plusieurs flagelles polaires (Palleroni, 2008). Ces espèces sont capables de coloniser le sol, la rhizosphère, la phyllosphère et les tissus végétaux (Gaignard et Luisetti, 1993 ; Peix *et al.*, 2009). Elles sont caractérisées par un métabolisme oxydatif et non fermentatif. C'est le genre prédominant des endophytes (26%) présentant plusieurs espèces telles que *Pseudomonas chlororaphis*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas fluorescens*. Ces bactéries sont caractérisées par l'amélioration de la croissance, l'augmentation de l'absorption du Plomb et l'allongement des racines (Palleroni, 2008).

4.2. Genre *Bacillus*

Le genre *Bacillus* forme un genre de bactéries à Gram positif capables de produire des endospores leur permettant de résister à des conditions environnementales défavorables (Probanza *et al.*, 2002). Les spores de *Bacillus* spp. ont un niveau élevé de résistance à la sécheresse. Les espèces du genre *Bacillus* peuvent produire une large gamme des molécules biologiquement actives ; qui inhibent la croissance des agents phytopathogènes (Bouznad, 2016). Ce genre comprend les espèces suivantes : *Bacillus anthracis*, *B. cereus*, *B. megaterium*, *B. thuringiensis*, *B. subtilis* et *B. amyloliquefaciens* (Cowling *et al.*, 2014).

Les espèces de ce genre produisent des substances stimulant la croissance des plantes (hormones et enzymes de solubilisation) pour augmenter la croissance des plantes (Radhakrishnan *et al.*, 2017).

5. Modes de pénétration des bactéries endophytes au sein de la plante

De nombreux endophytes bactériens proviennent de l'environnement de la rhizosphère, qui attire les micro-organismes en raison de la présence des exsudats racinaires (Compant *et al.*, 2010 ; Philippot, 2013).

Mercado-Blanco et Prieto (2012), suggèrent que l'entrée d'endophytes bactériens dans les racines se produit par colonisation des poils racinaires.

Dans une certaine mesure, les surfaces des tiges et des feuilles produisent également des exsudats qui attirent les micro-organismes (Compant *et al.*, 2010).

Les ouvertures dans les racines où émergent poils racinaires ou les racines latérales, ainsi que les stomates, les plaies et les hydathodes dans les pousses sont considérés comme les principaux points d'entrée utilisés par les endophytes pour pénétrer dans la plante hôte (Hardoim *et al.*, 2015).

Les blessures provoquées par des facteurs biotiques, comme les bio-agresseurs, peuvent également permettre l'entrée des bactéries (Lodewyckx *et al.*, 2002). Une autre possibilité consiste en la sécrétion par ces micro-organismes d'enzymes dégradant les parois cellulaires de la plante telles que des cellulases, des endoglucanases, des polygalacturonases et des xylanases (Gyaneshwar *et al.*, 2001 ; Hallman, 2001 ; Lodewyckx *et al.*, 2002).

6. Colonisation des bactéries endophytes

Les bactéries endophytes sont rencontrées dans la majorité des organes des plantes essentiellement les racines, les feuilles, les tiges et rarement les fleurs, les fruits et les graines (Lodewyckx *et al.*, 2002) (figure 1).

Ces microorganismes endophytiques se propagent dans les différents organes de la plante à travers le système vasculaire (Hardoim *et al.*, 2008 ; Compant *et al.*, 2011), afin d'accomplir tout ou une partie de leur cycle de vie, de manière endosymbiotique (Azevedo *et al.*, 2000) (figure 1). La densité de la population de bactéries endophytes semble être considérable dans les racines et dans les tiges (Hallmann *et al.*, 1997).

Après leur pénétration dans les racines, les bactéries endophytes peuvent se propager par voie systémique pour coloniser les tissus au-dessus du sol. Ils peuvent établir des densités de

population de tiges et de feuilles entre 10^3 et 10^4 cfu / gfw dans des conditions naturelles (Compant *et al.*, 2010).

Selon Paulo *et al.* (2016), les espèces bactériennes endophytes des *Bacillus* spp. sont distribués à un nombre important chez *Eucalyptus* au niveau des feuilles.

La colonisation peut avoir lieu au niveau des tissus bien déterminés ou dans toute la plante, avec des colonies bactériennes et des biofilms résidant latéralement dans les espaces intercellulaires des racines, les feuilles, les tiges, les fleurs et les graines et à l'intérieur des tissus vasculaires (Gopaldaswamy, 2000 ; Sessitsch *et al.*, 2002 ; Shyam *et al.*, 2017).

Aux premiers stades de la colonisation endophytique, les endophytes sont d'abord observés dans les poils racinaires, puis dans le cortex racinaire (Castanheira *et al.*, 2017).

Chez les plants de maïs, la colonisation endophytique bactérienne est plus forte dans la tige inférieure par rapport à la tige plus proche de l'apex des pousses (Fisher *et al.*, 1992). La mobilité des cellules bactériennes accompagnée de la synthèse de l'enzyme cellulolytique peut aider les endophytes à se propager aux parties aériennes des plantes, y compris les feuilles et les tiges (Stéphane *et al.*, 2005).

Dans les feuilles, des endophytes bactériens ont été observés dans les espaces intercellulaires de la mésophylle, les tissus du xylème et les zones sous-stomatales (Stéphane *et al.*, 2005).

Les exopolysaccharides (EPS) produits par les cellules bactériennes peuvent faciliter leur fixation sur la surface racinaire ; et peut être important dans les premiers stades de la colonisation endophytique (Meneses *et al.*, 2011).

Les endophytes bactériens sont capables de coloniser différentes parties de la graine, y compris l'embryon. Ces endophytes se déplacent et se développent dans les plantules en développement pendant la germination et la croissance précoce des plantules (Truyens *et al.*, 2015 ; Nelson, 2017).

Certains endophytes bactériens colonisent également les fleurs et sont très probablement transférés verticalement de la communauté des endophytes mère à la progéniture (Truyens *et al.*, 2015 ; Miter *et al.*, 2017).

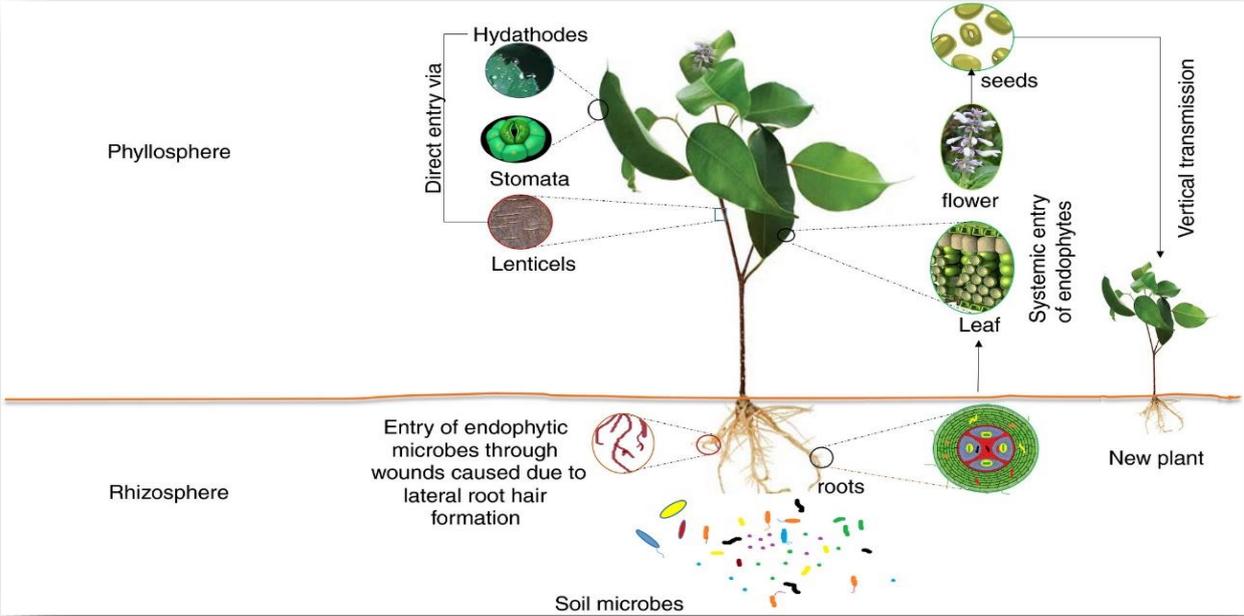


Figure 1 : Colonisation des bactéries endophytes (Lata *et al.*, 2018).

Chapitre II :

Champignons endophytes

1. Champignons endophytes

Les champignons sont les microorganismes les plus fréquemment isolés en tant qu'endophytes (Rabiaa, 2019).

Les champignons endophytes sont des micro-organismes Eucaryotes qui passent une partie ou la totalité de leur cycle de vie résidant en symbiose dans les tissus sains des plantes hôtes, inter et / ou intracellulaire sans causer de dommages apparents chez l'hôte (Taware, 2012) (figure 2).

Des endophytes fongiques ont été signalés comme étant naturellement présents dans plusieurs plantes hôtes (Bamisope *et al.*, 2018).

Ces dernières années, les endophytes ont été exploités comme source de composés antimicrobiens, antioxydants, anticancéreux et insecticides, etc (Zerroug, 2011).

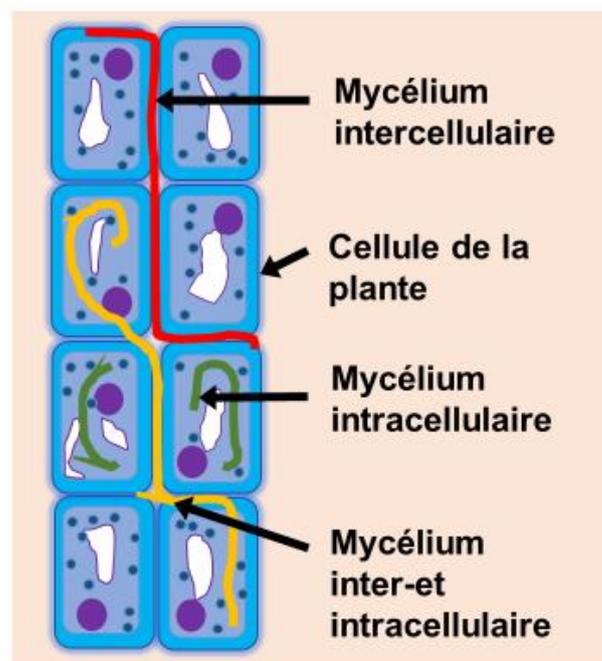


Figure 2. Modes de croissance des champignons endophytes dans les tissus des plantes hôtes (Kusari et Spittler, 2012).

2. Diversité des champignons endophytes

Les champignons endophytes représentent un groupe très diversifié avec une estimation de 1,5 millions espèces et une moyenne d'environ 50 espèces endophytes par une espèce de plante (Zabalgoeazcoa, 2008).

La plupart des champignons endophytes appartiennent à l'embranchement des *Ascomycota* ; cependant certains appartiennent à d'autres taxons tels que les *Deuteromycota*, *Basidiomycota*, *Zygomycota* et les *Oomycota*, hébergeant plusieurs cultures comme le palmier, les graminées et même les lichens (Frohlich *et al.*, 2000 ; Oses *et al.*, 2008). Encore, à partir de plantes poussant dans les forêts aussi bien tropicales, tempérées que boréales (Rabiaa, 2019).

En 2007, les estimations ont démontré que plus de 90% d'espèces de champignons endophytes ne sont pas décrites (Shipunov *et al.*, 2008), et seulement 80.000 à 100.000 espèces ont été décrites (Huang *et al.*, 2008). D'après Palem et Kuriakose (2015), Vingt-deux champignons endophytes ont été isolés à partir de différentes parties de *Catharanthus roseus* regroupés en 10 genres parmi lesquels ; *Alternaria*, *Aspergillus*, *Flavodon* et *Fusarium*.

Plusieurs facteurs influencent la diversité des champignons endophytes à savoir ;

- Les variations géographiques : Les taxons isolés de la même espèce hôte ont tendance à changer d'un endroit à un autre.
- Les variations géo-climatiques : Les assemblages endophytes semblent être plus riches dans les zones tropicales que dans les zones tempérées ou froides du monde.
- L'âge de la plante a également un effet sur la diversité ; Les parties de plantes plus anciennes peuvent héberger plus d'endophytes que les plantes plus jeunes (Zabalgoeazcoa, 2008).

3. Classification et caractéristiques des champignons endophytes

Les endophytes fongiques peuvent être classés largement en catégories écologiques ou autrement, en fonction de leur diversité ou de leurs rôles fonctionnels (Bamisope *et al.*, 2018). Schaechter (2011), a déclaré que les champignons endophytes sont souvent divisés en deux groupes principaux en fonction des différences de taxonomie, de la gamme d'hôtes, des modes de transmission de la colonisation, de spécificité tissulaire et des fonction écologiques.

Les endophytes claviciptacés (classe 1) occupent les graminées comme leur hôte par rapport aux endophytes non claviciptacés (endophytes NC) colonisant des plantes vasculaires et non vasculaires (Rodriguez *et al.*, 2009) (Tableau 1).

Les endophytes NC sont divisés en trois sous-groupes comprenant les endophytes de classe 2, de classe 3 et de classe 4 (Aamir *et al.*, 2020) (Tableau 1).

Tableau 1 : Critères de classification des champignons endophytes (Rodriguez *et al.*, 2009).

Critère	<i>Clavicipitaceae</i>	Non <i>Clavicipitaceae</i>		
	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
Gamme d'hôtes	Large	Etroite	Étroite	Etroite
Tissus colonisés	Tige et rhizome	Tige, racine et rhizome	Tige	Racine
Colonisation, <i>in planta</i>	Étendue	Etendue	Limitée	Etendue
Biodiversité, <i>in planta</i>	Basse	Basse	Élevée	Inconnue
Transmission	Verticale et horizontale	Verticale et horizontale	Horizontale	Horizontale
Bénéfiques pour la plante hôte	NHA	NHA et HA	NHA	NHA

(NHA) : Les avantages non adaptés à l'habitat, tels que la tolérance à la sécheresse et l'amélioration de la croissance. (HA) : Les avantages adaptés à l'habitat résultant de pressions sélectives spécifiques à l'habitat, telles que le pH, la température et la salinité.

3.1 Endophytes Clavicipitacées

Ces endophytes sont également appelés *Balansiacés* regroupés sous les endophytes de classe 1 (Jalgaonwla *et al.*, 2011).

Les Clavicipitaceae constituent une famille de champignons (Hypocreales ; *Ascomycota*) comprenant des espèces libres et symbiotiques associées aux insectes et aux champignons ou aux graminées (Bancon et White, 2000). Plusieurs espèces produisent des alcaloïdes toxiques pour les animaux et les humains. Cette famille est constituée actuellement de 37 genres dont quatre sont constitués des espèces endophytes dont *Balansia*, *Ephelis*, *Epichloë* et *Neotyphodium* (Andéol et Benjamin, 2016).

Les endophytes issus des *Clavicipitaceae*, sont des champignons colonisant un spectre étroit d'hôtes, restreint aux plantes herbacées des familles *Poaceae*, *Juncaceae* et *Cyperaceae*.

Les champignons capables d'endophytisme ne représentent qu'une petite partie des *Clavicipitaceae*. Ils sont majoritairement issus des genres *Epichloë* et *Neotyphodium* et colonisent les parties aériennes ainsi que le rhizome des plantes hôtes. Les racines ne sont pas colonisées. Ces endophytes forment des infections systémiques intercellulaires, dans le milieu apoplastique (Rodriguez *et al.*, 2009 ; Binet *et al.*, 2013). Les mycéliums ne sont que très rarement trouvés dans les tissus conducteurs de l'hôte (Eaton *et al.*, 2013).

Ces espèces telles que *Beauveria bassiana*, *Clonostachys rosea*, *Isaria farinosa*, *Acremonium* spp. sont souvent transmis verticalement d'une génération à l'autre et augmentent fréquemment la biomasse végétale, confèrent une tolérance à la sécheresse et produisent des substances chimiques qui sont toxiques pour les animaux et réduisent les herbivores. (Bacon et White, 2000 ; Rodriguez *et al.*, 2009 ; Aamir *et al.*, 2020),

3.2 Endophytes non clavicipitacées (endophytes NC)

Les NC-endophytes sont principalement des champignons Ascomycètes qui sont très diversifiés. Ils ont été trouvés dans la plupart des espèces végétales, y compris dans tous les écosystèmes terrestres du monde entier (Arnold et Lutzoni, 2007). Ces champignons NC-endophytes sont classés en sous-classes en fonction de différents critères tels que : la gamme d'hôtes, le mode de reproduction, la partie de la plante colonisée, le mode de transmission, la source de nutrition, et capacité à exprimer des symptômes chez la plante hôte (Bamisope *et al.*, 2018).

3.2.1 Endophytes non clavicipitacées de la Classe 2

Les endophytes de la classe 2 comprennent une diversité d'espèces, qui sont toutes des membres des dikarya (*Ascomycota* ou *Basidiomycota*). La plupart des champignons endophytes de cette classe appartiennent à l'embranchement des *Ascomycota*. Mais ils comprennent également quelques représentants des *Basidiomycota* (*Agaricomycotina*, *Pucciniomycotina*) (Rodriguez *et al.*, 2008).

Les champignons endophytes de la classe 2 présentent un spectre d'hôtes large. Ils peuvent coloniser toutes les parties de la plante et croissent de manière extensive principalement dans le milieu intercellulaire (Rodriguez *et al.*, 2009).

La transmission est le plus souvent verticale, mais il y a parfois transmission horizontale, en particulier lorsque l'hôte est en sénescence d'où le champignon émerge de l'hôte et sporule. Certains de ces endophytes sont également saprophytes et peuvent coloniser le sol (Rodriguez

et al., 2009) Ils sont souvent cultivables en milieu artificiel et peuvent se développer sur plusieurs milieux de culture (Rodriguez *et al.*, 2009).

3.2.2 Endophytes non clavicipitacées de la Classe 3

Similairement aux endophytes de la classe 2, la majorité des endophytes de la classe 3 appartient au *Dikarya* ; avec une concentration spéciale des *Ascomycota*. Les *Pezizomycotina* sont particulièrement bien représentées, bien que certaines endophytes *Saccharomycotina* soient connues (Higgins *et al.*, 2007).

Le spectre des hôtes est très large. Les individus de cette classe peuvent coloniser, en grand nombre, les parties aériennes d'une plante mais de manière très localisée. Ainsi, chaque hôte peut présenter une grande diversité d'individus, d'espèces différentes jusqu'à une centaine d'espèces (Sélosse et Gibert, 2011). Leur transmission est strictement horizontale, en particulier lorsque l'hôte est en sénescence d'où le champignon émerge et produit des spores sexuées ou asexuées (Rodriguez *et al.*, 2009).

3.2.3 Endophytes non clavicipitacées de la Classe 4

Ces espèces appartiennent aux *Ascomycota* du sous-embranchement des *Pezizomycotina* en particulier les ordres des *Pleosporales*, *Pezizales* et *Helotiales* (Porras-Alfaro *et al.*, 2008).

Les endophytes de classe 4 présentent un spectre d'hôte large, bien qu'on les retrouve souvent associés à des arbustes ou arbres, en particulier les espèces de conifères (Rodriguez *et al.*, 2009). Ils colonisent uniquement les racines de la plante, de manière extensive. Ils sont caractérisés par la nature de leurs hyphes (Rodriguez *et al.*, 2009). Dans les racines, ces champignons forment de façon occasionnelle des micro-sclérotés et pour certaines espèces une structure similaire au réseau de Hartig, structure formée par les champignons *ectomycorhiziens* (Rodriguez *et al.*, 2009). Le mode de transmission est strictement horizontal (Rodriguez *et al.*, 2009).

Les espèces de cette classe possèdent une importance similaire à celle des mycorhizes ; leur distribution est large et leur taux de colonisation est important. Les plantes qui présentent ces endophytes de classe 4 peuvent également être colonisées par des endophytes foliaires (Rodriguez *et al.*, 2009) (figure3).

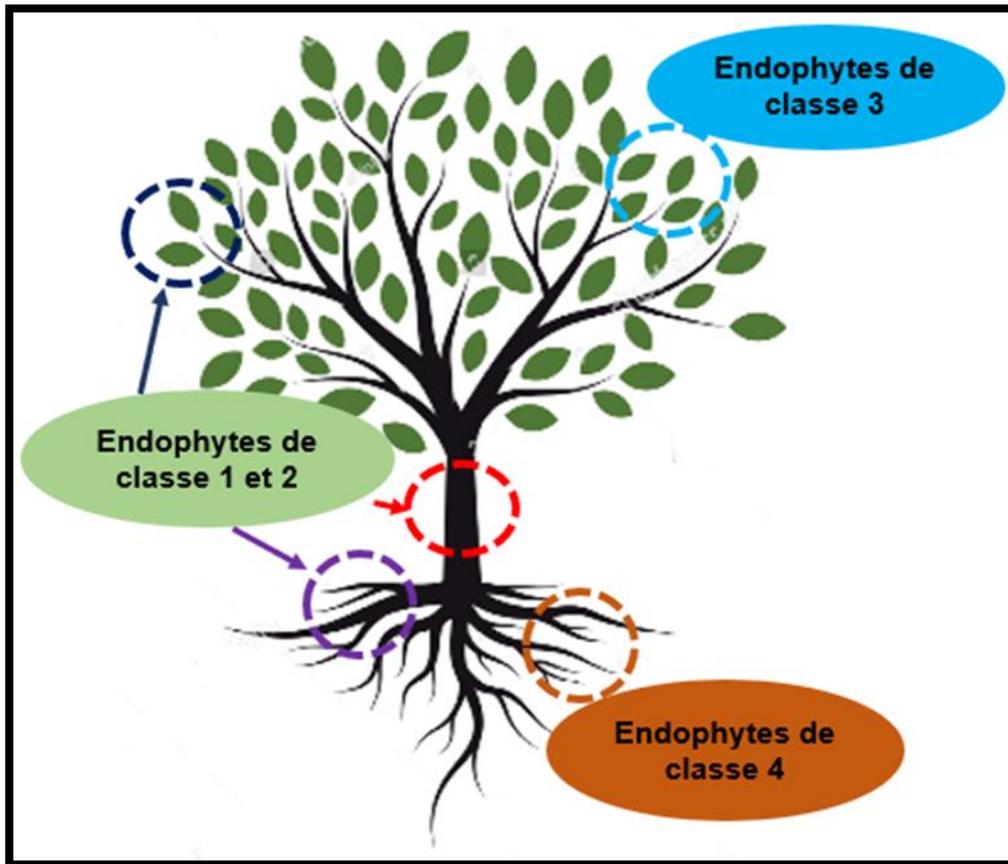


Figure 3. Classes d'endophytes selon la colonisation de l'hôte (Kusari et Spiteller, 2012).

Chapitre III :
Importance des endophytes en
agriculture

1. Importance des endophytes en agriculture

L'interaction entre l'endophyte et la plante est caractérisée comme une relation symbiotique car les deux bénéficient de cette association (Santos *et al.*, 2014). La relation mutuelle profite aux endophytes en leur fournissant de l'énergie, des nutriments, un abri ainsi qu'une protection contre stress environnemental. Par ailleurs, les endophytes profitent indirectement à la croissance des plantes en produisant des substances spécifiques, principalement des métabolites secondaires et des enzymes, qui sont responsables de l'adaptation des plantes aux stress abiotiques tels que toxicité des métaux lourds ; la salinité ; la sécheresse et les stress biotiques comme les attaques par les insectes, les nématodes et les microorganismes pathogènes (Kogel *et al.*, 2006).

Au cours des dernières années, de nombreuses recherches sur les rôles des endophytes dans les plantes hôtes ont été réalisées (Arnold, 2007)

Les endophytes constituent une source importante de composés qui peuvent être exploités dans le domaine d'agriculture (Zhao *et al.*, 2011). Ils déclenchent de nombreux impacts positifs sur l'intégrité et la durabilité des agro-écosystèmes, augmentant le revenu agricole, mettant ainsi en évidence l'augmentation significative de la croissance, de la biomasse végétale, du rendement en matière sèche et du rendement en céréales (Langner *et al.*, 2018).

1.1. Rôle physiologique

Les endophytes sont importants en agriculture en induisant la promotion de la croissance des plantes. Ces microorganismes peuvent réguler activement ou passivement la croissance, par la solubilisation du phosphore, du potassium et du zinc ; la production de phytohormones, la production des composés chélateurs du fer, des enzymes hydrolytiques, du cyanure d'hydrogène et d'ammoniac (Yadav *et al.*, 2019).

1.1.1. Production des phytohormones

Les phytohormones synthétisées par les endophytes sont des substances organiques connues pour influencer les processus physiologiques des plantes à très faibles concentrations. Elles sont chimiquement identiques ou analogues aux hormones synthétisées par les plantes (Patten et Glick, 2002). Des études récentes examinant le rôle possible des hormones végétales libérées par les endophytes ont montré que la colonisation endophyte entraînait une augmentation de l'absorption des nutriments et de la biomasse des plantes (Gravel *et al.*, 2007 ; Phetcharat et Duangpaeng, 2012 ; Shi *et al.*, 2014). En général, il existe cinq types d'hormones

végétales, à savoir l'acide abscissique, les cytokinines, l'éthylène, les gibbérellines et l'acide indole-3-acétique (AIA), et l'éthylène sont les hormones les plus importantes dans les interactions plantes-endophytes (Imran *et al.*, 2019).

1.1.1.1. L'acide indolyl-3-acétique (AIA)

L'acide indolyl-3-acétique (AIA) fait partie des phytohormones les plus répandues dans la nature, c'est l'hormone la plus active du groupe auxine (Merzaeva et Shirokikh., 2008). Ces hormones jouent un rôle essentiel dans presque toutes les étapes de la croissance et de la vie d'une plante, parmi ces rôles il est nécessaire pour la fixation d'azote, la formation des pigments et l'xylème (Grossmann, 2010) (figure 4).

Les principaux genres des bactéries endophytes produisant de l'AIA comprennent *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Acetobacter*, *Burkholder*, *Bacillus* et *Streptomyces* (Rashid *et al.*, 2012). De nombreux endophytes fongiques sont producteurs de cette hormone, parmi lesquels *Alternaria*, *Didymella*, *Fusarium*, *Xylogone* et *Penicillium* (Turbat *et al.*, 2020).

La biosynthèse de l'AIA est affectée par plusieurs facteurs environnementaux. En particulier, il y a une augmentation de sa production dans des conditions de pH élevé et en présence de plus grandes quantités de tryptophane (Bouali, 2017).

Tsavkelova *et al.*, (2007), ont rapporté que des bactéries endophytes isolées d'orchidées terrestres produisaient de l'AIA. Ils ont montré la stimulation des endophytes de la formation racinaire des haricots rouges en augmentant considérablement la longueur des racines et le nombre de racines en développement, indiquant le rôle possible de l'AIA bactérienne dans le développement du système racinaire des plantes.

Les espèces *Fusarium tricinctum* et *Alternaria alternata* isolées à partir des feuilles de pomme de terre produisent de l'AIA permettant d'améliorer la croissance des plants de riz (Khan *et al.*, 2015).

Les champignons des racines de concombre *Phoma glomerata* et *Penicillium* sp. synthétisent l'acide gibbérellique et l'AIA. L'association endophytique avec les concombres a augmenté de manière significative la biomasse végétale, l'assimilation des nutriments essentiels et une réduction de la toxicité du sodium (Khan *et al.*, 2012).

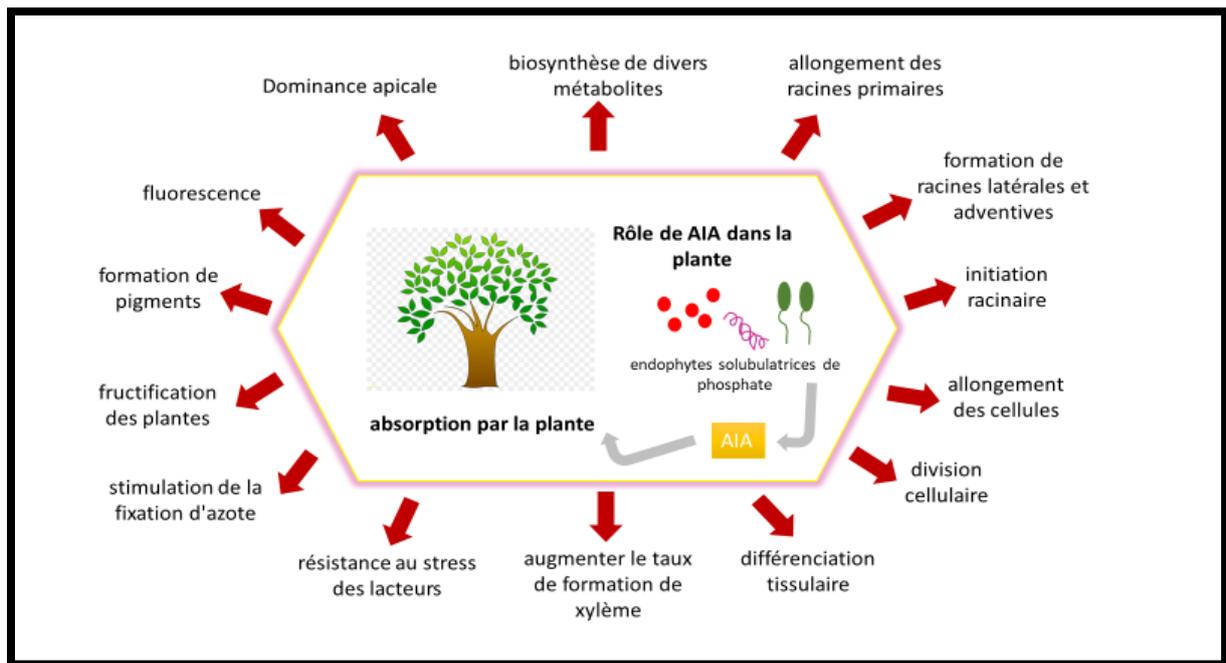


Figure 4 : Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (Khan *et al.*, 2009).

1.1.1.2. Production de cytokinines

Les cytokinines sont des aminopurines qui jouent un rôle-clé dans un grand nombre de processus physiologiques tels que la division cellulaire des plantes, l'interruption de la quiescence des bourgeons dormants, l'activation de la germination des graines, la promotion de la ramification, la croissance des racines, l'accumulation de la chlorophylle, l'expansion des feuilles et le retard de la sénescence (Hatim, 2015).

Plusieurs études ont montré que de nombreuses bactéries endophytes peuvent produire des cytokinines (Imran *et al.*, 2019). De plus, de nombreuses endophytes y compris les espèces des genres *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus* et *Pseudomonas* sont productrices de cette hormone (Dinesh, 2011 ; Glick, 2012).

L'inoculation de graines avec des bactéries productrices de cytokinines conduit généralement à augmenter le contenu en cytokinines chez les plantes influençant ainsi simultanément la croissance et le développement des plantes (Bouali, 2017).

1.1.1.3. Production de gibbérellines

Les gibbérellines sont des acides diterpénoïdes tétracycliques impliqués dans les processus physiologiques des plantes (Bottini *et al.*, 2004). Elles affectent la division et l'allongement cellulaires et sont impliquées dans plusieurs processus de développement tels que la germination des graines, la floraison, la fructification et le retard de la sénescence dans de nombreux organes d'une large gamme d'espèces végétales (Cherif, 2014). Dans la plupart de ces processus, les gibbérellines agissent en combinaison avec d'autres phytohormones et d'autres facteurs de régulation, de sorte que les voies de signalisation sont hautement intégrées (Bottini *et al.*, 2004).

La production des gibbérellines a été signalée pour la première fois chez la bactérie *Azospirillum brasilense* puis chez différents genres bactériens qui peuplent le système racinaire de la plante, y compris *Azotobacter*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Agrobacterium*, *Clostridium*, *Burkholderia*, et *Xanthomonas* (Bouali, 2017).

Les plants de tomates inoculés par la souche bactérienne *Sphingomonas* sp. LK11 a montré une augmentation significative de la longueur des pousses de plantes, de la teneur en chlorophylle et du poids sec des pousses et des racines par rapport aux plantes témoins (Khan *et al.*, 2014).

Les champignons endophytes *Aspergillus*, *Cladosporium* et *Talaromyces* isolés à partir de la plante de soja a été étudié pour produire une grande quantité d'acide gibbérelliques, induisant ainsi une résistance systémique chez les plants de soja (Waqas *et al.*, 2014).

Les souches *Aspergillus caespitosus* LK12 et *Phoma* sp. LK13 produisent une variété de GA dans le filtrat de culture. Les deux souches fongiques ont favorisé la croissance du riz qui manque dans la biosynthèse des gibbérellines (Khan *et al.*, 2014).

1.1.2. Biofertilisation

L'amélioration de la fertilité du sol est l'une des stratégies les plus communes pour augmenter la production agricole. Dans la biofertilisation, la croissance des plantes est favorisée par la biodisponibilité des nutriments. Le cycle des éléments nutritifs du sol est essentiel pour la durabilité des systèmes agricoles (Miriam *et al.*, 2018).

Les principaux mécanismes par lequel les plantes bénéficient de l'association microbienne sont la fixation d'azote, la solubilisation du phosphate et du potassium.

1.1.2.1. Fixation biologique de l'azote

Les bactéries endophytes peuvent augmenter la disponibilité de l'azote pour leurs plantes hôtes. Ces bactéries peuvent fournir de l'azote fixé à leurs plantes hôtes en exprimant une activité nitrogénase (Montanez *et al.*, 2012).

La nitrogénase est une protéine hautement conservée et toutes les bactéries fixant le N₂ possèdent cette enzyme, suggérant un transfert latéral de gène (Ivleva *et al.*, 2016)

Il a été rapporté que des bactéries fixant l'azote comme *Azoarcus* spp., *Azospirillum brasilense*, *Burkholderia* spp., *Gluconacetobacter diazotrophicus* et *Herbaspirillum seropedicae* augmentent la biomasse de la plante hôte par fixation au N₂ dans des conditions contrôlées (Bhattacharjee *et al.*, 2008).

Les endophytes associées fixant l'azote fonctionnent mieux que les microorganismes de la rhizosphère pour permettre aux plantes de prospérer dans des environnements de sol limités en azote et favoriser la protection et la croissance des plantes (Hurek et Reinhold-Hurek, 2003).

Une étude, la souche *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL 5, qui a été largement étudiée pour ses capacités de fixation d'azote et de PGP. Des résultats indiquent que la souche *Burkholderia vietnamiensis* AR1122 est un biofertilisant candidat pour les variétés de riz traditionnelles au Brésil et devrait être étudiée avec d'autres génotypes de riz pour sa production durable (Puri *et al.*, 2017)

1.1.2.2. Solubilisation du Phosphate

Le phosphore est l'élément clé le plus essentiel dans la nutrition des plantes, après l'azote (Ahmad *et al.*, 2015). Il joue un rôle vital dans la plupart des processus métaboliques importants dans la plante, y compris la photosynthèse, la respiration, la transduction du signal, le transfert d'énergie et la biosynthèse macromoléculaire (Madhusmita *et al.*, 2017).

Les endophytes peuvent augmenter la disponibilité du phosphore pour les plantes en solubilisant les phosphates précipités, en utilisant des mécanismes comme l'acidification, la chélation, l'échange d'ions et la production d'acides organiques (Imran *et al.*, 2019). Ainsi, ces endophytes peuvent servir de puits pour fournir du phosphore aux plantes quand elles en ont besoin, environ 59 à 100% des populations endophytes de cactus, fraisier, tournesol, soja et autres légumineuses étaient des solubilisant du phosphate (Imran *et al.*, 2019).

Les bactéries *Pseudomonas* spp. et *Bacillus* spp. présentent les souches solubilisantes de phosphate les plus efficaces (Rodriguez et Fraga, 1999 ; Yu *et al.*, 2012 ; Li *et al.*, 2016).

Amrutha *et al.* (2014) ont rapporté que *Pseudomonas aureginosa* CEF3, *Bacillus* sp. CEF19 isolés à partir du murier *Rubus fruticosus* et isolés à partir de fruits verts (pommes, raisin) et *Bacillus cereus* AVSCE 5 isolés à partir de feuilles de piment sont capables de solubiliser phosphate inorganique efficacement.

Le champignon *Trichoderma pseudokoningii* isolée à partir des racines de tomate du centre de l'Himalaya a présenté des activités favorisant la croissance des plantes, de solubilisation des phosphates et de synthèse d'auxines, de sidérophores, de HCN et d'ammoniac (Chadha *et al.*, 2015).

1.1.2.3. La solubilisation du potassium

Le potassium (K) est le troisième nutriment essentiel nécessaire à la croissance des plantes (Paula *et al.*, 2015). Les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90% de potassium dans le sol existe sous forme de roches insolubles et de minéraux de silicate (Parmar et Sindhu, 2013). En raison de l'application déséquilibrée des engrais, la carence en potassium devient l'une des principales contraintes dans la production végétale. Sans potassium adéquat, les plantes ont des racines mal développées, poussent lentement, produisent de petites graines et ont des rendements plus faibles (Kumar et Dubey, 2012).

Par conséquent, l'utilisation de micro-organismes solubilisant le potassium comme bio-engrais peut minimiser l'application externe d'engrais synthétiques et pourrait aider à améliorer la productivité des cultures de manière durable (Setiawati et Mutmainnah, 2016 ; Basak *et al.*, 2017 ; Bakhshandeh *et al.*, 2017 ; Wei *et al.*, 2017).

L'endophyte *Bacillus mucilaginosus* en co-inoculation avec le *Bacillus megaterium* solubilisant le phosphate a favorisé la croissance des aubergines, poivre et concombre (Han et Lee, 2005 ; Han *et al.*, 2006).

Les bactéries *Bacillus* spp. solubilisent du potassium chez le blé, l'aubergines, le poivron, le concombre. De même, l'espèce bactérienne *Phyllobacterium* sp. solubilise le potassium chez le fraiser (Paula *et al.*, 2015).

Des champignons endophytes comme *Aspergillus niger*, *Penicillium sclerotiorum*, *P. chrysogenum* et *Fusarium oxysporum* isolés du théier *Camellia sinensis* poussant en Inde, ont montré une solubilisation du potassium et du zinc (Nath *et al.*, 2012).

1.2. Tolérance des plantes aux stress abiotiques

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).

Les endophytes peuvent aider leurs plantes hôtes à s'adapter aux stress abiotiques et à favoriser la croissance des plantes par la biosynthèse des hormones végétales et l'acquisition de nutriments (Waqas *et al.*, 2014)

Ainsi, la tolérance aux stress abiotiques implique au moins deux mécanismes : (a) en activant le système de réponse de l'hôte à l'exposition au stress, afin de contourner l'impact du stress et (b) en produisant des métabolites anti-stress (Lata *et al.*, 2018).

1.2.1. Résistance à la sécheresse

La sécheresse est l'un des principaux facteurs qui influence la productivité agricole dans le monde ; son incidence devrait augmenter chaque année en réponse au changement climatique (Raza *et al.*, 2019). La sécheresse réduit les taux de germination de la graine, provoque la perte de l'intégrité de la membrane, conduit à la répression de la photosynthèse et l'augmentation de la productivité des dérivés réactifs de l'oxygène ROS (Greenberg *et al.*, 2008).

Les endophytes peuvent jouer un rôle important dans l'amélioration de la tolérance des plantes à la sécheresse par la production des phytohormones (Khan *et al.*, 2013).

Il a été démontré que l'acide abscissique (ABA) peut protéger les plantes contre les dommages oxydatifs induits par la sécheresse en activant des gènes sensibles au stress et en améliorant le système antioxydant dans les plantes et en application exogène, respectivement (Bano *et al.*, 2012 ; Khan *et al.*, 2013).

Le champignon endophyte *Beauveria bassiana*, considéré exclusivement comme un entomopathogène, présente une grande capacité à atténuer le stress de sécheresse chez les semis de chêne rouge déshydratés (*Quercus rubra L.*) (Ferus *et al.*, 2019).

La bactérie *Burkholderia phytofirmans* PsJN a un effet positif sur l'équilibre métabolique et un effet de réduction du stress dû à la sécheresse a été démontré chez des plants de blé cultivés dans des conditions d'irrigation réduites (Miliute *et al.*, 2015).

1.2.2. Tolérance aux extrêmes températures

Les températures extrêmes affectent négativement la croissance des plantes (Andreas *et al.*, 2012). Les endophytes améliorent l'adaptation de la plante aux températures extrêmes. Cela se traduit par une réduction des dommages cellulaires, une augmentation de l'activité photosynthétique et une accumulation de divers métabolites tels que les composés phénoliques, la proline et l'amidon (Naveed *et al.*, 2014)

L'espèce monocotylédone *Duchantheium lanuginosum* est une plante géothermique qui est colonisée par le champignon endophyte *Curvularia protuberata*, qui lui confère une tolérance à la chaleur. Toutefois, ni le champignon ni la plante ne peuvent survivre seuls à des températures supérieures à 38°C. En outre, seulement des souches du *C. protuberata* isolées des plantes géothermiques peuvent conférer aux plantes la tolérance à la chaleur (Rodriguez *et al.*, 2008).

1.2.3. Tolérance à la Salinité

La salinité est le stress abiotique le plus important (Chen *et al.*, 2009). Il est estimé que plus de 900 millions d'hectares (plus de 6%) de terres agricoles et 30% de l'eau d'irrigation dans le monde sont affectés par le sel (Zhang *et al.*, 2010).

Le système immunitaire des plantes est hautement spécifique et efficace contre plusieurs attaquants. Ces réponses sont orchestrées par des hormones végétales (Bastias *et al.*, 2018). Les endophytes atténuent les réponses des plantes au stress abiotique en régulant l'équilibre hormonal des plantes et en induisant une tolérance systémique au stress (Abeer *et al.*, 2017).

Le Champignon endophyte *Penicillium minioluteum* atténue les effets néfastes du stress dû à la salinité et améliore la croissance du soja en influençant la biosynthèse des hormones et des flavonoïdes par la plante (Khan *et al.*, 2011). Le champignon endophyte du concombre *Paecilomyces formosus* LHL10 améliore la croissance et la tolérance de sa plante hôte de la salinité par l'accumulation de proline et des antioxydants (Khan *et al.*, 2012).

La bactérie *Pseudomonas putida* Rs-198 a soutenu des semis de coton cultivés sous stress salin, augmentant les taux de germination et protégeant contre le stress salin en augmentant l'absorption de Mg^{2+} , K^{+} et Ca^{2+} , en diminuant l'absorption de Na^{+} et en améliorant la production d'acide indole acétique endogène (Sansanwal *et al.*, 2017).

1.2.4. Tolérance aux Métaux lourds

Des études récentes indiquent que les endophytes des plantes ont une grande tolérance aux métaux et une capacité d'atténuation sur les sols contaminés par ces métaux. Les endophytes auraient un impact sur l'absorption des métaux par la plante hôte et favorisent la croissance de la plante sous stress de métaux lourds (An *et al.*, 2015).

Le champignon endophyte *Exophiala pisciphila*H93 favorise la croissance des racines et des pousses du maïs et améliore sa tolérance sous le stress due à la présence des métaux lourds (Wang *et al.*, 2016).

D'autres travaux ont montré que le champignon endophyte *Sordariomyces* sp. isolé à partir des feuilles de la plante herbacée *Suaeda salsa* et introduit dans le riz *Oryza sativa*, améliore la croissance du riz sous une concentration modérée de plomb par un mécanisme qui implique l'amélioration de la photosynthèse et de l'activité anti-oxydante (Li *et al.*, 2012).

Madhaiyan *et al.* (2007) ont montré que la bactérie endophytes *Methylobacterium oryzae* isolé à partir de la tomate favorise la croissance des plantes et réduit l'accumulation de nickel (Ni) et de cadmium (Cd) dans les racines et les pousses de plants de tomates par la biosorption d'une quantité considérable de Ni et Cd.

Tableau 2 : Différents types d'endophytes associés aux plantes pour la tolérance du stress abiotique.

Stress abiotique	Les endophytes	Espèce hôte	Références
Sécheresse	- <i>Achromobacter xylosoxidans</i> - <i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Oryza sativa</i> - <i>Theobromacacao</i>	- Jha et Subramanian., 2014 - Bae <i>et al.</i> , 2009
Salinité	- <i>Pantoea agglomerans</i> - <i>Fusarium culmorum</i>	- <i>Zea mays</i> - <i>Oryza sativa</i>	- Gond <i>et al.</i> , 2015 - Rodriguez <i>et al.</i> , 2008
Stress osmotique	- <i>Pseudomonas</i> <i>Pseudoalcaligenes</i> - <i>Piriformospora indica</i>	- <i>Arabidopsis thaliana</i> - <i>Capsicum annum</i>	- Abdelaziz <i>et al.</i> , 2017 - Sziderics <i>et al.</i> , 2007
Stress de refroidissement de la température	- <i>Pseudomonas vancouverensis</i>	- <i>Solanum Lycopersicum</i>	- Subramanian <i>et al.</i> , 2015

1.3. Biocontrôle des maladies et ravageurs des cultures

Les endophytes jouent un rôle important dans le domaine de l'agriculture par leur capacité à conférer une résistance aux stress biotiques telles que les attaques des agents phytopathogènes, des insectes, des nématodes en aidant les processus de croissance des plantes (Yao *et al.*, 2017).

De même, les agents pathogènes sont les menaces les plus importantes pour les plantes et causent des pertes économiques importantes en agriculture. L'utilisation des endophytes est devenue un axe de développement en tant qu'agents de lutte biologique pour le processus agricole durable (Rosier *et al.*, 2016) (Figure 5).

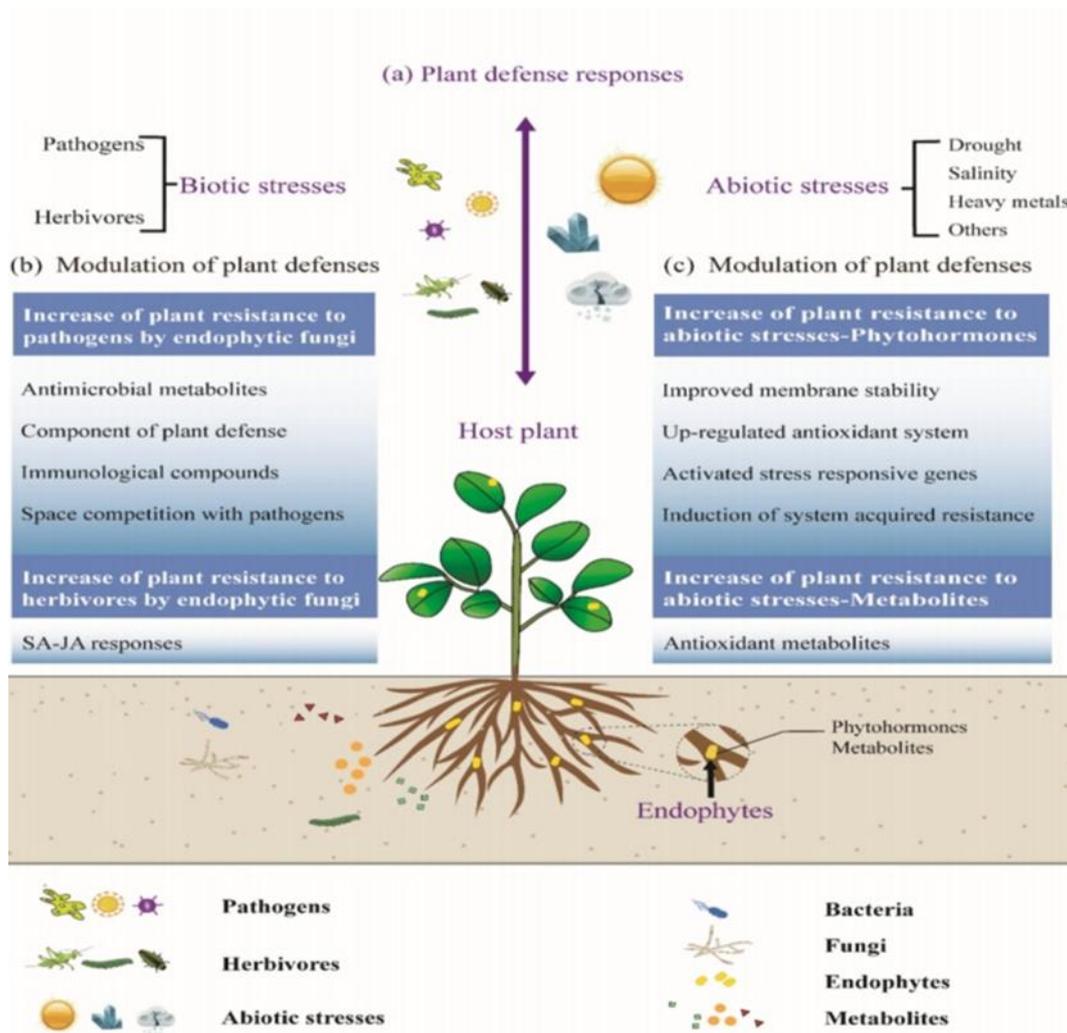


Figure 5 : Colonisation des endophytes stimule les défenses des plantes contre les stress biotiques et abiotiques (Selim *et al.*, 2012).

1.3.1. Protection contre les insectes ravageurs

Webber (1981), a probablement été le premier à démontrer la protection des végétaux contre les insectes due à des champignons endophytes par exemple de l'espèce *Phomopsis oblonga*, qui protège les ormes contre le dendroctone *Physocnemum brevilineu*, vecteur d'un champignon pathogène qui provoque la maladie hollandaise de l'orme. Cet endophyte produit des composés toxiques qui auraient un effet répulsif contre ce vecteur de l'agent pathogène. Cela a été confirmé par Claydon *et al.*, (1985), qui ont démontré que les champignons endophytes appartenant à la famille des *Xylariaceae* synthétisaient des métabolites secondaires chez les plantes hôtes du genre *Fagus*, ces derniers affectaient les larves des coléoptères.

Plusieurs endophytes ont des propriétés insecticides (Kaul, 2012). Des études ont montré que les métabolites secondaires des champignons endophytes tels que les alcaloïdes contribuent à la toxicité des insectes, en particulier la péramine l'ergovaline et les janthitremes (Tapper et Lane, 2004).

L'inoculation simultanée des courges par les champignons endophytes des racines *Fusarium oxysporum* Fo162 et *Rhizobium etli* G12 induit une résistance systémique et réduit l'effectif de la population du puceron *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera, Aphididae) (Martinuz et al., 2012).

1.3.2. Protection contre les microorganismes phytopathogènes

Les agents phytopathogènes tels que les bactéries, les champignons et les virus affectent les plantes d'une manière négative. A cause de ces derniers on estime près de 50 % de la perte de production agricole mondiale (Choudhary et al., 2009).

Le concombre est attaqué par plusieurs maladies fongiques telles que la fusariose causée par *Fusarium oxysporum* et la pourriture grise (*Botrytis cinerea*). Les champignons endophytes *Trichoderma* sp. et *Alternaria alternata* jouent un rôle dans le biocontrôle contre les maladies de comcombre (Manzoor et al., 2019).

Selon Rivera-Varas et al., 2007 ont démontré que le champignon endophyte *Acremonium strictum* isolé à partir des graminées est un mycoparasite d'*Helminthosporium solani* et un agent pathogène de pomme de terre.

Le champignon *Piriformospora indica* contribue à stimuler les défenses naturelles des plantes contre les agents phytopathogènes du sol. Ce champignon augmente la résistance de l'orge contre la pourriture des racines causée par *Rhizoctonia solani* (Gill et al., 2016).

L'endophyte fongique *Penicillium* sp. chez le bananier est capable de protéger la culture, contre la maladie du Panama provoquée par l'espèce *Fusarium oxysporum* f. sp. *Cubense* (Bubici et al., 2019).

Les bactéries appartenant aux genres *Bacillus*, *Enterobacter*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* et *Serratia* sont les genres les plus couramment signalés pour leur activité antimicrobienne contre les agents phytopathogènes (Lodewyckx et al., 2002 Aktuganov et al., 2008 ; Liu et al., 2010). Il a été démontré que ces bactéries endophytes suppriment avec succès les maladies fongiques telles que verticilliose, Le rhizoctone brun, sclérotiniose, chez les

cultures maraichères et la graminée comme la pomme de terre et le blé respectivement (Sessitsch *et al.*, 2004 ; Aravind *et al.*, 2009).

Tafifet *et al.*, (2020), ont montré une efficacité très élevée des souches de *Pseudomonas brassicacearum* dans le biocontrôle *in planta* du feu bactérien causé par *Erwinia amylovora* sur les poires immatures.

1.3.3. Protection contre les nématodes phytoparasites

Les nématodes sont des animaux vermiformes microscopiques, capables d'occasionner des dégâts significatifs aux plantes cultivées et sont extrêmement répandus (Coyne *et al.*, 2010). Les endophytes sont reconnus en tant qu'agents très efficaces pour le contrôle des nématodes (Ogou *et al.*, 2018).

Le champignon endophyte de la tomate *Fusarium oxysporum* 162 induit la résistance systémique contre le nématode *Meloidogyne incognita* (Martinuz *et al.*, 2012) et *Radopholus similis* dans la banane par application combinée avec le champignon *Paecilomyces lilacinus* 251 et la bactérie *Bacillus firmus* (Mendoza et Sikora, 2009).

Certaines espèces de *Bacillus*, comme *B. megaterium* et *B. subtilis*, offrent une protection efficace contre le nématode à galles *Meloidogyne incognita* chez la tomate (Wei *et al.*, 2010). D'autre part, les souches de *B. subtilis* et *B. amyloliquefaciens* protègent le chou contre le puceron *Brevicoryne brassicae* (Gadhavé *et al.*, 2016).

Chapitre IV :
**Mécanismes d'action des endophytes dans
la résistance des plantes aux maladies et aux
stress abiotiques**

I. Mécanismes des endophytes dans la résistance des plantes aux maladies et aux stress abiotiques

Les endophytes peuvent limiter le pathogène directement par la propriété antagoniste, la compétition pour le fer, la détoxification ou la dégradation des facteurs de virulence ou indirectement en induisant une résistance systémique chez les plantes contre certaines maladies (Lugtenberg et Kamilova, 2009). Les agents de lutte biologique endophytes peuvent inhiber la croissance des agents pathogènes fongiques ou bactériens par un ou plusieurs des nombreux mécanismes dont certains sont décrits ci-dessous.

1. Production de molécules bioactives : métabolites secondaires

Les endophytes libèrent des composés ou des métabolites biologiquement actifs spécialisés sans aucun dommage observable sur leurs tissus hôtes (Liarzi *et al.*, 2016). Les composés bioactifs synthétisés par différents microorganismes endophytes augmentent la résistance des plantes aux micro-organismes pathogènes sont utilisés dans les domaines pharmaceutiques comme anticancéreux, antimicrobiens, antiviraux (Guo *et al.*, 2008). Parmi les métabolites synthétisés par les microorganismes endophytes ; les alcaloïdes, les terpénoïdes, les stéroïdes, les peptides, les poly-cétones et les phénols sont étudiés pour leurs propriétés médicales, agricoles et industrielles (Kusari *et al.*, 2012) (Tableau 3).

Les endophytes peuvent également produire des métabolites secondaires qui inhibent directement les agents pathogènes ou produisent des éliciteurs qui stimulent la plante à produire ce type de métabolites secondaires (Liarzi et Ezra, 2014). Parmi les éliciteurs produits par ces endophytes les lipopolysaccharides, les polysaccharides, et les glycoprotéines qui stimulent la production des métabolites secondaires de défense par leurs plantes hôtes, Ces derniers suppriment efficacement les agents pathogènes (Gao *et al.*, 2011).

Les endophytes bactériens, à savoir, *Bacillus cereus*, *B. thuringiensis*, *B. pumilis*, *Pseudomonas putida* et *Clavibacter michiganensis*, isolés à partir de rhizomes de curcuma, présentaient des traits PGP et une activité antifongique contre les champignons pathogènes *Fusarium solani*, *Aureobasidium pullulans*, *Alternaria alternata* et *Byssochlamys fulva* (Kumar *et al.*, 2016).

Un composé insecto-fongicide biologique par co-culture de *B. subtilis* BIM B-712D avec des propriétés antimicrobiennes et *B. thuringiensis* BIM B-711 D avec des propriétés insecticides. Cette préparation a montré une grande efficacité dans la protection des pommes

de terre contre la brûlure alternarienne et le doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*), ainsi que dans la protection du chou contre la brûlure causée par *Alternaria* sp., la jambe noire et les ravageurs des feuilles (Maksimov *et al.*, 2018).

Les espèces endophytes *Neotyphodium* spp. et *Epichloë* spp. sont des symbiotes fongiques des graminées. Beaucoup de ces endophytes produisent des alcaloïdes qui améliorent la résistance de leurs hôtes aux insectes (Zhanga *et al.*, 2012).

Li *et al.*, (2012) ont rapporté deux alcaloïdes qui possèdent une activité antifongique ; le 12bhydroxy-13a-methoxyverruculogene TR-2 et le 3- hydroxyfumiquinazoline A produites par le champignon endophyte du *Melia azedarach* A. *fumigatus* LN-4.

2. Antibiotiques

La production d'antibiotiques est considérée comme un mécanisme très efficace de contrôle des agents pathogènes des plantes, car elle se produit directement dans le métabolisme cellulaire. La production d'antibiotiques par les bactéries est associée à sa capacité à agir comme antagoniste pour lutter contre les agents pathogènes des plantes. Les antibiotiques isolés à partir d'un large éventail de souches bactériennes endophytes inhibent la synthèse de la paroi cellulaire des agents pathogènes, influencent la structure de la membrane cellulaire et inhibent la formation de complexes initiateurs de la petite sous-unité du ribosome (Beneduzi, 2012).

La munumbicine, un antibiotique produit par des bactéries endophytes, inhibe la croissance des champignons phytopathogènes *P. ultimum* et *F. oxysporum* (Castillo *et al.*, 2002). Certains composés organiques volatils comme le 2,3-butanediol, ou des mélanges de volatils produits par *Bacillus* sp. agissent également comme agents de lutte biologique (Strobel, 2006). Le niveau de synthèse des antibiotiques dépend des facteurs nutritionnels, à savoir. Le type de source de carbone utilisé, les oligo-éléments et la disponibilité d'autres nutriments ainsi que des facteurs non nutritionnels tels que les influences environnementales (Compant *et al.*, 2005).

3. Compétition

La compétition est un mécanisme puissant utilisé par les endophytes pour empêcher les agents pathogènes de coloniser le tissu hôte (Martinuz *et al.*, 2012).

La compétition entre l'endophyte et l'agent pathogène sur les mêmes ressources. Ceci a été montré chez plusieurs endophytes fongiques entre autres les espèces *Fusarium oxysporum*. Un endophyte non pathogène *F. oxysporum* Fo47 inhibe le pathogène *Fusarium oxysporum*.sp.

radicis-lycopersici et réduit les symptômes de pourriture des racines de la tomate réduisant ainsi la disponibilité des nutriments pour l'agent pathogène (Selim *et al.*, 2012).

4. Production des sidérophore

Dans des conditions de limitation du fer, certains agents de biocontrôle produisent les sidérophore, qui a la capacité de chélater le fer indisponible et de le rendre disponible pour les plantes et les micro-organismes cohabitant, et ainsi, priver le pathogène (Compant *et al.*, 2005). Une gamme de sidérophores est produite mais la majorité des endophytes sont connus pour produire du type catécholates, hydroxymates et / ou phénolates (Rajkumar *et al.*, 2010).

Les sidérophores produits par des endophytes contenant une variété de groupes structuraux chélateurs (tels que les groupes phénoliques, carboxylates et hydroxyles, etc.), sont capables de se lier particulièrement au fer et à d'autres ions pour améliorer la résistance des plantes aux conditions de stress abiotiques et biotiques (Rajkumar *et al.*, 2009).

La croissance du champignon phytopathogène *Fusarium Oxysporium* est inhibée par la souche de *Bacillus Subtilis* en produisant des sidérophores et peut donc agir comme un agent de lutte biologique et favoriser indirectement la croissance des plantes (Ntushelo *et al.*, 2019).

Il a été démontré qu'un champignon endophyte *Acremonium sclerotigenum* vivant chez la plante *Terminalia bellerica Roxb* (Bahera) produit des sidérophores et inhibe également les microorganismes pathogènes (Prathyusha *et al.*, 2015).

La plupart des espèces de champignons endophytes du genre *Aspergillus* (*Aspergillus ficcum*, *Aspergillus niger*) sont connues pour leur production de plusieurs types de sidérophores. De nombreuses études ont permis de caractériser les sidérophores et d'élucider leur implication dans les interactions plantes- endophytes (Dube *et al.*, 2000).

5. Induction de la résistance systémique chez la plante hôte

L'endophyte induit une résistance systémique chez sa plante hôte qui est un mécanisme important dans la protection de la plante contre les stress abiotiques (la sécheresse, la salinité, les métaux lourds et extrêmes températures) et stress biotiques (les microorganismes pathogènes, insectes ravageurs et nématodes phytoparasites) qui implique les champignons endophytes ou leurs métabolites (Compant *et al.*, 2005 ; Kloepper et Ryu, 2006). Il est reconnu comme un outil de gestion des maladies dans l'agriculture moderne (Miriam *et al.*, 2018).

Les champignons endophytes peuvent induire la résistance systémique de leurs plantes hôtes contre les agents pathogènes après avoir pénétré activement et coloniser ces derniers,

favorisant la synthèse de composés biologiquement actifs ou provoquant des changements dans la morphologie et / ou la physiologie végétale (Hanada *et al.*, 2010).

Il a été démontré que les bactéries endophytes du genre *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Serratia* protègent les hôtes végétaux en utilisant une induction de défense par ISR (Pieterse *et al.*, 2012).

La bactérie *Bacillus cereus* AR156 se trouvant chez *Arabidopsis thaliana* et différents bacilles endophytes des cultures légumineuses induisent une résistance systémique (Niu *et al.*, 2011).

La présence du complexe *Bacillus subtilis* GB03, *B. amyloliquefaciens* IN937a et *B. subtilis* IN937b avec du chitosane dans la tomate et différents bacilles endophytes isolées à partir de cultures maraîchères induit une résistance systémique chez les plants de *Theobroma cacao* (Amrutha *et al.*, 2017).

6. Production d'enzymes

Les enzymes produites par des endophytes présentent un grand intérêt dans plusieurs domaines, y compris la cellulase, la laccase, la pectinase, la phosphatase, la lipase, la xylanase et la protéinase (Fouda *et al.*, 2015).

Chaturdevi et Gowrie (2016), ont rapporté que les espèces de champignons endophytes isolées de la plante médicinale *Cardiospermum halicacabumpeut* stimulent la croissance des plantes pour surmonter les conditions défavorables dûs aux stress biotiques et abiotiques en produisant différentes enzymes extracellulaires.

Les enzymes lytiques produites par *Streptomyces* sp. ont un fort effet sur l'antagonisme de la maladie du balai des sorcières du cacao (Ayomide et Olubukola, 2020). Il a été rapporté que certaines souches de *Streptomyces* sp. produisent des enzymes hydrolytiques dégradant la paroi cellulaire du pathogène telles que les chitinases, les cellulases, les hémicellulases, les amylases et les glucanases (Singh *et al.*, 2017).

Les enzymes de dégradation de la paroi cellulaire, l'endogluconase et la polygalacturonase, semblent être nécessaires pour l'infection de la vigne par *Burkholderia* sp. (Compant *et al.*, 2005).

7. Biofilm et quorum sensing chez les bactéries endophytes

La formation de biofilm bactérien est un processus hautement réglementé. Chaque espèce répond à ses propres conditions environnementales via un ensemble distinct de

mécanismes moléculaires (Danhorn et fuqua, 2007). Il existe plusieurs stimuli qui sont généralement importants pour les bactéries associées aux plantes et agissent à travers des systèmes de régulation conservés. Les biofilms constituent le site de détection du quorum et ce processus peut également influencer leur formation (Danhorn et fuqua, 2007). Les bactéries endophytes gagnent de plus en plus d'attention en tant qu'agents de lutte biologique. Pour agir, ces bactéries ont besoin en premier lieu d'atteindre un nombre précis et donc former un biofilm (Dougald *et al.*, 2008).

Le quorum sensing (QS) est le phénomène de réponse contrôlé par la voie de signalisation utilisée par les bactéries endophytes pour interagir les unes avec les autres dans un certain but, tels que le contrôle des maladies des plantes, et le biocontrôle à l'encontre des bioagresseurs (Kusari *et al.*, 2014 ; Mookherjee *et al.*, 2017).

Tableau 3 : 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'acide indol acétique (AIA)	(Guimarães <i>et al.</i> , 2013 ; Bao <i>et al.</i> , 2013)
Betterave	<i>Bacillus pumilus</i> , <i>Chryseobacterium indologene</i> , <i>Acinetobacter johnsonii</i>	Augmentation de la concentration de glucides	(Shi <i>et al.</i> , 2010)
Chou	<i>Enterobacter</i> sp., <i>Herbaspirillum</i> sp.	Promotion de la croissance	(Zakria <i>et al.</i> , 2008)
Maïs	<i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Burkholderia cepacia</i> , <i>Bacillus subtilis</i> , <i>B. lentimorbus</i> , <i>Streptomyces</i> sp. <i>Azospirillum lipoferum</i>	Fixation de l'azote ; Synthèse AIA ; promotion de la croissance ; réduction de l'évapotranspiration du toluène dans l'air ; effet antagoniste sur les champignons pathogènes ; augmentation du rendement en grains	(Shiomi <i>et al.</i> , 2008 ; Wang <i>et al.</i> , 2010 ; Hungria <i>et al.</i> , 2011 ; Ferreira <i>et al.</i> , 2013)
Soja	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> , <i>B. japonicum</i> , <i>Azospirillum brasilense</i>	Production de sidérophores ; Synthèse AIA ACC-désaminase ; activité antifongique ; phytases ; fixation de l'azote	(Sharma <i>et al.</i> , 2013 ; Hungria <i>et al.</i> , 2013)
Blé	<i>B. subtilis</i> , <i>Arthrobacter</i> sp., <i>Burkholderia cepacia</i> , <i>Azospirillum</i> sp.	Synthèse AIA ; solubilisation du phosphate ; promotion de la croissance ; réduction de l'évapotranspiration du toluène dans l'air ; augmentation du rendement en grains	(Wang <i>et al.</i> , 2010 ; Hungria <i>et al.</i> , 2011 ; Upadhyay <i>et al.</i> , 2008)

<p>Palmier dattier</p>	<p>-<i>Bacillus subtilis</i> -<i>Enterobacter</i> spp.</p>	<p>-La capacité à aider les plantes à pousser dans des conditions salines. -produire l'enzyme 1-aminocyclopropane-1-acide carboxylique (ACC) désaminase et l'hormone de régulation de la croissance des plantes, l'acide indole-3-acétique (IAA).</p>	<p>Yaish et Antony ,2015</p>
------------------------	--	---	------------------------------

Tableau 4 : Effets bénéfiques de l'association de quelques champignons endophytes et leurs plantes hôtes.

Champignons endophytes	Plantes hôtes	Activités	Références
<i>Alternaria</i> sp.	<i>Salvia mitriorrhiza</i>	Antibactérien, anti-sporulant et agent nématocide	Lou <i>et al.</i> , 2016
<i>Aspergillus terreus</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Activité antifongique contre <i>Alternaria alternata</i> et agent favorisant la croissance des plantes	Waqas <i>et al.</i> , 2015
<i>Daldinia concentrica</i>	Olivier	Contrôle post-récolte : protège les arachides contre <i>Aspergillus niger</i> , les oranges et les tomates contre <i>Penicillium digitatum</i> et les raisins contre <i>Botrytis cinerea</i>	Liarzi <i>et al.</i> , 2016
<i>Penicillium citrinum</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Promotion de la croissance des plantes et activité antifongique	Waqas <i>et al.</i> , 2015

Deuxième Partie :

Etude expérimentale

**Isolement et caractérisation des
bactéries endophytes et rhizosphériques
à partir du palmier dattier
(*Phoenix dactylifera* L.)**

1- Objectifs du travail

Le palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.) est un arbre fruitier d'intérêt écologique, économique et social majeur pour de nombreux pays des zones arides (Onfaa, 2015).

Actuellement, les plantes qui s'adaptent aux conditions extrêmes ont attiré l'attention de plusieurs chercheurs. Les zones arides et semi-arides constituant des milieux pratiquement extrêmes, semblent être des environnements promoteurs pour isoler des endophytes producteurs de substances bénéfiques (Lopez Llorca et Macia Vicente, 2009).

La procédure d'isolement est une étape critique et importante dans le travail avec les bactéries endophytes et rhizobactéries (Hallmann *et al.*, 2006).

Il existe de bonnes raisons d'isoler les microorganismes endophytes, pour leur caractérisation l'étude de la dynamique et de la diversité des populations, l'utilisation d'inoculants microbiens pour améliorer la croissance et la santé des végétaux, et comme sources de nouveaux métabolites secondaires biologiquement actifs (Schulz et Boyle, 2005).

Dans ce contexte, notre travail a porté sur plusieurs étapes :

- Isolement des bactéries de la rhizosphère du palmier dattier à partir du sol et des racines dans deux régions différentes situées à Bechar et six variétés du palmier dattier :
 - Région d'Ouakda : variétés Majhoul (OM), Hmira (OH) et Feggous (OF).
 - Région de Taghit : variétés Feggous (TF), Cherka (TC) et Kseba (TK).
- Sélection des isolats non pathogènes par le test de pathogénicité sur le tabac.
- Caractérisation morphologique, physiologique et biochimique des isolats.
- Sélection des souches appartenant aux genres *Bacillus* et les bactéries non fluorescentes.

Lieu de l'étude expérimentale

- Notre expérimentation a été réalisée au niveau de laboratoire de protection et de valorisation des ressources agrobiologique de l'université Blida 1.

2- Matériels et méthodes

2.1. Matériels

2.1.1. Collecte des échantillons

Afin d'isoler les bactéries, des prélèvements des racines et sol rhizosphérique du palmier dattier ont été réalisés dans la wilaya de Bechar. Trois variétés de palmiers dattiers ont été étudiées de chacune des deux régions Ouakda et Taghit (tableau 5). Trois répétitions ont été effectuées pour chaque échantillon. Les échantillons ont été prélevés de manière aseptique et au hasard,

Ces échantillons sains de chaque site ont été récupérés et placés dans des sacs stériles, ces échantillons apportés au laboratoire, conservés à 4 ° C. jusqu'à utilisation puis soumis à des procédures d'isolement.

Tableau 5 : Origine des échantillons prélevés.

Région Taghit				Région Ouakda			
Code	Cultivar	Age	Cordonnées	Code	Cultivar	Age	Cordonnées
T1	Feggous	10 ans	TF	O1	Mejhoul	12 ans	OM
T2	Feggous	17 ans	TF	O2	Mejhoul	15 ans	OM
T3	Feggous	15 ans	TF	O3	Mejhoul	20 ans	OM
T4	Kseba	20 ans	TK	O4	Hmira	13 ans	OH
T5	Kseba	20 ans	TK	O5	Hmira	15 ans	OH
T6	Kseba	25 ans	TK	O6	Hmira	12 ans	OH
T7	Cherka	18ans	TC	O7	Feggous	30 ans	OF
T8	Cherka	15 ans	TC	O8	Feggous	25 ans	OF
T9	Cherka	12 ans	TC	O9	Feggous	15 ans	OF

Les milieux de culture utilisés sont Luria Bertani (LB) et King B (Annexe).

Le milieu LB est recommandé en microbiologie pour la culture des espèces *Bacillus* spp. Le milieu de King B permet la détection des bactéries fluorescentes.

2.2 Méthodes

2.2.1 Isolements des bactéries à partir du sol rizosphérique :

L'isolement des bactéries à partir du sol a été effectué par la méthode suspensions-dilutions sur deux milieux différents : LB et King B selon la méthode décrite par Pegnoo *et al.*, (2006).

Les trois échantillons de sols d'une même variété ont été mélangés pour l'obtention d'un échantillon représentatif et homogène. Une quantité de 1g de chaque sol est mise dans 9 ml d'eau distillée stérile pour obtenir des solutions mères (OH, OM, OF) et (TK, TC, TF), chaque tube de ces solutions est agité par le vortex vertical monotube, puis mis dans un agitateur horizontal pendant 20 à 30 min pour faciliter l'extraction des micro-organismes dans ces solutions. Des dilutions décimales de 10^{-1} jusqu'à 10^{-5} sont réalisées. Un volume de 0,5 ml des dilutions 10^{-2} , 10^{-4} et 10^{-5} est ensemencé en surface sur milieu King B et milieu LB à l'aide d'un râteau stérile. L'opération est répétée deux fois. Les boîtes sont incubées à 27°C pendant 72h (figure 6).



Figure 6 : Technique des suspensions-dilutions

2.2.2. Isolements des souches endophytes à partir des racines

2.2.2.1. Désinfection des échantillons

Les échantillons de racines des 6 variétés de palmiers dattiers étudiées ont été lavés à l'eau du robinet pour enlever les débris du sol, puis mis dans l'hypochlorite de calcium $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ pendant 10 à 15 min afin d'éliminer les champignons et les bactéries saprophytes qui se trouvent sur la surface des racines. Les racines subissent une désinfection supplémentaire par l'éthanol 75% pendant 1 min. Cette dernière opération est suivie par cinq rinçages successifs dans l'eau distillé (Franken et Andrade, 2014) (figure 7).



Figure 7 : Désinfection des racines du palmier dattier

Les échantillons des racines ont été ensuite déposés sur du papier filtre stérile pour sécher. Ils sont par la suite découpés avec une lame stérile de manière aseptique en petits fragments (0,2 x 0,5 cm), Ces segments racinaires ont été déposés dans des boites de Pétri contenant les milieux LB et King B, à raison de 10 segments par boîte d'une manière éparpillée et incubés à 27 ° C. pendant 3 jours (figure 8).

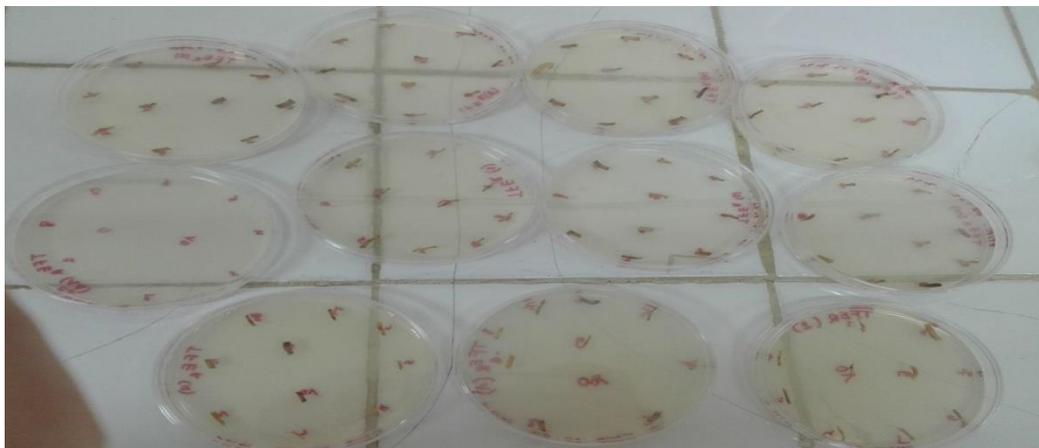


Figure 8 : Fragments des racines du palmier dattier de Bachar.

2.2.3. Purification et conservation des souches

La purification est une étape très importante pour s'assurer la pureté des isolats obtenus.

Après incubation, chaque colonie d'aspect différent est ensemencée à part dans les milieux gélosés KB et LB après le passage dans un tube contenant 2ml d'eau distillée stérile jusqu'à l'obtention au sein d'une boîte de Pétri de colonies identiques par l'aspect et la couleur. Après plusieurs passages sur milieu gélosé, la souche est en général pure.

Les isolats purs ont été conservés sur le milieu KB en tubes inclinés et conservés au réfrigérateur à 4 °C. pour être utilisés ultérieurement (Yuan *et al.*, 2008).

Malheureusement, la partie expérimentale n'a pas été achevée à cause des circonstances du COVID19.

Conclusion

Conclusion

La présente étude s'articule autour de deux axes. Le premier a permis de développer les différents rôles des bactéries et champignons endophytes dans les plantes cultivées et les mécanismes impliqués. Le deuxième vise à l'isolement et caractérisation des différentes bactéries endophytes rhizosphériques associées au palmier dattier (*Phoenix dactylifera*) de la wilaya de Bechar.

En raison de leur importance dans la lutte biologique contre les maladies des plantes, les bactéries et les champignons endophytes semblent de plus en plus une source potentielle de composés naturels bioactifs. Les efforts actuels pour trouver des stimulants microbiens pour les cultures sont un début qui pourrait conduire à une réduction significative des applications chimiques dans la production végétale.

Les endophytes pourraient être utilisés pour améliorer la santé des plantes vis-à-vis des différents stress abiotique (sécheresse, métaux lourds, salinité et extrêmes températures) et les stress biotiques (insectes, nématodes et microorganismes pathogène).

Les intérêts biotechnologiques des endophytes en agriculture, leur composés bioactifs (phytohormones, antibiotiques, sidérophores et enzymes), la biofertilisation comme fixation d'azote et solubilisation de phosphore et potassium, et ceux dans le but de mettre en évidence leur potentiel dans le biocontrôle des maladies et ravageurs de plante, Aussi pour la tolérance au condition climatique.

Ces endophytes permettront d'augmenter la productivité des plantes cultivées commercialisées et d'améliorer la qualité des aliments d'une manière bioécologique et durable.

L'isolement et la caractérisation morphologique de la population endophyte des palmiers dattiers étudiés, a montré la présence d'espèces et de genres très intéressants et déjà décrits dans la littérature comme organismes endophytes.

Le présent travail, ouvre de nouvelles perspectives de recherches permettant d'expliquer la relation qui semble exister entre les plantes cultivées et les endophytes.

Ainsi, il serait intéressant de rechercher et d'identifier par voie moléculaire les microorganismes associés aux plantes cultivées.

D'expliquer les différents mécanismes d'action de ces microorganismes dans l'amélioration de la croissance des plantes et leur utilisation comme agents de lutte biologiques efficaces contre les bioagresseurs permettant favoriser l'agriculture biologique et de minimiser l'utilisation des produits chimiques.

Il est souhaitable de compléter l'étude expérimentale par d'autres recherches approfondies n'ayant pas été achevées dans ce présent travail à causes de la pandémie du COVID19.

En conclusion, les endophytes constituent la future recherche de la science microbienne.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- **Aamir M., Rai K.K., Zehra A., Kumar S., Yadav M., Shukla V., &Upadhyay R.S., 2020.** Fungal endophytes: Classification, diversity, ecological role, and their relevance in sustainable agriculture. *Microbial Endophytes*, p.p. 291–323.
- **Abdelaziz M.E., Kim D., Ali S., Fedoroff N.V., Al-Babili S., 2017.** The endophytic fungus *Piriformospora indica* enhances *Arabidopsis thaliana* growth and modulates Na⁺/K⁺ homeostasis under salt stress conditions. *Plant Sci.* 263, 107–115.
- **Abeer H .,Egamberdieva D., Alqarawi A., Elsayed F., 2017.** Phytohormones and Beneficial Microbes: Essential Components for Plants to Balance Stress and Fitness. *Front. Microbiol.*
- **Afzal I., Khan S.Z., Sikandar S., Shahzad S.,2019.** Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants.- *Microbiological Research.*36-49p.
- **Ahemad M.,2015.** Phosphate-solubilizing bacteria-assisted phytoremediation of metalliferoussoils: a review. *3 Biotech* 5(2):111–121p.p.
- **Aktuganov G.,Melentjev A.,Galimzianova N., Khalikova E., Korpela T., Susi P.,2008.** Wide-range antifungal antagonism of *Paenibacillus ehimensis* IB-Xb and its dependence on chitinase and β -1, 3-glucanase production *Can. J. Microbiol.*, p.p. 577-587.
- **Alexandar S., 2019 .** Endophuyte Biotechnology , Potentiel for Agriculture and pharmacology [En ligne] . Disponible sur :<<https://books.google.dz/books>>(consulté le 11 juin 2020).

- **Amrutha V., Sudhir A., Pradeep K.N. and Chowdappa P.,2014.** Plant growth promoting potential of a novel endophytic Curtobacterium CEG: Isolation, evaluation and formulation. *Annals of Biological Research*, 5, 15-21.
- **An H., Liu Y., Zhao X., Huang Q., Yuan S., Yang X., Dong J., 2015.** Characterization of cadmiumresistant endophytic fungi from *Salix variegata* Franch. in Three Gorges Reservoir Region, China. *Microbiological Research* 176,p.p. 29–37.
- **Andéol S.C., Benjamin C., 2016.** Les champignons endophytes: impact sur les écosystèmes etproduction de molécules d'intérêt thérapeutique. *Science pharmaceutique* .Dumas.
- **Andreas T., Christophe C., Essaïd AB .,2012.** Physiological and molecular changes in plants at low temperatures. *Planta* 235,p.p.1091–1105.
- **Andreozzi A., Prieto P., Mercado-Blanco J., Monaco S., Zampieri E., Romano S., et al., 2019.** La colonisation efficace des endophytes *Herbaspirillum huttiense* RCA24 et *Enterobacter cloacae* RCA25 influence les paramètres physiologiques d' *Oryza sativa* L. cv. Riz Baldo. *Environ. Microbiol.* 21, 3489–504. doi: 10.1111 / 1462-2920.14688
- **Aravind R, Eapen SJ, Kumar A, Dinu A, Ramana KV.,2010.** Screening of endophytic bacteria and evaluation of selected isolates for suppression of burrowing nematode (*Radopholus similis* Thorne) using three varieties of black pepper (*Piper nigrum* L.). *Crop Prot.*; 29(4): 318-324 P.
- **Arnold A.E., 2007.** Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biological Reviews* 21:51-66.
- **Ayomide E et Olubukola O.,2020.** Éluclider les mécanismes des endophytes utilisés dans la protection des végétaux et autres bioactivités

avec des perspectives multifonctionnelles- Front Bioeng Biotechnol . 2020; 8: 467.

- **Azevedo J. L., Maccheroni J., Pereira J. O., et de Araújo W. L., 2000.** Endophytic microorganisms: a review on insect control and recent advances on tropical plants. *Electronic Journal of Biotechnology*, 3(1), 15-16 PP.
- **Bacon C.W and Hinton, D.M., 2006.** Bacterial endophytes: the endophytic niche, its occupants, and its utility. In: *Plant Associated Bacteria* ed. by S. S. Gnanamanickam, pp. 155-194. Springer, Dordrecht.
- **Bacon C.W., White J.F., 2000.** *Microbial Endophytes*. Marcel Dekker, New York, USA.
- **Bae H., Sicher R.C., Kim M.S., Kim S.H., Strem M.D., Melnick R.L. and Bailey B.A., 2009.** The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *J Exp Bot* 60, p.p. 3279–3295.
- **Bakhshandeh E., Pirdashti H., Lendeh K.S., 2017.** Effet des bactéries solubilisant le phosphate et le potassium sur la croissance du riz. *Ecol. Eng.*, 103, p.p. 164 – 169.
- **Bamisope S., Chandra K., Komivi S., Liande W., 2018.** Fungal Endophytes: Beyond Herbivore Management. *Rev. Front. Microbiol.*, v(9), 11 p.
- **Bano, A., F. Ullah et A. Nosheen. 2012.** Rôle de l'acide abscissique et stress de sécheresse sur les activités des antioxydants enzymes dans le blé. *Plant Soil Environ.* , 58 (4): p.p.181-185.
- **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 Environ.*; 28(4): 487-490

- **Basak B.B., Biswas D.R .,2017.** Influence of potassium solubilizing microorganism (*Bacillus mucilaginosus*) and waste mica on potassium uptake dynamics by sudan grass (*Sorghum vulgare Pers.*) grown under two Alfisols. *Plant Soil* 317: 235–255 p.
- **BastíasD.A., Alejandra M.G.,BallarécL., Gundel P.,2017.** Endophytes fongiques d'*Epichloë* et défenses végétales: pas seulement des alcaloïdes.*Tendances en phytologie* 22 (11).939-947p.p.
- **Batra P., Barkodia M., Ahlawat U., Sansanwal R., Sharma T., Wati L., 2018.** Endophytes : An Environmentale Friendly Bacteria for Plant Growth Promotion . *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, n° 7(2),p.p.1899-1911.
- **Beneduzi A, Moreira F, Costa PB, Vargas LK, Lisboa BB, Favreto R, Baldani JI, Passagli LMP.,2013.** Diversity and plant growth promoting evaluation abilities of bacteria isolated from sugarcane cultivated in the South of Brazil. *Appl Soil Ecol.*; 63: 94- 104 P.
- **Berbee M.L., 2001.** The phylogeny of plant and animal pathogens in the Ascomycota. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, n°59(4),p.p.165–187.
- **Bhattacharjee R.B.,Singh A.,Mukhopadhyay S.,2008.** Useofnitrogen-fixingbacteriaas biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 80, 199–209.
- **Binet M.N., Sage L., Malan C., Clément J.C., Redecker D., Wipf D.,2013.** Effects of mowing on fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in subalpine grasslands. *Fungal Ecol.*; 6(4) : 248–55p.p.
- **Boisvert K.,2014.** Evaluation de déplacement de modèles d'endopytes dans le Maïs et de leur effet sur la photosynthèse. Mémoire de la maîtrise en biologie cellulaire Moléculaire. Université du Québec A Trois-Rivières.

- **Bottini R. Cassán F . Piccoli P.,2004.** Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Appl Microbiol Biotechnol.* 65: 497–503 p.
- **BOUALI W .,2017 .** Contribution à l'élaboration d'un soucier bactérien et caractérisation de la flore *Bacillus cereus* dans le Sud -Ouest Algérien.*Mem.Doc.Microbiologie.*149p.
- **Bouznad,2016.** Isolement et caractérisation des rhizobactéries libres et endophytes (*Bacillus* sp et *Pseudomonas* sp): Etude de leur pouvoir protecteur vis-à-vis de *Fusarium oxysporum* f. sp *lycopersici* et leur caractères liés à la promotion de la croissance des plantes.*these doc.univ. Mostaganem.Algerie.*
- **Bubici G., Kaushal M., Prigigallo M.I., Cabanás G.,and Mercado-Blanco J.,2019.** Biological Control Agents Against *Fusarium* Wilt of Banana. *Front Microbiol;* 10: 616.
- **Castanheira N.L., Dourado A.C., Pais I., Semedo J., Borges N., Carvalho G., Fareleira P., 2017.** Colonization and beneficial effects on annual ryegrass by mixed inoculation with plant growth promoting bacteria. *Microbiol Res .*32 (1),p.p. 84-87.
- **Chadha N, Prasad R, Varma A., 2015.** Plante favorisant les activités d'endophytes fongiques associées aux racines de tomates du centre de l'Himalaya, en Inde et leur interaction avec *Piriformospora indica* . *Int J Pharm Bio Sci* 6: 333–343.
- **Chathurdevi G, Gowrie SU., 2016.** Endophchampignons ytiques isolés de plante médicinale - Une source de potenti bioactifmétabolites. *International Journal du courant Pharmaceutique Recherche.*8:50-56.
- **Chen L, Ren F, Zhong H, Jiang W.,2009.** Identification et analyse d'expression de gènes en réponse à des stress de haute salinité et de sécheresse chez *Brassica napus* . *Acta Biochim Biophys Sin* 42: 154–164.

- **CHERIF H.,2014.** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Doc. Microbiologie. Uni. Ferhat Abbas. Sétif. 177p.
- **Choudhary D. K., Prakash A., Wray V. and Johri B. N.,2009.** Insights of the fluorescent pseudomonads in plant growth regulation. *Current Science*, 97 (2):170-179.
- **Claydon N., Grove J. F. and Pople M.,1985.** Elm bark beetle boring and feeding deterrents from *Phomopsis oblonga*. *Phytochemistry*; 24: 937-943.
- Compant S, Duffy B, Nowak J, Cle
- **Compant S., Clement 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 Biol Biochem* 42:669 –678 PP.
- **Compant S., Duffy B., Nowak J., Clément C., EA B.I.,2005.** Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl Environ Microbiol* 71:4951–4959p.p.
- **Compant S., Mitter B., Colli J.G., Gangl H., et Sessitsch A., 2011.** Endophytes of grapevine flowers, berries, and seeds: identification of cultivable bacteria, comparison with other plant parts, and visualization of niches of colonization. *Microbiological Ecology*, n°62(1), p.p. 188-197.
- **Cowling P., Siddiqui R., Aramouni M., Mifsud A., Watt A., Allen C., Cocking I., Fielder M., Johnson J., Lewis P., Lindsay J., Lockhart M et al., 2014.** revue: *Public Health England*- titre: identification of bacillus species. Issue no: 3.1. pp:9.
- **D.L. Coyne, J.M. Nicol et B. Claudius-Cole.,2010.** Les nématodes des plantes: Un guide pratique des techniques de terrain et de laboratoire- l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA).39p.

- **D'Alessandro M., M. Erb, J. Ton, A. Brandenburg, D. Karlen, J. Zopfi, and T.C.J. Turlings., 2014.** Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions. *Plant, Cell and Environment* 37, 813–826.
- **Danhorn T , Fuqua C., 2007.** Biofilm Formation by Plant-Associated Bacteria. *Rev. Microbiol.*61:401-422.
- **Dinesh K .M.,2011.** Bacteria in Agrobiolgy -Plant Nutrient Management .india.17-46 p. <https://books.google.dz/books>.
- **Dube H., Vala A. et Vaidya S., 2000.** Chemical nature and ligand binding properties of siderophores produced by certain *Aspergillus* from marine habitats. *Natural Academy of Science Letters*, 23: 98-100.
- **Dutta D., Puzari K. C., Gogoi R., & Dutta P., 2014.** Endophytes: exploitation as a tool in plant protection. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 57(5), 621–629. doi:10.1590/s1516-8913201402043
- **Eaton C.J., Cox M.P., Scott B., 2011.** What triggers grass endophytes to switch from mutualism to pathogenism? *Plant Sci. Elsevier Ireland Ltd*; 180(2) : 190–195p.
- **Egamberdieva D, Alqarawi A, Elsayed F. and Abeer H.,2017.** Phytohormones and Beneficial Microbes: Essential Components for Plants to Balance Stress and Fitness. *Front. Microbiol.*
- *Environ Microbiol* 71:4951–4959
- **Fadiji A.E., and Olubukola O.B.,2020.** Elucidating Mechanisms of Endophytes Used in Plant Protection and Other Bioactivities With Multifunctional Prospects.*Front Bioeng Biotechnol*; 8: 467.
- **Ferreira A.S., Pires R.P., Rabelo P.G., Oliveira R.C., Luz J.M.Q., Brito C.H.,2013.** Implications of *Azospirillum brasilense* inoculation and nutrient addition on maize in soils of the Brazilian Cerrado under greenhouse and field conditions. *Appl Soil Ecol.*; 72: 103-108 P.

- **Ferus P., Barta M., Konôpková J.,2019.** Endophytic fungus *Beauveria bassiana* can enhance drought tolerance in red oak seedlings. *Trees* volume 33, pages1179–1186p.p.
- **Fisher P.J., Petrini O., Lappin H.M., 1992.** La distribution de certains endophytes fongiques et bactériens dans le maïs (*Zea mays* L.) *New Phytol.* n°122 ,p.p. 299-305.
- **Fouda H, Saad El-Din H , Eid M et Ewais E.,2015.** Biotechnological applications of fungal endophytes associated with medicinal plant *Asclepias sinaica* (Bioss.); 60(1),95-104.
- **Frohlich J., Hyde K.D., and Petrini O., 2000 .** Endophytic fungi associated with palms. *Mycological Research* 104: 1202-1212p.p.
- **Gadhave, K.R., Finch, P., Gibson, T.M., and Gange, A.C., 2016.** Plant growth-promoting *Bacillus* suppress *Brevicoryne brassicae* field infestation and trigger density-dependent and density-independent natural enemy responses. *Pest Sci.*, vol. 89, no. 4, pp.985–992.
- **Gaignard J.L., Luisetti J.,1993.** *Pseudomonas syringae*, bactérie épiphyte, glaçogène et pathogène. *Agronomie* (13),p.p. 333–370.
- **Gamalero E., Marzachì C., Galetto L., Veratti F., Massa N., Bona E., et al. .,2016.** Un endophyte exprimant la 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase augmente la résistance des plantes à l'infection par Flavescence dorée phytoplasma. *Plant Biosyst.* 151, 331–340p.p.
- **Gerard B., et Deloince R., 2018.** Un pour tous, tous pour un : microbes, plantes, animaux et hommes associe s pour la Vie.20p.
- **Gill J. S., Sivasithamparam K., Smettem K. R. J., 2016.** Size of bare-patches in wheat caused by *Rhizoctonia solani* AG-8 is determined by the established mycelial network at sowing. *Soil Biol. Biochem.* 34: 889–893p.p.

- **Glick, B.R., 2012.** Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica*.15p.
- **Gond S.K., Bergena M.S., Torresa M.S., Helsel Z., White J.F. , 2015.** Induction de tolérance au sel et régulation à la hausse des gènes de l'aquaporine dans le maïs tropical par *Pantoea agglomerans*. *J. Lett Appl Microbiol* 60: 392–399p.p.
- **Gopaldaswamy G., Kannaiyan S., O'Callaghan K., Davey M., Armement E., 2000.** Le xylème de riz (*Oryza sativa*) est colonisé par *Azorhizobium caulinodans*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267, p.p. 103 – 107.
- **Gouda S., Das G., Sen S.K., Shin H.-S., and Patra J.K., 2016.** Endophytes: a treasure house of bioactive compounds of medicinal importance. *Front. Microbiol.* 7:1538
- **Gravel V., Antoun H., Tweddell R.J., 2007.** Growth stimulation and fruit yield improvement of greenhouse tomato plants by inoculation with *Pseudomonas putida* or *Trichoderma atroviride*: possible role of indole acetic acid (IAA). *Soil Biol. Biochem.* 39, 1968–1977p.p.
- **Greenberg B.M., Huang X.D., Gerwing P., Yu X.M., Chang P., Wu S.S., Gerhardt K., Nykamp J., Lu X., Glick B., 2008.** Phytoremédiation des sols salins: essais en serre et sur le terrain de plantes rhizobactéries favorisant la croissance (PGPR) pour améliorer la croissance des plantes et la phyto-accumulation de sel. In: Actes du 33ème séminaire technique AMOP sur la contamination environnementale et réponse. Environnement Canada, Ottawa, pp 627–637.
- **Grossmann K. , 2010.** Auxin herbicides: Current status of mechanism and mode of action. *Pest Manage. Sci.* 66(2): 113-120.
- **Guimarães S.L., Baldani V.L.D., 2013.** Produção de arroz inoculado com bactérias diazotróficas marcadas com resistência induzida ao antibiótico estreptomicina. *Rev Bras Ciênc Agrár.*; 56(2): 125-132 P.

- **Guo B.Y., Wang Y., Sun X., Tang K., 2008.** Bioactive natural products from endophytes: A review. *Prikladnaia biokhimiia i mikrobiologiia* 44(2):153-158p.p.
- **Gyaneshwar P., James E. K., Mathan N., Reddy P.M., 2001.** Endophytic colonization of rice by a diazotrophic strain of *Serratia marcescens*. *J. Bacteriol.* n°183(8),p.p. 2 634–2 645.
- **Hallmann J., 2001.** Plant interactions with endophytic bacteria. In Jeger MJ, Spence NJ (ed), *Biotic interactions in plant-pathogen associations*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom, p.p 87– 119 .
- **Hallmann J., Berg G., 2006.** Spectrum and population dynamics of bacterial root endophytes *Microbial Root Endophytes*, Springer .(9),p.p.15-31.
- **Hallmann J., Quadt-Hallmann A., Mahaffee W. F. et Kloepper J. W., 1997.** Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can. J. Microbiol.* 43:895-914pp.
- **Han HS, Lee KD .,2005.** Phosphate and Potassium Solubilizing Bacteria Effect on Mineral Uptake, Soil Availability and Growth of Eggplant. *Res J Agric Biol Sci* 1: 176 -180 p.
- **Han HS, Supanjani S, Lee KD .,2006.** Effect of co-inoculation with phosphate and potassium solubilizing bacteria on mineral uptake and growth of pepper and cucumber. *Plant Soil Environ* 52: 130–136 p.
- **Hanada R.E., Pomella A.W.V., Costa H.S., Bezerra J.L., Loguercio L.L., & Pereira J.O., 2010.** Endophytic fungal diversity in *Theobroma cacao* (cacao) and *T. grandiflorum* (cupuaçu) trees and their potential for growth promotion and bio-control of black-pod disease. *Fungal Biology.*, 114:901-910.

- **Hardoim P.R., Overbeek L.S., Elsas J.D.,2008.** Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol.*; n°16(10):p.p. 463-471.
- Lopez-Llorca L.V., et Maciá-Vicente J.G., **2009.** Plant symbioses with fungal endophytes: perspectives on conservation and sustainable exploitation of Mediterranean ecosystems. *Mediterranea. Serie de Estudios Biologicos*, 20: 10-47.
-
- **HATIM S.,2015.** Activités enzymatiques et pouvoir solubilisateur du phosphate chez les bactéries fixatrices d’azote nodulant quatre espèces d’Acacia Mem.doc.Biotechnologie microbienne.44p.
- **Heckman S., Geiser D., Eidell B., Stauffer R., Kardos N., Hedge B., 2001.** Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants. *Science*, n°293(5532),p.p.1129–1133.
- **Higgins K.L., Arnold A.E., Miadlikowska J., Sarvate S.D., Lutzoni F., 2007.** Phylogenetic relationships, host affinity, and geographic structure of boreal and arctic endophytes from three major plant lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 543–555p.p.
- **Huang W. Y., Cai Y. Z., Hyde K. D., Corke H. and Sun M.,2008.** Biodiversity of endophytic fungi with 29 traditional Chinese medicinal plants. *Fungal Diversity*; 33: p.p.61-75.
- **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. *Biol Fert Soils.*; 49(7): 791-801 P.
- **Hyde K.D., Soyong K., 2008 .** The fungal endophyte dilemma. *Fungal Diversity*, n°33, p.p.163-173.

- **Imran A., Khan Z.S., Shomaila S., Shaheen S., 2019** . Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants.- *Microbiological Research*,p.p.36-49.
- **Ivleva N.B., Groat J., Staub J.M., Stephens M., 2016.** Expression of active subunit of nitrogenase via integration into plant organelle genome. *PLoS One* 11, e0160951.
- **J. Hallmann, G. Berg .,2006.** Spectrum and population dynamics of bacterial root endophytes *Microbial Root Endophytes*, Springer .v 9.pp. 15-31.
- **Jalgaonwala R.E., Mohite B.V., Mahajan R.T.,2011.** A review: natural products from plant associated endophytic fungi. *Journal of microbiology biotechnology research*, 1(2), 21-32p.p.
- **Jha Y., Subramanian R.B., 2014.** La PGPR régule l'activité de type caspase, la mort cellulaire programmée et l'activité enzymatique antioxydante dans le paddy sous salinité .*Physiol. Mol. Biol. Plantes* , 20 (2), p.p. 201 – 207.
- **Kaul S., Gupta S., Ahmed M., Dhar M.K.,2012.** Endophytic fungi from medicinal plants: a treasure hunt for bioactive metabolites. *Phytochemistry Reviews*.,11:487-505.
- **Kavroulakis N., Ntougias S., Zervakis G. I., Ehaliotis C., Haralampidis K., & Papadopoulou K. K., 2007.** Role of ethylene in the protection of tomato plants against soil-borne fungal pathogens conferred by an endophytic *Fusarium solani* strain. *Journal of Experimental Botany*, 58(14), 3853–3864.
- **Khan A.L., Hussain J., Al-Harrasi A., et al., 2013.** Endo-phytic fungi: a source of gibberellins and crop resistance to abiotic stress. *Crit. Rev. Biotech.*, 35(1):1-13p.p.

- **Khan A.L., Hamayun M., Kang S.M., Kim Y.H., Jung H.Y., Lee J.H., Lee I.J., 2012.** L'association fongique endophytique via les gibbérellines et l'acide indole acétique peut améliorer la croissance des plantes sous stress abiotique: un exemple de *Paecilomyces formosus* LHL10. BMC Microbiol 12: 3.
- **Khan A.L., Waqas M., Kang S., Al-Harrasi A., Hussain J., Al-Rawahi A., et al., 2014.** Endophyte bactérien *Sphingomonas* sp. LK11 produit des gibbérellines et de l'IAA et favorise la croissance des plants de tomates. *J. Microbiol.* 52, 689–695 p.
- **Khan A.R., Ullah I., Waqas M., Shahzad R., Hong S.J., Park G.S., Jung B.K., Lee I.J., Shin J.H., 2015.** Plant growth-promoting potential of endophytic fungi isolated from *Solanum nigrum* leaves. *World J Microbiol Biotechnol* 31(9):1461–1466p.p.
- **Khan W., Usha A., Sowmyalakshmi A., Rayirath P., 2009.** Seaweed Extracts as Biostimulants of Plant Growth and Development. *J Plant Growth* .
- **Khare E., Mishra J., et Kumar N.A., 2018.** Multifaceted Interactions Between Endophytes and Plant: Developments and Prospects. *Front. Microbiol.*, <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02732>
- **Kloepper J.W., & Ryu C.M., 2006.** Bacterial endophytes as elicitors of induced systemic resistance. In: Schulz B., Boyle C., Sieber T.N. (eds). *Microbial root endophytes*. Springer, Berlin, pp 33-52.
- **Kogel K.H., Franken P., Hückelhoven R., 2006.** Endophyte or parasite – what decides? *Current Opinion in Plant Biology*, n° 9, p.p. 358-363.
- **Krimi Z., Alim Dj., Djellout H., Tafifet L., Mojamed Mahmoud F., Raio A., 2016.** Bacterial endophytes of weeds are effective biocontrol agents of *Agrobacterium* spp., *Pectobacterium* spp., and promote growth of tomato plants.

- **Krings M., Taylor T., Hass H., Kerp H., Dotzler N., Hermsen E.J.,2007.** Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist*, n°174(3),p.p. 648–657.
- **Kumar P. et Dubey R.C.,2012.** Croissance des plantes Promoting Rhizobacteria pour le contrôle biologique des Phytopathogènes et amélioration du rendementent de *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Current Perspectives en microbiologie appliquée*,v(1),p.p.6-38.
- **Kusari P., Kusari S., Lamshoft M., Sezgin S., Spiteller M., Kayser O. 2014.** Quorum quenching is an antivirulence strategy employed by endophytic bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 98 (16): 7173–718.
- **Kusari S., et Spiteller M., 2012.** Metabolomics of endophytic fungi producing associated plant secondary metabolites: progress, challenges and opportunities. In *Metabolomics*, U. Roessner, ed. (Rijeka, Croatia: InTech), 241-266.
- **Langner M., Lisiane D., Felice S., Schünemann R., Knaak N., 2018.** Benefits Associated with the Interaction of Endophytic Bacteria and Plants. *Vol.61:..pp 1-11.*
- **LARPENT J. P et LARPENT G.M.,1990.** Memento technique de microbiologie 2eme ED .techniques et documentataire lavoisier, Paris , P .417.
- **Lata R., Chowdhury S., Surendra K., Gond, White J.r.,2018.** Induction of abitic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Review Article.25p.*
- **Li M., Ahammed G.J., Li C., Bao X., Yu J., Huang C., Yin H., Zhou J., 2016.** Brassinosteroid ameliorates zinc oxide nanoparticles-induced

oxidative stress by improving antioxidant potential and redox homeostasis in tomato seedling. *Front. Plant Sci.* 7, 615 p.

- **Li X., Bu N., Li Y., Ma L., Xin S., & Zhang L., 2012.** Growth, photosynthesis and antioxidant responses of endophyte infected and non-infected rice under lead stress conditions. *Journal of Hazardous Materials.*, 213-214:55-61.
- **Liarzi O., Bucki P., Miyara S.B., and Ezra D., 2016.** Bioactive Volatiles from an Endophytic *Daldinia cf. concentrica* Isolate Affect the Viability of the Plant Parasitic Nematode *Meloidogyne javanica*. *PLoS One.*; 11(12): doi: 10.1371/journal.pone.0168437.
- **Liarzi O., & Ezra D., 2014.** Endophyte-Mediated Biocontrol of Herbaceous and Nonherbaceous Plants. *Advances in Endophytic Research.*, 18:335-356.
- **Liu Y., Aragona B.J., Young K.A., Dietz D.M., Kabbaj M., Mazei-Robison M., Nestler E.J., Wang Z., 2010.** La dopamine Nucleus accumbens intervient dans la dégradation des liens sociaux induite par les amphétamines chez une espèce de rongeurs monogames. *Proc Natl Acad Sci US A.*; 107 : 1217-1222p.p.
- **Lodewyckx C., Vangronsveld J., Porteous F., Moore E.R.B., Taghavi S., Mezgeay M. and Lelie D.V., 2002.** Endophytic bacteria and their potential applications. *Critical Reviews in Plant Sciences* 21:586–606 PP.
- **Lopez-Llorca L.V., et Maciá-Vicente J.G., 2009.** Plant symbioses with fungal endophytes: perspectives on conservation and sustainable exploitation of Mediterranean ecosystems. *Mediterranea. Serie de Estudios Biologicos*, 20: 10-47.
-

- **Lou J., Yu R., Wang X., Mao Z., 2016.** Éther 9-méthylé d'alternariol provenant du champignon endophyte *Alternaria* sp. Samif01 et ses bioactivités. *Journal brésilien de microbiologie* 47 (1): 96-101p.p.
- **Lowman S., Kim-Dura S., Mei C. et Nowak J., 2016.** Strategies for enhancement of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) performance under limited nitrogen supply based on utilization of N-fixing bacterial endophytes. *Plant and Soil*, pp. 47-63 .
- **Lugtenberg B. and Kamilova F., 2009.** Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol*, 63: 541–55p.
- **Madhaiyan, M., Poonguzhali, S., Sa T., 2007.** Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *Chemosphere* 69, 220e228.
- **Madhusmita B., Pompi D., Susanta S.P., Robin C.B. and Madhumita B., 2017.** Phosphate Solubilization by Endophytic Bacteria isolated from *Oryza sativa*- *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* ISSN: 6(10). 2713-2721 pp.
- **Maksimov I.V., Maksimova T.I., Sarvarova E.R., Blagova D.K., 2018.** Endophytic bacteria as effective agents of new-generation biopesticides (review). *Appl. Biochem. Microbiol.* 54, 128–140p.p.
- *Manage. Sci.* 66(2): 113-120.
- **Manzoor F., Wei L., Nurunnabi M., Qazi A.S., 2019.** The Impact of Transformational Leadership on Job Performance and CSR as Mediator in SMEs. *Sustainability* 11(2):436.
- **Martinuz A., Schouten A., Menjivar R.D., & Sikora R.A., 2012.** Effectiveness of systemic resistance toward *Aphis gossypii* (Hom., Aphididae) as induced by combined applications of the endophytes

Fusarium oxysporum Fo162 and *Rhizobium etli* G12. *Biological Control* .,62:206-212.

- **Mendoza, A. R., Sikora R. A.,2008.** Biological control of *Radopholus similis* in banana by combined application of the mutualistic endophyte *Fusarium oxysporum* strain 162, the egg pathogen *Paecilomyces lilacinus* strain 251 and the antagonistic bacteria *Bacillus firmus*. *BioControl* 54, 263–272.
- **Meneses C.H., Rouws, L.F., Vidal, M.S., and Baldani, J.I.,2011.** Exopolysaccharide production is required for biofilm formation and plant colonization by the nitrogen-fixing endophyte *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Molecular Plant Microbe Interaction*. n°24:p.p.1448-1458.
- **Mercado-Blanco J., Prieto P., 2012.** Bacterial endophytes and root hairs. *Plant Soil* 361:301 PP–306. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-012-1212-9>.
- **Merzaeva O.V et Shirokikh I.G.,2010.** La production d'auxines par les bactéries endophytes du seigle d'hiver . *Appl Biochem Microbiol* 44 , 44 – 50p.p .
- **Miliute I., Buzaitė O., Baniulis D., Stanys V.,2015.** Bacterial endophytes in agricultural crops and their role in stress tolerance: a review.102(4),p.p. 465–478.
- **Miral A., 2018.** *Helichrysum italicum* et ses micomycètes endophytes : Diversité et biotransformations. Université Toulouse III Paul Sabatier. p.p.1-132.
- **Miriam L. S., Diouneia L.B., Shana L.F.,Rogerio S., Neiva K., Lidia M.F.,2018.** Benefits Associated with the Interaction of Endophytic Bacteria and Plants- Agriculture, Agribusiness and Biotechnology ISSN Vol.61. 1678-4324 p.
- **Mitter B., Pfaffenbichler N., Flavell R., Compant S., Antonielli L., Petric A., Berninger T., Naveed M., Sheibani-Tezerji R., von Maltzahn**

G.,2017. Une nouvelle approche pour modifier l'usine Microbiomes et traits en introduisant des bactéries bénéfiques à la floraison dans les graines de descendance. De face. Microbiol.; 8.

- **Mohamed Mahmoud F.,2017.** Activités biologiques de champignons endophytes isolés du palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.). Thèse de doctorat. Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'El Harrach.
- **Montanez A., Blanco A.R., Barlocco C., Beracochea M., Sicardi M., 2012.** Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (*Zea mays* L.) and their inoculation effects in vitro. *Appl. Soil Ecol.* 58, 21–28.
- **Nair D. N., and Padmavathy, S.,2014.** Impact of endophytic microorganisms on plants, environment and humans. *Sci. World J.* 2014:250693
- **Nair D.N., Padmavathy S.,2014.** Impact of endophytic microorganisms on plants, environment and humans. *Sci. World J.:*250693. 10.1155/2014/250693
- **Nath R, Sharma GD, Barooah M.,2012.** La croissance des plantes favorisant les champignons endophytes isolés des arbustes de thé (*Camellia sinensis* L.) de l'Assam, Inde. *Appl Ecol Environ Res* 13 (3): 877–891p.p.
- **Naveed M., Hussain MB., Zahir ZA., Mitter B., Sessitsch A .,2014.** Drought stress amelioration in wheat through inoculation with *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Plant Growth Regul* 73.p.p.121–131.
- **Nelson E.B.,2017.** Le microbiome des semences: origines, interactions et impacts . *Sol végétal.* 422 , 7 – 34p.
- **NiuD.D.,LiuH. , JiangC. , Wang Y., WangQ. , JinH.L. , GuoJ.,20**

11. La rhizobactérie *Bacillus cereus* AR156, qui favorise la croissance des plantes, induit une résistance systémique chez *Arabidopsis thaliana* en activant simultanément les voies de signalisation dépendantes du salicylate et du jasmonate / éthylène. *Plant Cell Environ*. 2004; 27(5): 533-542.

- **Ntushelo K., Ledwaba L.K., Rauwane M.E., Adebo O.A., and P.B., Njobeh.,2019.** The Mode of Action of *Bacillus* Species against *Fusarium graminearum*, Tools for Investigation, and Future Prospects. *Toxins (Basel)*. 2019 Oct; 11(10): 606.
- **Ogou A., Tchabi A., Tounou A K., Agboka K., Sokame B M.,2018.** Effet de quatre souches de champignons mychoriziens arbusculaires sur *Meloidogyne* spp., principal nématode parasitaire du soja (*Glycine max*, L.) au Togo. *Journal of Applied Biosciences* 127, 12758-12769.
- **Oliveira C , Queiroz M, Borge S , Moraes C et Araújo F.,2012.** Isolation and characterization of endophytic bacteria isolated from the leaves of the common bean (*Phaseolus vulgaris*); *Braz J Microbiol*; 43(4): 1562–1575.
- **ONFAA., 2015.** Observatoire National des Filières Agricoles et Agroalimentaires (Consulter Le 11.09.2017)
- **Oses R., Valenzuela S., Freer J., Sanfuentes E., and Rodriguez J., 2008.** Fungal endophytes in xylem of healthy Chilean trees and their possible role in early wood decay. *Fungal Diversity*; 33: 77-86p.p.
- **Palem P., Kuriakose C., Jayabaskaran C .,2015.** An Endophytic Fungus, *Talaromyces radicus*, Isolated from *Catharanthus roseus*, Produces Vincristine and Vinblastine, Which Induce Apoptotic Cell Death 10(12).
- **Palleroni N.J., 2008.** The road to the taxonomy of *Pseudomonas*. In: Cornelis, P.(Ed.), *Pseudomonas: Genomics and Molecular Biology*. Caister Academic Press, Belgium, p.p.1–18.
- **Pandey K.,Singh M. , Kumar A., Singh R., 2017.** Endophytic bacteria: a new source of bioactive compounds.

- **Parmar P., Sindhu S.S., 2013.** Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. *J. Microbiol. Res.* 3, 25–31p.
- **Partida M., Heil M., 2011.** La plante sans microbes: fait ou artefact? *De face. Plant Sci.* p. 100.
- **Patten C.L., Glick B.R., 2002.** Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Appl. Environ. Microbiol.* 68, 3795–3801p.p.
- **Paula G-F., Esther M., Raul R., 2015.** Role of bacterial biofertilizers in agriculture and forestry-Bioengineering. 2(3), 183-205 p.
- **Peix A., Ramirez B., Velazquez E., 2009.** Historical evolution and current status of the taxonomy of genus *Pseudomonas*. *Infection, Genetics and Evolution* ,(9),p.p. 1132–1147.
- **Phetcharat, P., Duangpaeng, A., 2012.** Screening of endophytic bacteria from organic rice tissue for indole acetic acid production. *Procedia Eng.* 32, 177–183p.p.
- **Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., 2013.** Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nat Rev Microbiol* 11:789–799 PP.
- **Pieterse C. M., Van der Does D., Zamioudis C., Leon-Reyes A., Van Wees S. C., 2012.** Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28: 489–521p.
- **Porras-Alfaro A., Herrera J., Sinsabaugh R.L., Odenbach K.J., Lowrey T., Natvig D.O., 2008.** Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. *Appl Environ Microbiol.* ; 74(9) : 2805–2813p.p.
- **Prathyusha P, Rajitha Sri AB, Ashokvardhan T, Satya Prasad K**

- **,2015.** Activité antimicrobienne et sidérophore du champignon endophytique *Acremonium sclerotigenum* habitant *Terminalia bellerica* Roxb. *Int J Pharma Sci Rev Res* 16: 84–87.
- **Prathyusha P., Rajitha Sri A.B., Ashokvardhan T., Satya K.,2015.** Antimicrobial and siderophore activity of the endophytic fungus *Acremonium sclerotigenum* inhabiting *Terminalia bellerica* Roxb. *International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research* 30(1):84-87p.p.
- **Probanza A et Garcia.J.A., 2002.** Pinus pineal seedling growth and bacterial rhizosphere structure after inoculation with PGPR *Bacillus*. *Applied Soil Ecology*, 20:p.p. 75- 84.
- **Pullen C., Schmitz P., Meurer K., 2002.** New and bioactive compounds from *Streptomyces* strains residing in the wood of *Celastraceae* *J.Planta*, , 162-167pp.
- **Puri A, Padda K.P., Chanway .CP., 2017.** Plant growth promotion by endophytic bacteria in nonnative crop hosts. In: Maheshwari DK, Annapurna K, editors. *Endophytes: Crop Productivity and Protection*. Switzerland: Springer International Publishing;. pp. 11-45.
- **Rabiah K .,2019.** Contribution des champignons endophytes à la tolérance aux facteurs adverses (biotiques et abiotiques) des espèces cultivées : isolement des champignons endophytes et étude de leur contribution à la tolérance à la salinité ou à des polluants.*Mem.Doc., Prod.Agricole.,Univ Abdelhamid Ibn Badis, Mostaganem,195p.*
- **Radhakrishnan R., Hashem A., Abd_Allah E.,2017.** *Bacillus*: A Biological Tool for Crop Improvement through Bio-Molecular Changes in Adverse Environments .

- **Rajamanikyam M., Vadlapudi V., and Upadhyayula S. M.,2017.** Endophytic fungi as novel resources of natural therapeutics. Brazil. Arch. Biol. Technol.
- **Rajkumar M .,Noriharu A., FreitasH.,2009.** Endophytic bacteria and their potential to enhance heavy metal phytoextraction. Chemosphere77(2):153-160.
- **Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, Freitas H .,2010.** Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. Biotechnol Adv 30: 1562-1574 p.
- **Rashid, S., Charles, T.C., Glick, B.R., 2012.** Isolation and characterization of new plant growth-promoting bacterial endophytes. Appl. Soil Ecol. 61, 217–224 p.
- **Raza A., RazzaqA.,MehmoodS., ZouX.,2019.** Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: A Review.Plants 8(2):34p.
- **Reinhold-HurekB., Hurek T., 2011.** Living inside plants: bacterial endophytes. Curr. Opin. Plant Biol. 14,p.p. 435–443.
- **Remy W., Taylor T., Hass H., Kerp H., 1994.** Four hundred-million-yearold vesicular arbuscular mycorrhizae. Proceedings of the National Academy of Sciences, n° 91,p.p. 11 841–11 843.
- **RiveraV.V., FreemanT. A, GudmestadN., SecorG.A.,2007.** Mycoparasitisme of Helminthosporium solani by Acremonium strictumPhytopathologie 97 (10): 1331-7.
- **Rodriguez H., Fraga R., 1999.** Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. Biotechnol. Adv. 17, 319–339 p.p.
- **Rodriguez R. J.,White J. F., Arnold A. E., 2009 .** Fungal endophytes: diversity and functional roles. New Phytol, n° 182, p.p.314–330.

- **Rodriguez R.J., Henson J., Van V.E., Hoy M., Wright L., Beckwith F., Kim Y., Redman R.S., 2008.** Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *International Society of Microbial Ecology* 2: 404–416p.p.
- **Rosenblueth M., and Martinez-Romero E., 2006.** Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 19:p.p.827-837.
- **Rosier A., Bishnoi U., Lakshmanan V., Sherrier D.J., Bais H.P .,2016.** A perspective on inter-kingdom signaling in plant-beneficial microbe interactions. *Plant Mol Biol* 90(6):537–548. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0433>.
- **Ryan R.P., Germaine K., Franks A., Ryan D.J., Dowling D.N.,2008.** Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS Microbiol. Lett.* 278,1–9.
- **Sansanwal R., Ahlawat U., Priyanka and Wati L.,2017.** Role of Endophytes in Agriculture. Department of Microbiology, CCS Haryana Agricultural University, Haryana, India. ISSN 2278-6783.pp2400.
- **Santatra H.,2004.** Endophytes of *Eugenia jambolana* Lam. (MYRTACEAE) : a Model for microorganisms – plant association.Mem.Doc.Pysiology vegetale, Université D’ANTANANARIVO, Madagascar.
- **Santos J.F., Sacramento B.L., Mota K., Souza J.T., Neto A.,2014.** Crescimento de girassol em função da inoculação de sementes com bactérias endofíticas. *Pesquisa Agropecuária Tropical.*; 44(2): 142-150 p.p.
- **Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., Del Carmen Orozco-Mosqueda M., et Glick B.R.,2016.** Endophytes bactériens favorisant la croissance des plantes. *Microbiol. Res.* 183, 92–99. doi: 10.1016 / j.micres.2015.11.008
- **Schaechter M., 2011.** Eukaryotic Microbes. Academic Press. E-book.

- **Schulz B , Boyle C , Sieber T .,2006.**Microbial Root Endophytes.[En ligne] . Disponible sur :« <https://books.google.dz/books>» (consulté le 12 juin 2020).
- **Selim K.A., El-Beih A.A., Abdel-Rahman T.M., El-Diwany A.I., 2012.** Biology of Endophytic Fungi. Current Research in Environmental & Applied Mycology 2(1), p.p.31-82.
- **Sélosse M.A., Gibert A., 2011.** Des champignons qui dopent les plantes. La Recherche; Novembre : 72–75p.
- **SessitschA., Mitter B., BergG.,2004.** Communautés bactériennes endophytes de plants de pommes de terre cultivés au champ et leurs capacités de promotion de la croissance et d'antagonisme des plantes.Journal canadien de microbiologie 50 (4): 239-249p.p.
- **Sessitsch U., Reiter B., Pfeifer U., Wilhelm E.,2002 .** Cultivation- - Analyse de la population indépendante de la culture d'endophytes bactériens dans trois variétés de pomme de terre basée sur la PCR eubactérienne et spécifique aux actinomycètes des gènes d'ARNr 16S. FEMS Microbiol. Ecol. 39,p.p. 23 – 32.
- **Setiawati T.C.,Laily Mutmainnah L.,2016.** Solubilization of Potassium Containing Mineral by Microorganisms From Sugarcane Rhizosphere.Agriculture and Agricultural Science Procedia 9:p.p.108-117.
- **Sharma M., Kansal R., & Singh D.,2018.** Endophytic Microorganisms: Their Role in Plant Growth and Crop Improvement. Crop Improvement Through Microbial Biotechnology, 391–413. doi:10.1016/b978-0-444-63987-5.00020-7
- **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 P .

- **Shashank A., Rakesh K.L., Ramakrishna D., Kiran S., Kosturkova G., Ravishankar A. G., 2017.** Current Understanding of Endophytes: Their Relevance, Importance, and Industrial Potentials. *Journal of Biotechnology and Biochemistry*, n°3(3), p.p.43-59.
- **Shen F.T., Yen J.H., Liao C.S., Chen W.C., et Chao Y.T., 2019.** Criblage de biofertilisants endophytes du riz avec une tolérance aux fongicides et des caractéristiques favorisant la croissance des plantes. *Durabilité 11*: 1133. doi: 10.3390 / su11041133
- **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 P.
- **Shi, Y., Yang, H., Zhang, T., Sun, J., Lou, K., 2014.** Illumina-based analysis of endophytic bacterial diversity and space-time dynamics in sugar beet on the north slope of Tianshan mountain. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 98, 6375–6385.
- **Shiomi H.F., Melo I.S., Minhoni M.T.A., 2008 .** Seleção de bactérias endofíticas com ação antagônica a fitopatógenos. *Scientia Agraria.*; 9(4): 535-538 P.
- **Shipunov A., Newcombe G., Raghavendra A. K., and Anderson C. L., 2008.** Hidden diversity of endophytic fungi in an invasive plant. *American Journal of Botany*; 95: 1096-1108p.p.
- **Shyam L., Pierre M., 2017.** Colonisation et distribution des endophytes bactériens au sein des plantes. *Microorganisms* .n° 5 (4): 77 P.
- **Singh M , Kumar A, Singh R, • Pandey K., 2017.** Endophytic bacteria: a new source of bioactive compounds.
- **Stéphane C., Birgit R., Sessitsch A., Nowak J ., 2005 .** Colonisation endophyte de *Vitis Vinifera* L. par la bactérie favorisant la croissance des plantes *Burkholderia* Sp. Souche PsJN. ; 71 (4), p.p. 1685-1993.

- **Strobel, G. A.,2006.** Endophytes as sources of bioactive products. *Microbes and Infection*, 5(6), 535–544.
- **Subramanian P., Mageswari A., Kim K., Lee Y., Sa T.,2015.** *Pseudomonas sp.* Endophyte psychrotolérant . souches OB155 et OS261 ont induit une résistance au froid chez les plants de tomates (*Solanum lycopersicum Mill.*) par l'activation de leur capacité antioxydante, *Mol. Interagir avec les microbes végétaux.*,28, p. 1073 – 1081.
- **Surendra S., Jingshan S., Jingshan C., 2019.** A comprehensive review on fungal endophytes and its dynamics on Orchidaceae plants: current research, challenges, and future possibilities, n°10(1),p.p.6-334.
- **SzidericsA.H., RascheF.,TrognitzF., SessitschA.,2007.** Bacterial endophytes contribute to abiotic stress adaptation in pepper plants (*Capsicum annuum L.*).*Canadian Journal of Microbiology* 53(11):1195-202.
- **Tapper B & Lane G.A.,2004.** Janthitrems in a Neotyphodium endophyte of perennial ryegrass. 5th international endophyte symposium, pp:105-108.
- **Taware R.V.,2012-** Isolation, purification and characterization ofsecondarymetabolites from endophytic fungi of *Phyllanthus sp.*”.*Mem.Doc.Biotéchnologie.Pune-India.*
- **Timmusk S., Paalme V., Pavlicek T., Bergquist J., Vangala A., Danilas T., Nevo E., 2011.** Bacterial Distribution in the Rhizosphere of Wild Barley under Contrasting Microclimates-*PLoS One* ,n° 6(3),DOI: 10.1371 / journal.pone.0017968.
- **Truyens S., Weyens N., Cuypers A., Vangronsveld J.,2015.** Endophytes bactériennes des graines: genres, transmission verticale et interaction avec les plantes .*Environ. Microbiol. représentant* 7 ,40–50p.p.

- **Tsavkelova, E.A., Cherdyntseva, T.A., Botina, S.G., Netrusov, A.I., 2007.** Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin. *Microbiol. Res.* 162, 69–76 p.
- **Turbat A., Rakk D., Vigneshwari A., Kocsubé S., Thu H., Szepesi Á., Bakacsy L., Škrbic´ B., Jigjiddorj E., Vágvölgyi C and Szekeres A.,2020.** Characterization of the Plant Growth-Promoting Activities of Endophytic Fungi Isolated from *Sophora flavescens*; 8, 683.1-15pp.
- **U.F Castillo., G.A Strobel ; E. J Ford., W. M Hess ; H. Porter ; J. B Jensen ; H .Albert, R Robison ; D. Yaver.,2002.** Munumbicins, wide-spectrum antibiotics produced by *Streptomyces* NRRL 30562, endophytic on *Kennedia nigricans*. *Microbiologie* ; 148 (9): p.p.2675-2685.
- **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 P.
- **Varma A.,Abbott L.,Werner D., Hampp R., 2004.** Plant surface microbiology [En ligne] . Disponible sur:«<https://books.google.dz/books>». (consulté le 12 juin 2020).
- **Vijay C.V., Alan C.G., 2014.**Advances in Endophytic Research.[En ligne] . Disponible sur:« <https://books.google.dz/books>». (consulté le 12 juin 2020).
- **Vijeshwar V., Pankaj S., Amardeep K., 2008.** Endophytes: A Novel Source for Bioactive Molecules. *Proc Indian Natn Sci Acd* 74, p.p.73-86.
- **Wang J.L., Li T., Liu G.Y., Smith J.M et Zhao Z.W., 2016.**Unraveling the role of dark septate endophyte (DSE) colonizing maize (*Zea mays*) under cadmium stress: physiological, cytological and genic aspects. *Sci Rep* 6:22028.

- **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 P.
- **Waqas M., Khan A.L., Shahzad R., Ullah I., Khan A.R., and Lee I.J., 2015.** Mutualistic fungal endophytes produce phytohormones and organic acids that promote japonica rice plant growth under prolonged heat stress. *J Zhejiang Univ Sci B.* 16(12): 1011–1018 p.p.
- **Waqas M., Khan A.L., Lee I.J., 2014.** Constituants chimiques bioactifs produits par les endophytes et effets sur la croissance des plants de riz. *J Plant Interact* 9: 478–487.
- **Webber J. A., 1981.** natural control of Dutch elm disease. *Nature, London;* 292: 449-451.
- **Wei, L.H., Xue, Q.Y., Wei, B.Q., Wang, Y.M., Li, Sh.M., Chen, L.F., and Guo, J.H., 2010.** *Biocontrol Sci. Technol.*, vol. 20, no. 7, pp. 739–750. 115.
- **Yadav A ., 2019.** Endophytic Fungi for Plant Growth Promotion and Adaptation under Abiotic Stress Conditions. *ACTA SCIENTIFIC AGRICULTURE (ISSN: 2581-365X)*3(1). 91-93p.p.
- **Yadav A.N., Kumar V., Dhaliwal H.S., Prasad R., Saxena A.K., 2018.** Microbiome dans les cultures: diversité, distribution et rôle potentiel dans l'amélioration des cultures , dans *Crop Improvement through Microbial Biotechnology* eds Prasad R., Gill SS, Tuteja N. (Inde: Elsevier;), 305–332p.p.
- **Yaish M., I. Antony and B. R. Glick., 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.

- **Yao Y.Q., Lan F, Qiao Y.M., Wei J.G., Huang R.S., Li L.B., 2017.** Endophytic fungi harbored in the root of *Sophora tonkinensis* gapnep: diversity and biocontrol potential against phytopathogens. *Microbiologyopen* 6(3):e00437. <https://doi.org/10.1002/mbo3.437>.
- **Youssuf G., Kerstin V., 2010.** Molecular Identification of fungi. [En ligne] . Disponible sur:« <https://books.google.dz/books>». (consulté le 12 juin 2020).
- **Yu X., Liu X., Zhu T.H., Liu G.H., Mao C., 2012.** Co-inoculation with phosphate-solubilizing and nitrogen-fixing bacteria on solubilization of rock phosphate and their effect on growth promotion and nutrient uptake by walnut. *Eur. J. Soil Biol.* 50, 112–117.
- **Yuan H., Zhang X., Zhao K., Zhong K., Gu Y. and Lindström, K., 2008.** Genetic characterisation of endophytic actinobacteria isolated from the medicinal plants in Sichuan. *Annals of microbiology*, **58(4)**, 597-604.
- **Zabalgogea I., 2008.** Fungal endophytes and their interaction with plant pathogens. *Spanish Journal of Agricultural Research* 6: 138-146 p.
- **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*. *Soil Sci Plant Nutr.*; 54(4): 507–516 P.
- **Zerroug A., 2011.** Métabolites secondaires bioactifs des champignons endophytes isolés de *Retama raetam* (Forssk.). *Mem. Mag., Génie microbiologique*, Univ Ferhat Abbas, Setif, 89 p.
- **Zhang H., Irving L.J., McGill C., Matthew C., Zhou D., 2010.** Les effets de la salinité et du stress osmotique sur le taux de germination de l'orge: le sodium comme régulateur osmotique. *Ann Bot* 106: 1027–1035.

- **Zhang Y., Li C., Xia C., N., Li.,2018.** Role of Epichloë Endophytes in Defense Responses of Cool-Season Grasses to Pathogens: A Review. *Plant Disease* 102(11).
- **Zhao K.,Tung C-W .,Eizenga GC.,*et al.*,2011.** Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*. *Nature Communications*2, 467p.

Annexes

Annexes

Annexe 1 : Composition du milieu de culture Luria-Bertani (LB) (Pegnoo *et al.*, 2006).

Ingredients	Quantités
Bactotryptone	10 g
Extrait de levure	5 g
NaCl	5 g
Agar	20 g
Eau distillée	1000 ml



Annexe 2 : milieu de culture LB

Annexe 3 : Composition du milieu de culture King B (Pegnoo *et al.*, 2006).

Ingredients	Quantités
Peptone	20 g
Glycérol	15 g
K_2HPO_4 (hydrogénophosphate de potassium)	1,5 g
$Mg SO_4 \cdot 7H_2O$ (Sulfate de magnésium heptahydraté)	1,5 g
Agar	15 g
pH	7,2
Eau distillée	1000 ml



Annexe 4 : milieu de culture King B