

Les applications des endophytes en agriculture



I) Domestication des plantes et perte des microorganismes endophytes

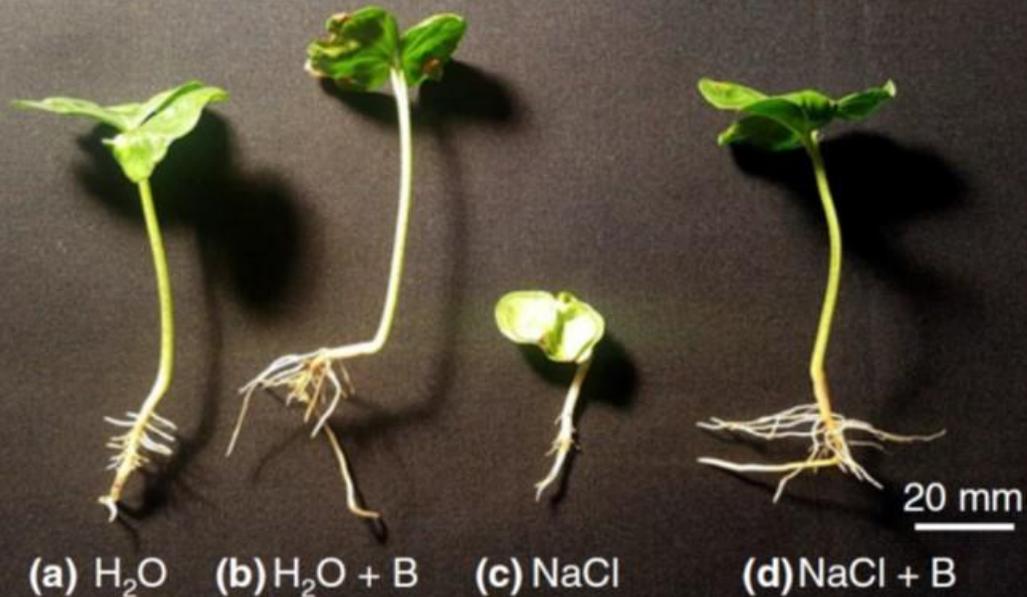


Figure 1 : Amélioration de la croissance et réduction du stress salin de plantules de coton de 10 jours inoculées de *Bacillus amyloliquefaciens* (Irizarry et White, 2017).

- a) Plantule de coton cultivée dans un sol traité avec de l'eau stérile (contrôle non inoculé).
- b) Plantule de coton cultivée dans un sol traité avec de l'eau stérile et inoculé avec *B. amyloliquefaciens*.
- c) Plantule de coton cultivée dans un sol traité avec de l'eau salée présentant un stress salin et un rabougrissement général de la croissance.
- d) Plantule de coton cultivée dans un sol traité avec de l'eau salée stérile et inoculé avec *B. amyloliquefaciens*.

On a constaté que sept années de culture continue d'un tabac sauvage annuel (*Nicotiana attenuata*) suivit d'un nettoyage des semences ont entraîné une perte de microorganismes symbiotiques et une augmentation des niveaux de maladie dus aux pathogènes fongiques des genres *Fusarium* et *Alternaria*.

La réacquisition de ces microorganismes à partir de populations sauvages de tabac et leurs applications aux plants en culture ont entraîné une résistance aux maladies (Santhanam et *al.*, 2015).

Le traitement à l'acide des graines de Coton pour éliminer les fibres résiduelles ont eu pour conséquence d'éliminer les microorganismes naturels des graines (figure 1), laissant ainsi les plantules de Coton plus vulnérables aux stress et aux maladies (Irizarry et White, 2017).



L'intensification et les modifications génétiques du Maïs ont eu pour conséquence la disparition des structures externes des semences qui véhiculent les microorganismes endophytes autrefois présentes dans la téosinte ancestrale (ancêtre du Maïs cultivé) (Johnston-Monje et *al.*, 2016).

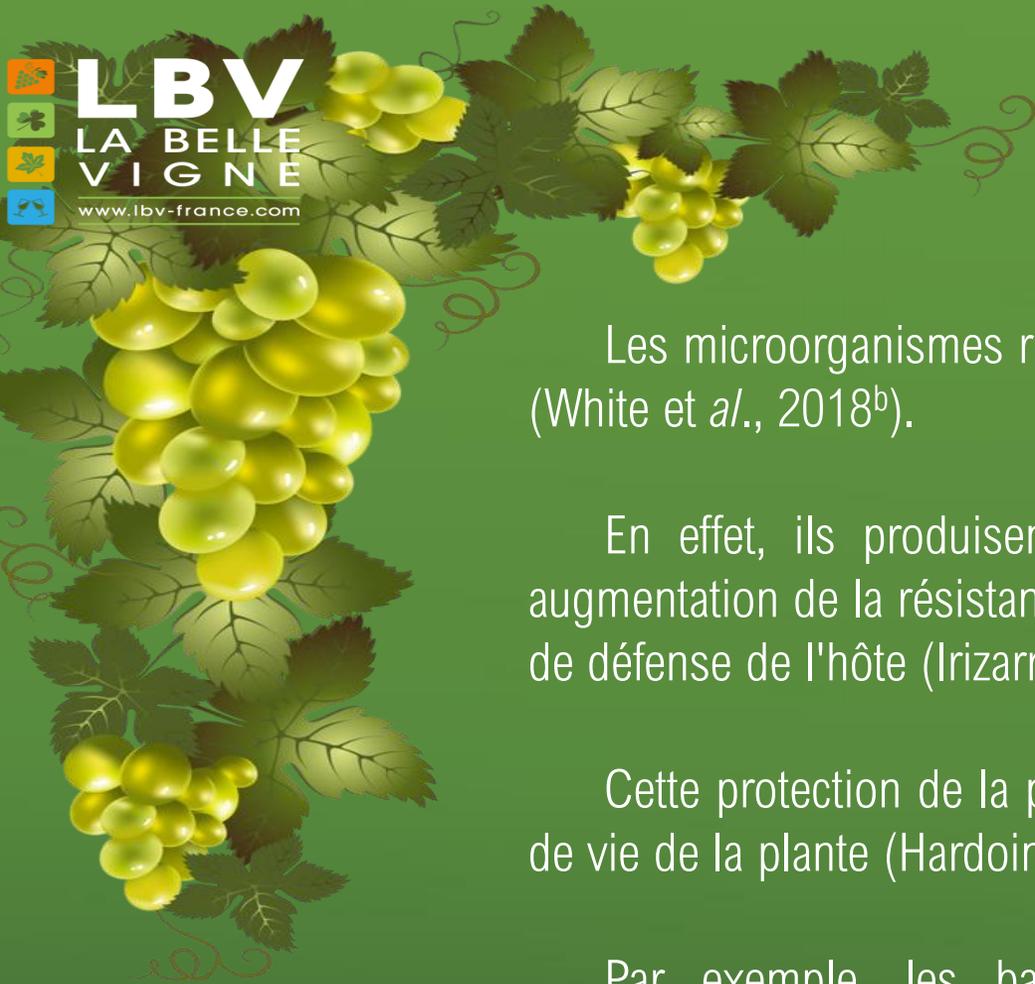
Les variétés modernes de Maïs hybride nécessitent des apports plus élevés d'azote et de pesticides que les anciennes variétés de Maïs indiens ou de Maïs tropicaux. Cela peut être le résultat de la perte des endophytes symbiotiques des variétés de Maïs hybride (Johnston-Monje et *al.*, 2016).

Il est possible que la longue utilisation de produits agrochimiques ait causé une perte de microorganismes endophytes symbiotiques pour de nombreuses espèces cultivées (White et *al.*, 2019^b).

Cette perte pourrait modifier le fonctionnement de la communauté des microorganismes présents sur les graines et aboutir à des semences moins capables de croître et de survivre (White et *al.*, 2019^b).

Les microorganismes endophytes peuvent être perdus pendant la domestication de la culture à long terme (White et *al.*, 2019^b).





II) Mécanismes de suppression des maladies par les endophytes

Les microorganismes rhizophages ont la capacité de supprimer la croissance des agents pathogènes (White et *al.*, 2018^b).

En effet, ils produisent des métabolites antimicrobiens et ils induisent une résistance ou une augmentation de la résistance des plantes aux agents pathogènes par la régulation à la hausse des gènes de défense de l'hôte (Irizarry et White, 2017 ; Hardoim et *al.*, 2015).

Cette protection de la plante hôte se fait dès la germination des semences et pendant toute la durée de vie de la plante (Hardoim et *al.*, 2015 ; Gond et *al.*, 2015^b ; Ongena et Jacques, 2008).

Par exemple, les bactéries du genre *Pseudomonas* produisent une variété de composés antifongiques comprenant l'acide phénazine-1-carboxylique, du 2,4-diacétylphloroglucinol, de la pyrrolnitrine, du pyoleutirine et des substances volatiles comme les composés de cyanure d'hydrogène qui inhibent de façon significative la croissance des pathogènes fongiques (Ongena et Jacques, 2008 ; Mousa et *al.*, 2016 ; Bastias et *al.*, 2017).



III) Les endophytes améliorent la tolérance au stress oxydatif des plantes

Les stress biotiques et abiotiques incitent les cellules végétales à former des Espèces Réactives de l'Oxygène (ERO comprenant le superoxyde, les radicaux hydroperoxyde, le peroxyde d'hydrogène et les radicaux hydroxyle) (Lata et *al.*, 2018).

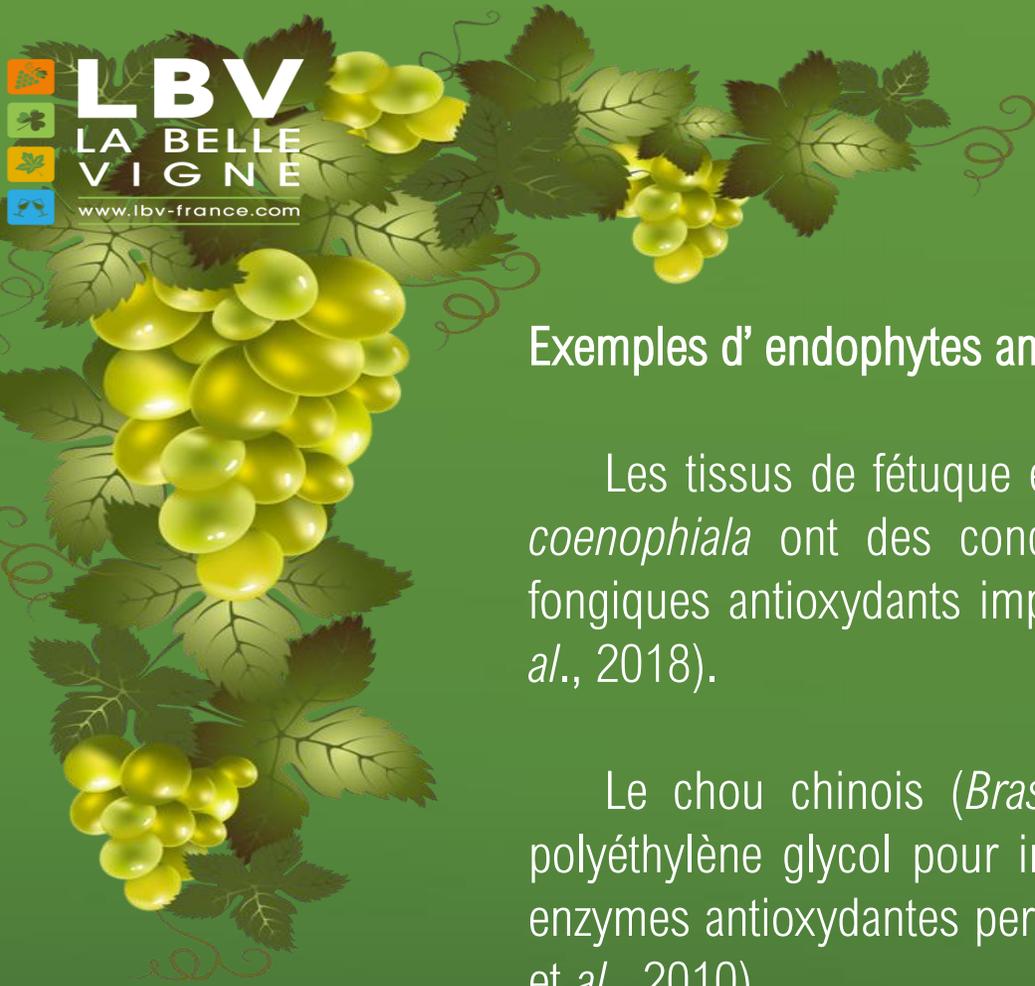
La libération de ERO dans les tissus et les cellules végétales peut causer des dommages oxydatifs aux protéines végétales, aux acides nucléiques et aux membranes (Lata et *al.*, 2018).

Au premier stade de la colonisation des racines de la plante par les endophytes, les réponses de défense des plantes sont activées, produisant ainsi des ERO (Lata et *al.*, 2018).

Ces endophytes induisent alors une régulation à la hausse des gènes de la plante qui dégradent les ERO comprenant la superoxyde dismutase et la glutathion réductase (Lata et *al.*, 2018): par ce processus les endophytes permettent à la plante de diminuer les dommages oxydatifs dus aux ERO qu'elle produit pour se défendre contre les pathogènes.

Les endophytes ont aussi des gènes produisant des enzymes qui luttent contre les ERO.



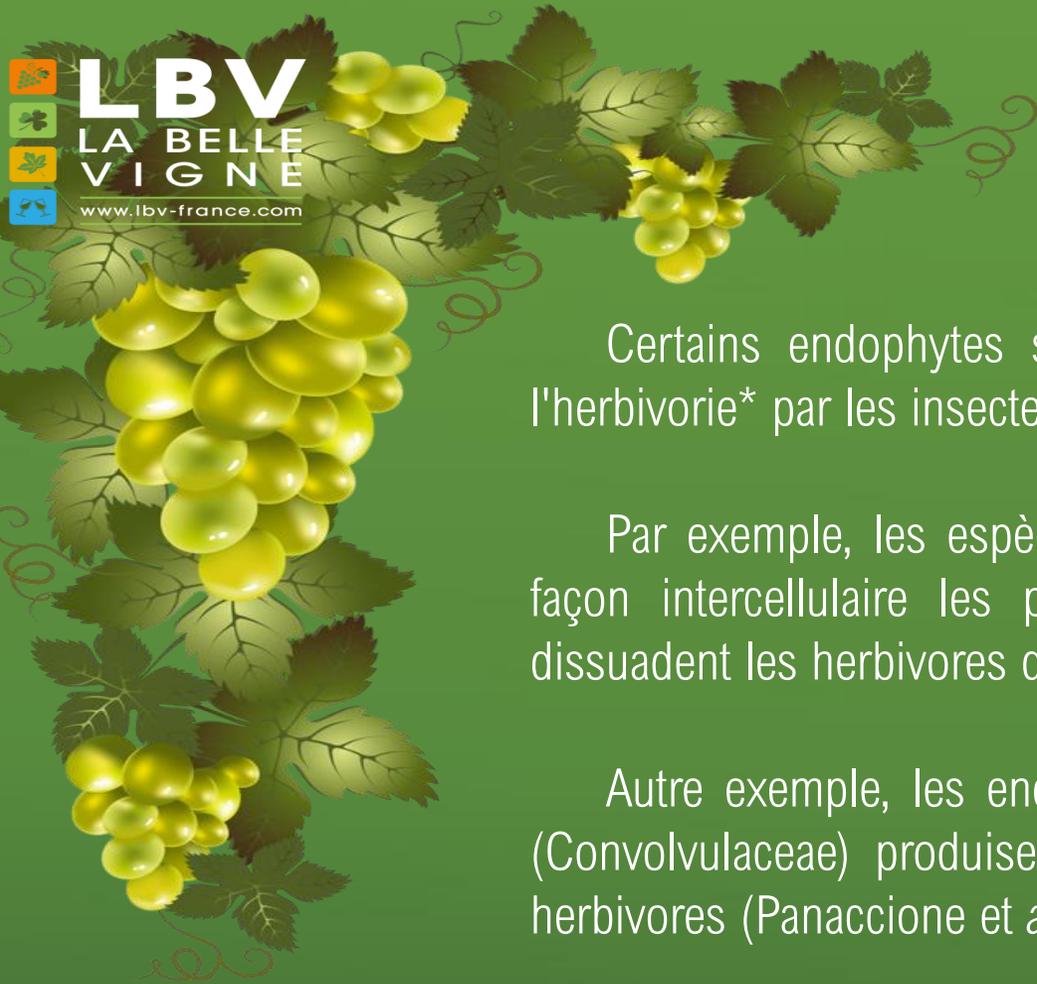


Exemples d' endophytes améliorant la tolérance au stress oxydatif des plantes.

Les tissus de fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) infectés par le champignon endophyte *Epichloë coenophiala* ont des concentrations plus élevées de mannitol osmoprotecteur et d'autres glucides fongiques antioxydants impliqués dans la protection des plantes en situation de stress oxydatif (Lata et *al.*, 2018).

Le chou chinois (*Brassica rapa*) infecté par l'endophyte *Piriformospora indica* et traité avec du polyéthylène glycol pour imiter le stress de la sécheresse, a présenté une régulation à la hausse des enzymes antioxydantes peroxydases, catalases et superoxydes dismutases dans les feuilles en 24 h (Sun et *al.*, 2010).

Une analyse du métagénome des endophytes du riz a montré la présence de nombreux gènes codant pour des enzymes impliquées dans la protection contre un excès de ERO comprenant la glutathion synthase et la glutathion-S-transférase (Sessitsch et *al.*, 2012).



IV) Modération par les endophytes de l'herbivorie

Certains endophytes synthétisent et remplissent les plantes avec des composés qui réduisent l'herbivorie* par les insectes et autres herbivores (Panaccione et *al.*, 2014).

Par exemple, les espèces d'endophytes fongiques du genre *Epichloë* (Clavicipitaceae) habitent de façon intercellulaire les parties aériennes des plantes et produisent une variété d'alcaloïdes qui dissuadent les herbivores de se nourrir (Panaccione et *al.*, 2014).

Autre exemple, les endophytes fongiques (genre *Periglandula*) de la famille des gloires du matin (Convolvulaceae) produisent des alcaloïdes qui rendent les gloires du matin très toxiques pour les herbivores (Panaccione et *al.*, 2014).

De même, chez les plantes communément appelées « locoweeds » de la famille des Fabaceae, les champignons endophytes du genre *Undifilum* (Pleosporaceae) produisent de la swainsonine, un alcaloïde toxique puissant, qui est une toxine anti-herbivore (Panaccione et *al.*, 2014).



* L'herbivorie est le fait d'avoir un régime alimentaire basé sur la consommation de substances végétales.



V) Les endophytes transgéniques

La modification transgénique des génomes endophytes pourrait être une stratégie utile et une alternative à la manipulation génétique de la plante hôte (Li et *al.*, 2017).

Par exemple, la bactérie endophyte *Clavibacter xyli subsp. cynodontis*, qui colonise le xylème de plusieurs espèces végétales, a été modifiée par transgénèse pour exprimer le gène de *Bacillus thuringiensis* codant pour une endotoxine de lutte contre les insectes (Glandorf et *al.*, 2001).

La bactérie endophyte *Burkholderia pyrrocinia* JK-SH007 a été transformée avec le gène de l'endotoxine Bt pour exprimer une protéine insecticide contre le deuxième stade de développement du ver à soie *Bombyx mori* (Li et *al.*, 2017).

Les gènes introduits dans les microorganismes endophytes pourraient conférer de nouvelles caractéristiques qui pourraient être utiles dans la lutte biologique contre les pathogènes des plantes et dans l'amélioration de la croissance des plantes.

Cependant, en raison de la mobilité des microorganismes endophytes, leur confinement sur des plantes spécifiques peut être difficile voire impossible (White et *al.*, 2019^b).





VI) L'interférence des endobiomes* comme stratégie pour réduire la croissance des adventices

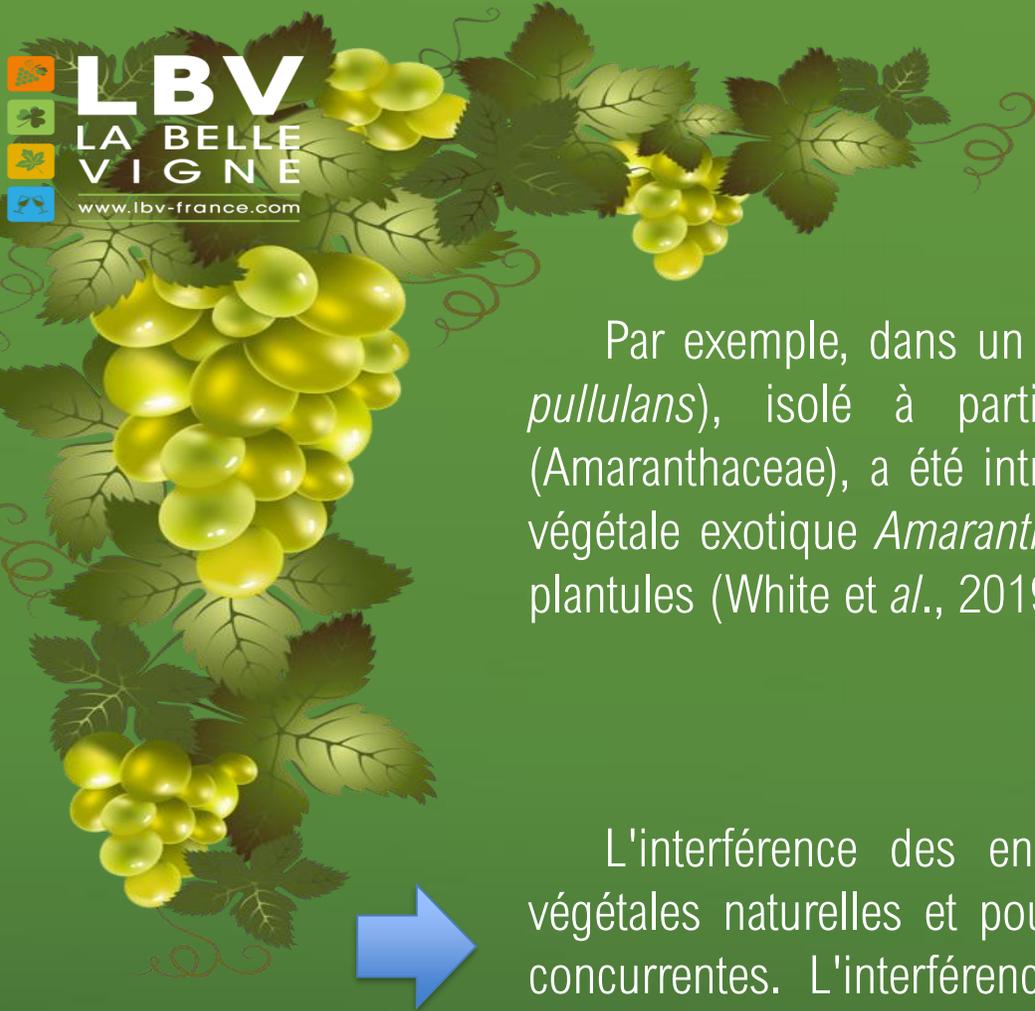
Les relations symbiotiques entre une plante hôte et ses microorganismes endophytes sont uniques, ce qui peut devenir un handicap pour la plante (Bell et *al.*, 2019).

Lorsqu'ils sont introduits dans des plantes autre que leur hôte adapté, certains microorganismes endophytes peuvent provoquer une suppression de la croissance et la mort des plantules (White et *al.*, 2019^a).

L'interférence des endobiomes se produit lorsque l'entrée d'endophytes microbiens non adaptés dans les cellules et les tissus végétaux entraîne une diminution de la croissance végétale et une perturbation des fonctions de la symbiose endophyte-hôte (White et *al.*, 2019^a).



*L' endobiome représente la communauté de microorganismes endophytes spécifiques à une plante.



Par exemple, dans un cas d'interférence des endobiomes, un endophyte fongique (*Aureobasidium pullulans*), isolé à partir des racines d'une espèce d'adventice indigène *Froelichia gracilis* (Amaranthaceae), a été introduit par inoculation dans les cellules et les tissus des racines de l'espèce végétale exotique *Amaranthus hypochondriacus* ce qui a entraîné une répression de la croissance des plantules (White et *al.*, 2019^a).

L'interférence des endobiomes pourrait être un phénomène courant dans les communautés végétales naturelles et pourrait être un moyen pour les plantes de réduire la croissance des plantes concurrentes. L'interférence des endobiomes utilisée comme un moyen de contrôle peut avoir le potentiel de réduire le développement d'espèces végétales envahissantes (Kowalski et *al.*, 2015).



VII) Obstacles et progrès dans les applications des endophytes en agriculture

L'idée que la plupart des microorganismes présents sur les plantes sont pathogènes a contribué au manque d'effort pour comprendre les rôles des endophytes dans la promotion de la croissance des plantes et l'amélioration de leur santé (White et *al.*, 2019^b).

Au cours des dernières décennies le développement progressif d'un ensemble de recherches représente un progrès important dans la compréhension de l'importance et de la fonctionnalité des endophytes.

Elles ont démontré que les endophytes sont courants dans les plantes et qu'ils ont un effet positif sur le développement et la santé des plantes (Compant et *al.*, 2010 ; Prieto et *al.*, 2017 ; Beltrán-García et *al.*, 2014 ; Rodriguez et *al.*, 2009 ; Waller et *al.*, 2005 ; Sun et *al.*, 2010 ; Domka et *al.*, 2019).

Récemment, l'exploration des endophytes et autres microorganismes utiles pour des applications en agriculture a été améliorée par l'émergence d'entreprises qui ont pour objectif principal le développement et la commercialisation de biostimulants végétaux comprenant des endophytes (Ricci et *al.*, 2019).

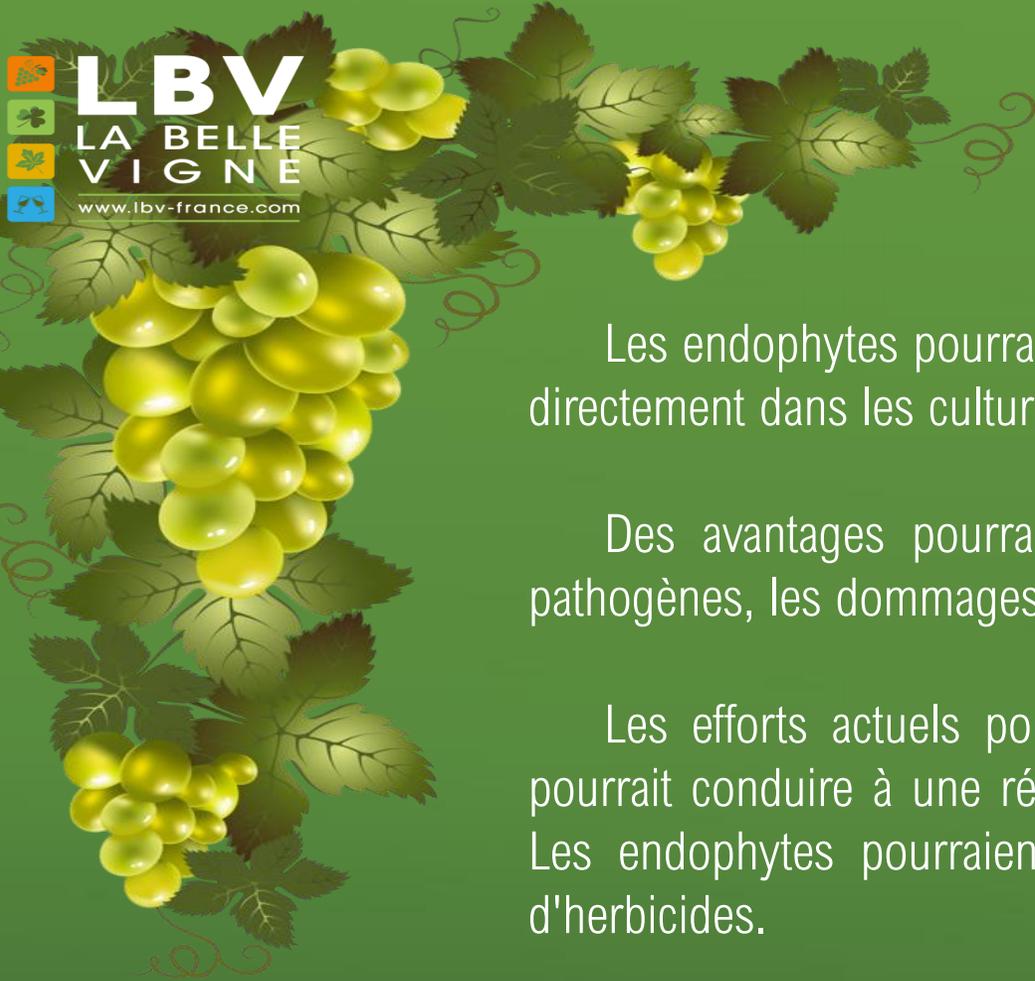




Pour faciliter le développement des applications des microorganismes en agriculture les documents réglementaires de l'Union européenne ont explicitement abordé les biostimulants et leurs réglementations (Ricci et *al.*, 2019).

Le cadre scientifique, juridique et réglementaire semble être en place pour de futurs progrès importants dans l'utilisation des microorganismes endophytes en agriculture (White et *al.*, 2019^b).





VI) Conclusion générale sur les endophytes (partie I, II et III)

Les endophytes pourraient être utilisés pour améliorer la santé des plantes et accroître la productivité directement dans les cultures commerciales.

Des avantages pourraient également être réalisés lorsque les endophytes réduisent les agents pathogènes, les dommages causés par les insectes et la concurrence avec les plantes nuisibles.

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 agricole. Les endophytes pourraient aider à produire avec moins d'engrais, de fongicides, d'insecticides ou d'herbicides.

En complétant la diversité microbienne par des apports d'amendements contenant des endophytes aux sols et aux plantes, on peut réduire la pollution environnementale et adopter des pratiques agricoles plus respectueuses des processus naturels.





Ces apports d'amendements ont pour fonction de fournir des éléments nutritifs aux plantes (par exemple grâce au cycle rhizophage), tout en supprimant simultanément la virulence des pathogènes, en dissuadant les insectes de se nourrir et en réduisant la croissance des adventices (figure 2).

Pour assurer cet avenir, il doit être développé une meilleure compréhension du fonctionnement des microorganismes dans les sols et les plantes.

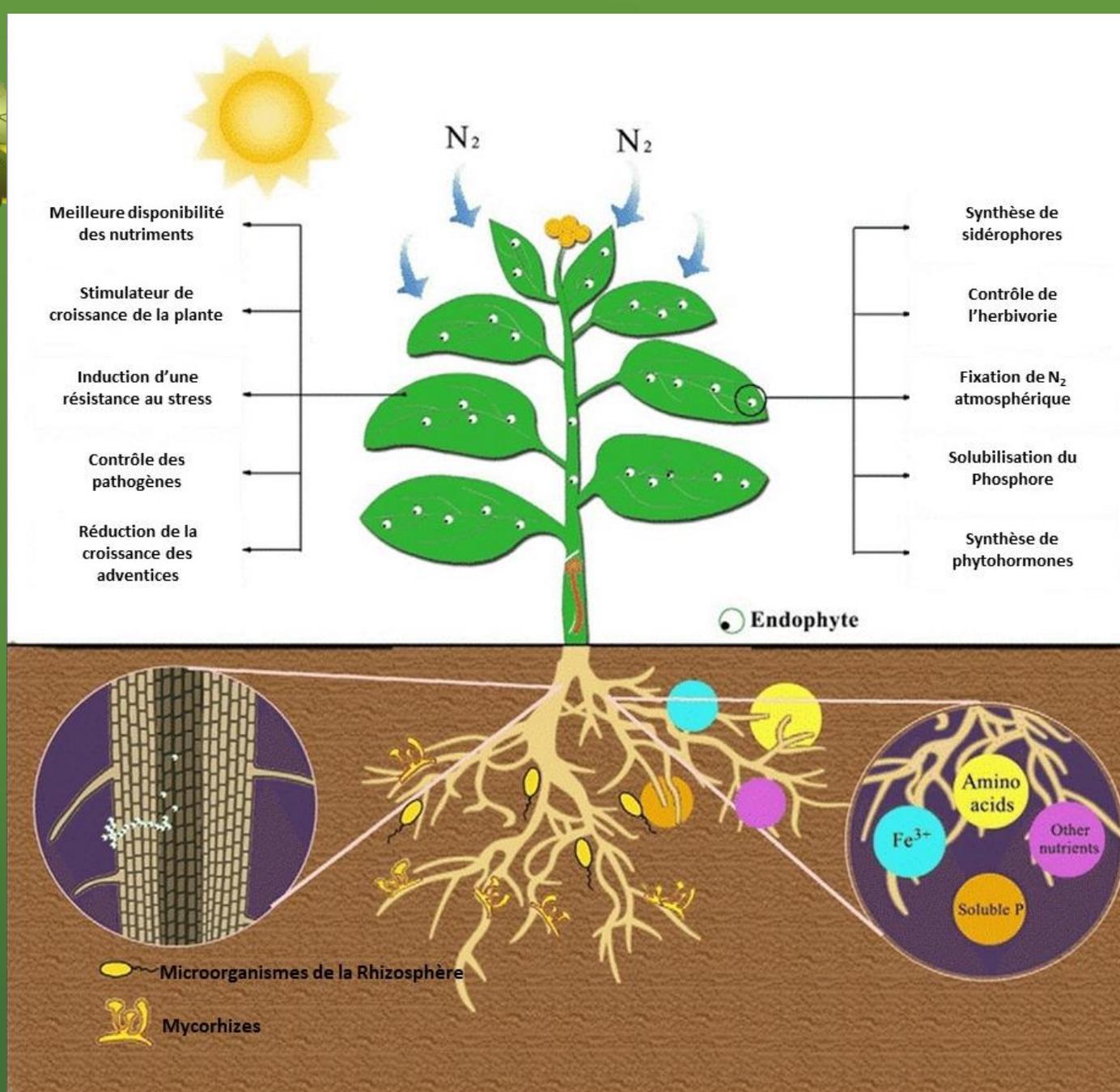


Figure 2 : Mécanismes d'action des endophytes sur la croissance des plantes (Feng et al., 2017)



Références bibliographiques

Bastias DA, Martínez-Ghersa MA, Ballaré CL and Gundel PE. (2017). *Epichloë* fungal endophytes and plant defenses: not just alkaloids. *Trends Plant Sci.* 22:939-948.

Bell T, Hockett KL, Alcala-Briseno RI, Barbercheck M, Beattie GA, Brus MA, et al. (2019). Manipulating wild and tamed phytobiomes: challenges and opportunities. *Phytobiomes J.* 3:3-21.

Beltrán-García MJ, White JF, Prado FM, Prieto KR, Yamaguchi LF, Torres MS et al. (2014). Nitrogen acquisition in *Agave tequilana* from degradation of endophytic bacteria. *Sci Rep.* 4:6938.

Compant S, Clement C and 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.

Domka AM, Rozpadek P and Turnau K. (2019). Are endophytes merely mycorrhizal copycats? The role of fungal endophytes in the adaptation of plants to metal toxicity. *Frontiers Microbiol.* 10:371.





Feng NX, Yu J, Zhao HM, Cheng YT, Mo CH, Cai QY, et al. (2017). Efficient phytoremediation of organic contaminants in soils using plant–endophyte partnerships. *Science of the Total Environment*. 583 : 352-368.

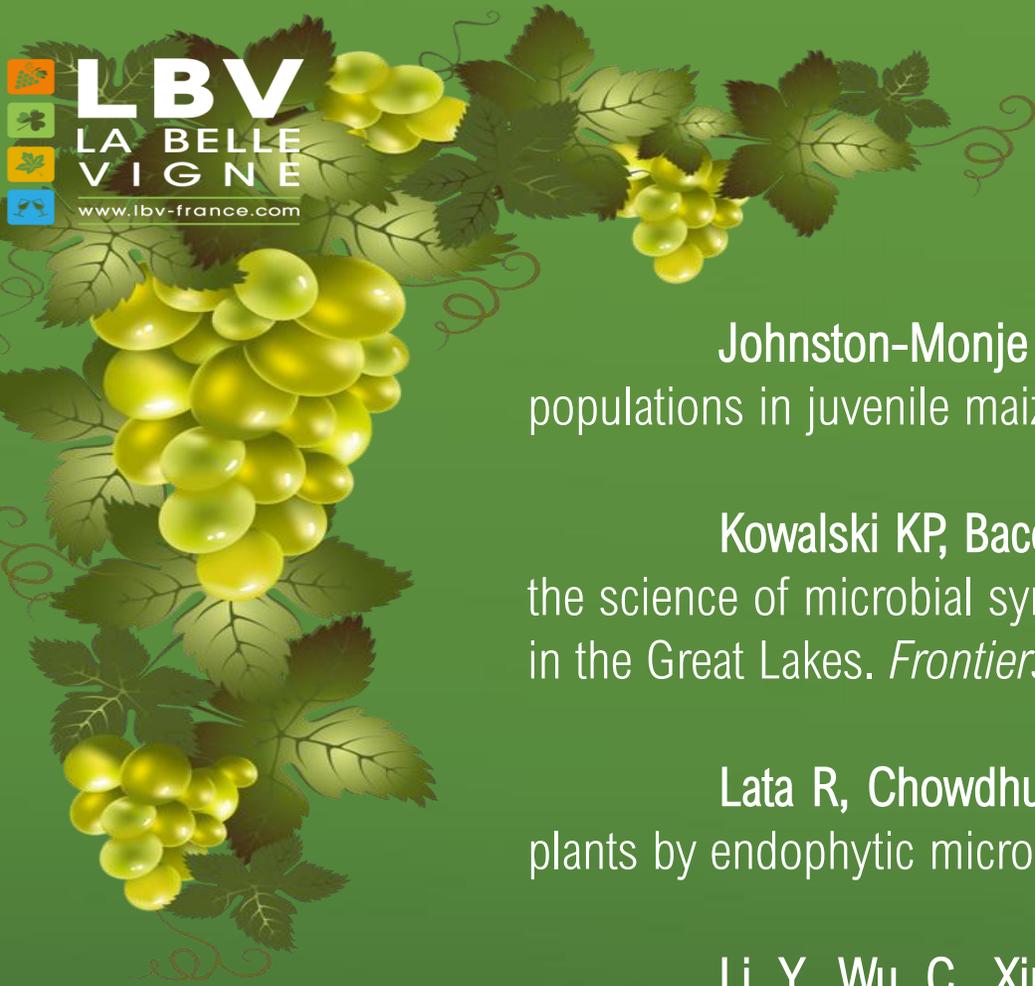
Glandorf DCM, Verheggen P, Jansen T, Jorritsma JW, Smit E, Leeflang P et al. (2001). Effect of genetically modified *Pseudomonas putida* WCS358r on the fungal rhizosphere microflora of field-grown wheat. *Appl Environ Microbiol*. 67:3371-3378.

Gond SK, Bergen MS, Torres MS and White JF. (2015^b). Endophytic *Bacillus* spp. produce antifungal lipopeptides and induce host defence gene expression in maize. *Microbiol Res*. 172:79-87.

Hardoim PR, van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A et al. (2015). The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiol Mol Biol Rev*. 79:293-320.

Irizarry I and White JF. (2017). Application of bacteria from non-cultivated plants to promote growth, alter root architecture and alleviate salt stress of cotton. *J Appl Microbiol*. 122:1110-1120.





Johnston-Monje D, Lundberg DS, Lazarovits G, Reis VM and Raizada MN. (2016). Bacterial populations in juvenile maize rhizospheres originate from both seed and soil. *Plant Soil*. 405:337-355.

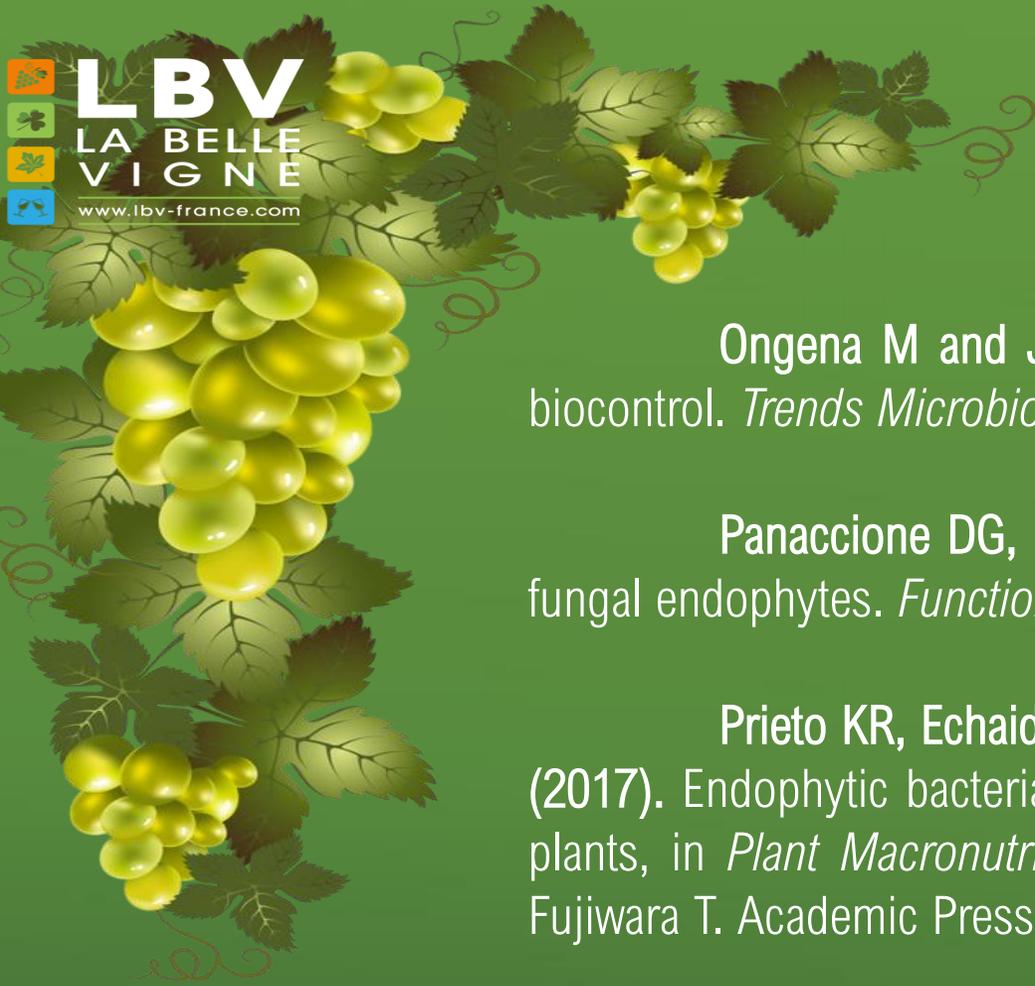
Kowalski KP, Bacon C, Bickford W, Braun H, Clay K, Leduc-Lapierre M et al. (2015). Advancing the science of microbial symbiosis to support invasive species management: a case study on *Phragmites* in the Great Lakes. *Frontiers Microbiol*. 6:1-14.

Lata R, Chowdhury S, Gond SK and White JF. (2018). Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Let Appl Microbiol*. 66:268-276.

Li Y, Wu C, Xing Z, Gao B and Zhang L. (2017). Engineering the bacterial endophyte *Burkholderia pyrrocinia* JK-SH007 for the control of Lepidoptera larvae by introducing the cry218 genes of *Bacillus thuringiensis*. *Biotech Equipment*. 31:1167-1172.

Mousa WK, Shearer CR, Limay-Rios V, Ettinger CL, Eisen JA and Raizada MN. (2016). Root-hair endophyte stacking in finger millet creates a physicochemical barrier to trap the fungal pathogen *Fusarium graminearum*. *Nature Microbiol*. 1:16167.





Ongena M and Jacques P. (2008). *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends Microbiol.* 16:115-125.

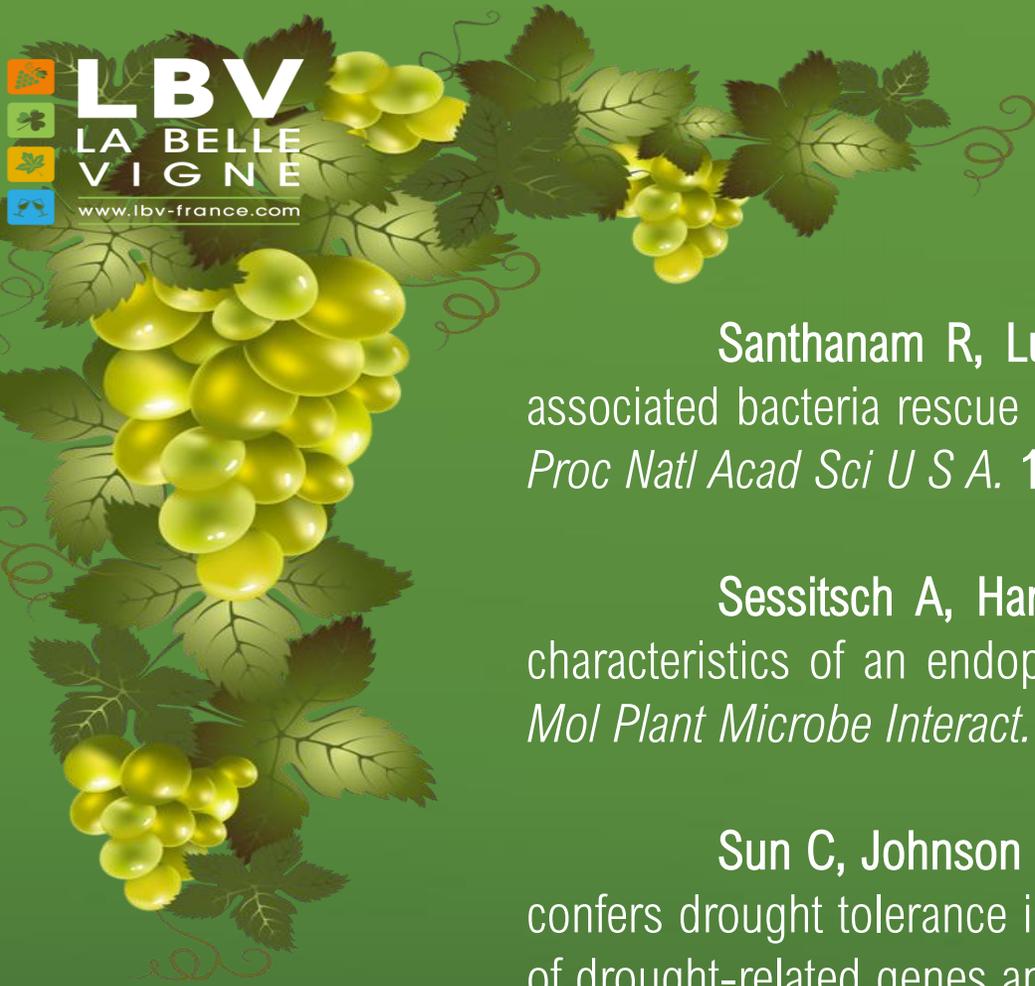
Panaccione DG, Beaulieu WT and Cook D. (2014). Bioactive alkaloids in vertically transmitted fungal endophytes. *Functional Ecol.* 28:299-314.

Prieto KR, Echaide-Aquino F, Huerta-Robles A, Valerio HP, Macedo-Raygoza G, Prado FM et al. (2017). Endophytic bacteria and rare earth elements; promising candidates for nutrient use efficiency in plants, in *Plant Macronutrient Use Efficiency*, ed. by Hossain M, Kamiya T, Burritt D, Tram L-SP and Fujiwara T. Academic Press, Cambridge, MA, pp. 285-302.

Ricci M, Tilbury L, Daridon B and Sukalac K. (2019). General principles to justify plant biostimulant claims. *Front Plant Sci.* 10:494.

Rodriguez RJ, Woodward C, Kim YO and Redman RS. (2009). Habitat-adapted symbiosis as a defense against abiotic and biotic stresses, in *Defensive Mutualism in Microbial Symbiosis*, ed. by White JF Jr and Torres MS. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 335-346.





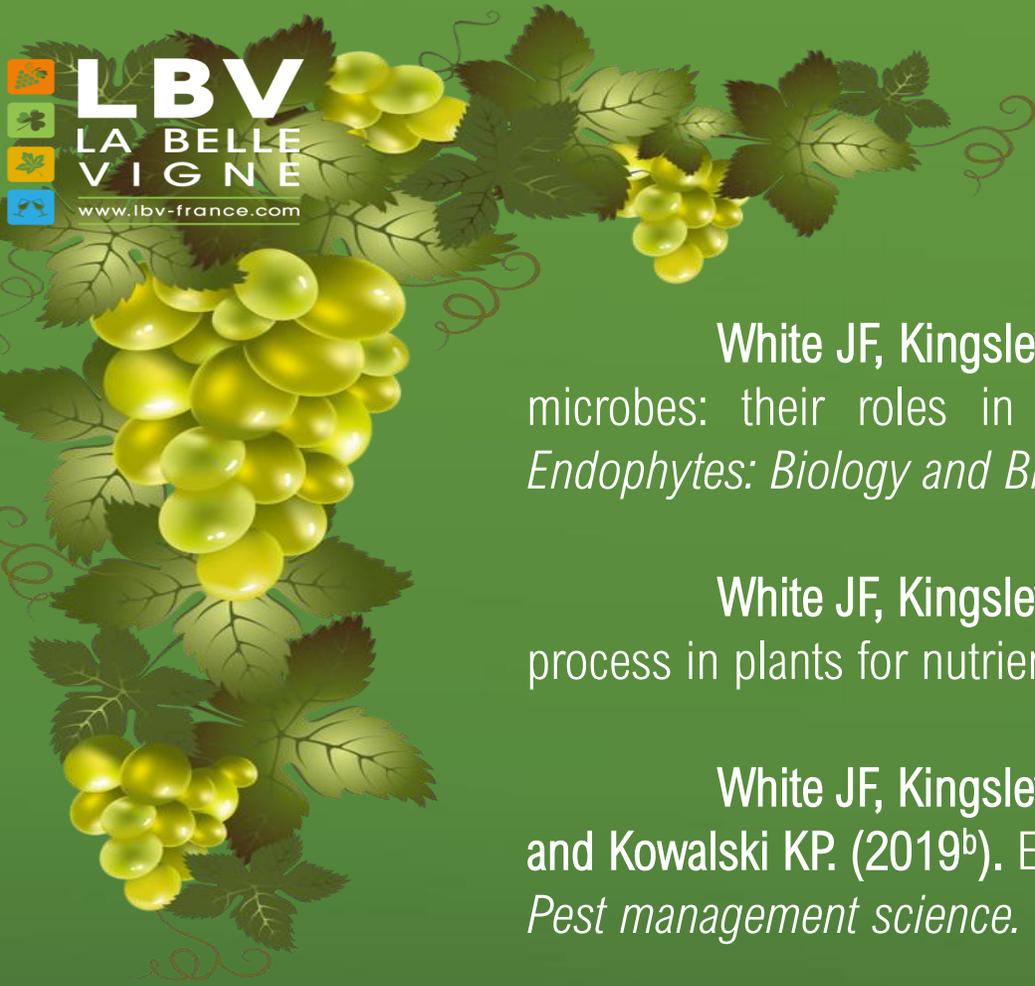
Santhanam R, Luu VT, Weinhold A, Goldberg J, Oh Y and Baldwin IT. (2015). Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 112:E5013-E5020.

Sessitsch A, Hardoim P, Döring J, Weilharter A, Krause A, Woyke T et al. (2012). Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis. *Mol Plant Microbe Interact*. 25:28-36.

Sun C, Johnson JM, Cai D, Sherameti I, Oelmüller R and Lou B. (2010). *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. *J Plant Physiol*. 167:1009-1017.

Waller F, Achatz B, Baltruschat H, Fodor J, Becker K, Fisher M et al. (2005). The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *PNAS*. 102:13386-13391.





White JF, Kingsley K, Butterworth S, Brindisi L, Gatei J, Elmore M et *al.* (2019^a). Seed-vectored microbes: their roles in improving seedling fitness and competitor plant suppression, in *Seed Endophytes: Biology and Biotechnology*, ed. by Verma SK and White JF. Springer, New York, New York.

White JF, Kingsley KL, Verma SK and Kowalski K. (2018^b). Rhizophagy cycle: an oxidative process in plants for nutrient extraction from symbiotic microbes. *Microorganisms*, 6:95.

White JF, Kingsley KL, Zhang Q, Verma R, Obi N, Dvinskikh S, Elmore MT, Verma SK, Gond SK and Kowalski KP. (2019^b). Endophytic Microbes and Their Potential Applications in Crop Management. *Pest management science*. 75(10): 2558-2565.

