



HAL
open science

Compréhension et valorisation des interactions entre plantes et microorganismes telluriques : un enjeu majeur en agroécologie

Philippe Lemanceau, Laure Avoscan, Jean-Paul J.-P. Lemaître, Tristan Lurthy, Sylvie Mazurier, Barbara Pivato

► To cite this version:

Philippe Lemanceau, Laure Avoscan, Jean-Paul J.-P. Lemaître, Tristan Lurthy, Sylvie Mazurier, et al.. Compréhension et valorisation des interactions entre plantes et microorganismes telluriques : un enjeu majeur en agroécologie. *Sélectionneur Français*, 2019, 70, pp.53-64. hal-02622920

HAL Id: hal-02622920

<https://hal.inrae.fr/hal-02622920>

Submitted on 4 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**COMPREHENSION ET VALORISATION DES INTERACTIONS
ENTRE PLANTES ET MICROORGANISMES TELLURIQUES :
UN ENJEU MAJEUR EN AGROÉCOLOGIE**

**Philippe LEMANCEAU, Laure AVOSCAN, Jean-Paul LEMAITRE,
Tristan LURTHY, Sylvie MAZURIER, Barbara PIVATO**

Agroécologie

AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté
21000 Dijon

philippe.lemanceau@inra.fr

RÉSUMÉ

Les plantes sont associées à une myriade de microorganismes regroupés sous le terme de microbiote. L'association d'une plante et de son microbiote représente un holobionte dont la performance est influencée par la nature des interactions entre ses composantes végétale et microbienne. Ainsi, les plantes favorisent le développement et les activités de populations microbiennes particulières dans leur rhizosphère via la libération d'une part importante de leurs photosynthétats sous forme de composés organiques (rhizodépôts) ; réciproquement certaines de ces populations promeuvent la nutrition, la croissance et la santé de la plante-hôte. Ainsi, le coût représenté par la libération des rhizodépôts est balancé par les effets bénéfiques des populations entretenues par ces rhizodépôts. En termes d'écologie et d'évolution, les holobiontes comportant une proportion élevée de populations/gènes microbiens bénéfiques au sein de leur microbiote sont plus performants et donc mieux disséminés. Cependant, la domestication des espèces végétales et d'une façon plus générale l'intensification de l'agriculture a pu minimiser ces interactions bénéfiques. Un enjeu majeur de l'agroécologie est de préserver et valoriser ces interactions plantes-microorganismes afin de limiter l'usage d'intrants de synthèse (engrais, pesticides). Cela nécessite de connaître et comprendre ces interactions et en particulier d'identifier *i*) les traits végétaux contribuant au recrutement de populations microbiennes favorables ainsi que *ii*) les traits microbiens responsables des effets bénéfiques sur la plante-hôte. Des illustrations dans ces domaines sont présentées ainsi que des perspectives d'application.

Mots-clés : agroécologie, holobionte, interactions plantes-microorganismes, microbiote, rhizosphère

1 – INTRODUCTION

Contrairement aux animaux, les plantes ne peuvent pas se déplacer pendant leurs cycles de développement et ont développé des stratégies pour s'adapter à leur environnement. Les plantes sont colonisées par un microbiote abondant et diversifié (Lemanceau *et al.*, 2016) qui contribue à l'adaptation des plantes aux stress abiotiques (déficit en eau et nutriments) et biotiques (pathogènes). Les associations entre plantes et microorganismes sont très anciennes comme en atteste la découverte de fossiles de champignons en association avec des plantes datant de 400 millions d'années (Redecker *et al.*, 2000), et auraient participé au passage des plantes de la vie aquatique à la vie terrestre.

La colonisation des plantes par les microorganismes est particulièrement importante dans la zone de sol entourant, attachée et influencée par les racines ; cette zone de sol plus les racines est appelée rhizosphère (Hartmann *et al.*, 2008). Les plantes libèrent une partie significative de leurs photosynthétats (5-21% du carbone fixé lors de la photosynthèse, Bais *et al.*, 2006) au niveau de leurs racines sous forme de cellules et tissus racinaires desquamés, de mucilages, de composés volatils, de lysats solubles et d'exsudats racinaires (Curl et Truelove, 1986). La libération massive de ces rhizodépôts s'accompagne du développement d'un abondant microbiote associé aux racines. L'investissement majeur de la plante-hôte dans la libération des rhizodépôts est balancé par les effets bénéfiques de ce microbiote rhizosphérique sur la nutrition, la croissance et la santé de la plante-hôte. Les bénéfices réciproques des interactions plantes-microorganismes sont le résultat de leur longue histoire commune qui aurait donc conduit à l'évolution de traits végétaux assurant le recrutement de populations microbiennes présentant des traits favorables à la plante-hôte. Des approches d'écologie et d'évolution lors de l'analyse des associations plantes-microorganismes révèlent effectivement les bénéfices réciproques tirés par les deux types partenaires.

Cependant, dans les agroécosystèmes, l'importance de la biodiversité et des interactions biotiques dans les processus de production primaire tend à être minimisée comparée aux systèmes peu anthropisés (Philippot *et al.*, 2013) ; le changement de paradigme représenté par l'agroécologie vise au contraire à valoriser cette biodiversité et ces interactions bénéfiques afin de promouvoir la nutrition et la santé des plantes et ainsi réduire l'utilisation d'intrants de synthèse (Lemanceau *et al.*, 2015). La sélection de génotypes végétaux et plus généralement le développement de systèmes de cultures qui valorisent ces interactions nécessitent l'identification : *i*) des traits végétaux impliqués dans le recrutement de populations/gènes microbiens bénéfiques ainsi que *ii*) des traits microbiens impliqués dans les effets bénéfiques des populations microbiennes.

2 – LA RHIZOSPHERE, UNE VIE INTENSE

Les caractéristiques physico-chimiques du sol rhizosphérique diffèrent significativement de celles du sol non rhizosphérique (Hinsinger *et al.*, 2009). La rhizosphère représente une interface entre le sol, la racine et le microbiote où s'établissent des échanges multiples : *i*) libération de composés organiques et d'ions, ainsi qu'absorption d'eau et d'ions par la racine, *ii*) respiration de la racine et du microbiote, *iii*) synthèse de nombreux métabolites microbiens. Ces échanges conduisent à une augmentation de la teneur en matière organique et à un déplacement des équilibres ioniques et gazeux dans la rhizosphère. L'ensemble de ces modifications détermine 'l'effet rhizosphère' (Lemanceau et Heulin, 1998). En particulier, la libération des rhizodépôts détermine une augmentation significative de la capacité d'accueil du sol rhizosphérique comparé au sol non rhizosphérique. Cependant, toutes les populations de la communauté tellurique ne sont pas promues de façon équivalente comme en atteste la diversité microbienne plus faible dans la rhizosphère que dans le sol nu (Garcia-Salamanca *et al.*, 2012). La plante recrute donc des populations particulières via les composés contenus dans les rhizodépôts déterminant des relations trophiques et une signalisation moléculaire (Lareen *et al.*, 2016 ; Lemanceau *et al.*, 2016).

Ces composés sont variés et comprennent en particulier des sucres, acides aminés et acides organiques. Les populations microbiennes, qui présentent les activités enzymatiques leur permettant de tirer au mieux profit de ces composés pour leur métabolisme, sont avantagées et présentent une meilleure compétitivité dans la rhizosphère (Pérez-Jaramillo *et al.*, 2016). La composition des rhizodépôts (Nguyen, 2003) et donc celle du microbiote associé varie selon les plantes. Ainsi, le recrutement microbien par la plante varie selon l'espèce (Latour *et al.*, 1996 ; Pivato *et al.*, 2007) et même le génotype végétal (Inceoglu *et al.*, 2010 ; Zancarini *et al.*, 2013). A titre d'exemple, les profils trophiques des populations d'un groupe bactérien particulier, les *Pseudomonas* spp. fluorescents, diffèrent dans les rhizosphères de tomate et de lin. La majorité des populations de la tomate est

capable d'utiliser le tréhalose (tréhalose +), alors qu'aucune du lin ne l'est (Latour *et al.*, 1996), et les populations de *Pseudomonas* tréhalose + sont plus compétitives dans la rhizosphère de tomate que celles tréhalose - (Ghirardi *et al.*, 2012). Le recrutement de populations microbiennes par la plante varie non seulement avec le génotype végétal mais également dans le temps selon ses stades phénologiques (Mougel *et al.*, 2006), correspondant à des rhizodépôts de composition différente (Chaparro *et al.*, 2013).

Outre les relations trophiques, la signalisation moléculaire joue un rôle déterminant dans les interactions plante-microbiote. Parmi les exemples les mieux documentés de cette signalisation, on peut citer le rôle de flavonoïdes dans *i)* l'établissement de la symbiose bactérienne fixatrice d'azote entre légumineuses et rhizobia (facteurs Nod) et *ii)* celui de la symbiose mycorhizienne à arbuscules (facteurs Myc-LOCs et strigolactones) (Limpens *et al.*, 2015). Un autre exemple concerne une hormone clé des réactions de défense de la plante, l'acide salicylique (AS), qui affecte le microbiote racinaire d'*A. thaliana* avec un enrichissement des taxa aptes à utiliser l'AS (Lebeis *et al.*, 2015). Ces catégories de mécanismes, signalisation et relation trophique, peuvent interagir comme illustré dans le cas d'*Agrobacterium tumefaciens*. Des gènes (ADN-T) de cette espèce bactérienne sont intégrés dans le génome de la plante et induisent la formation de tumeurs (galle du collet). Celles-ci produisent des composés xénotopiques (opines) spécifiquement utilisés par *Agrobacterium* qui lui confèrent un avantage compétitif et conduisent à son enrichissement dans la rhizosphère correspondante (Platt *et al.* 2014).

3 - INTERACTIONS PLANTES-MICROORGANISMES, DES ECHANGES A BENEFICES RECIPROQUES

De façon remarquable, la libération d'une part majeure de photosynthétats sous forme de rhizodépôts est partagée par l'ensemble des espèces végétales. Ce constat indique que l'investissement consenti par la plante dans son interaction avec le microbiote a été maintenu au cours de la longue évolution commune plantes-microorganismes. En terme évolutif, ce maintien suggère que le coût représenté par la libération de rhizodépôts est compensé par un bénéfice en retour pour la plante. Ce 'retour sur investissement' est bien connu dans le cas : *i)* des symbioses bactériennes fixatrices d'azote (Suliman et Tran, 2014) contribuant à la nutrition azotée des légumineuses, même si peut apparaître un comportement de type « tricheurs » de certaines populations de rhizobia (Schumpp et Deakin, 2010) et *ii)* des symbioses mycorhiziennes contribuant à la nutrition en phosphore et en eau de la plante-hôte (Gianinazzi *et al.*, 2010).

De façon générale, la stabilité de l'association plante-microorganismes repose sur les bénéfices réciproques qu'en tirent les partenaires impliqués, où les bénéfices pour chaque partenaire excèdent les coûts induits. Ceci peut être représenté par une boucle de rétroaction où la plante investit une part significative de ses photosynthétats sous forme de rhizodépôts (coût pour la plante) soutenant ainsi la multiplication et l'activité de microorganismes (bénéfice pour les microorganismes) qui, en retour, favorisent la croissance et la santé des plantes (bénéfice pour les plantes) au travers d'activités particulières (coût pour les microorganismes).

Les interactions plante-microorganismes dans la rhizosphère en relation avec le fer constitue une illustration de cette boucle de rétroaction (Figure 1, Lemanceau *et al.*, 2009a).

En dépit de son abondance (4^{ème} élément de l'écorce terrestre), le fer est peu disponible pour les organismes aérobies dans la plupart des sols cultivés, en particulier ceux dont le pH est supérieur à 7 (Robin *et al.*, 2008). Cet élément est encore moins disponible dans la rhizosphère du fait des besoins de la plante et des microorganismes dont l'abondance et les activités sont promues dans la rhizosphère (bénéfice pour les microorganismes) à la faveur des rhizodépôts (coût pour la plante). La faible biodisponibilité du fer dans la rhizosphère s'accompagne de la sélection de bactéries, *Pseudomonas*,

disposant de systèmes d'acquisition du fer performants, basés sur la synthèse de sidérophores présentant une forte affinité pour le fer (FeIII) (coût pour les bactéries). Leur affinité est en particulier supérieure à celle des champignons et oomycètes dont la nutrition en fer et donc la croissance saprophyte, puis finalement la fréquence des infections racinaires, sont réduites (antagonisme microbien ; bénéfique pour la plante). Ces sidérophores bactériens non seulement ne rentrent pas en compétition pour le fer (FeIII) avec la plante-hôte mais au contraire améliorent sa nutrition en cet élément (bénéfice pour la plante). Ainsi, le coût représenté pour la plante par la libération de rhizodépôts est compensé par une amélioration de sa nutrition et de sa santé ; de même le coût représenté pour les *Pseudomonas* par la synthèse de sidérophores est compensé par l'accès aux ressources trophiques des rhizodépôts (Lemanceau *et al.*, 2009b).

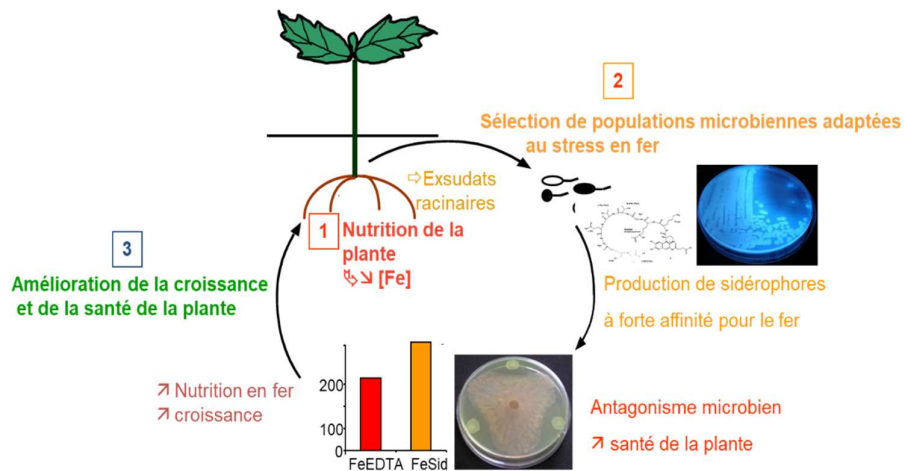


Figure 1. Représentation schématique de la boucle de rétroaction des interactions plante-microorganismes en relation avec le fer.

4 – L'ASSOCIATION PLANTE-MICROBIOTE REPRESENTE UN HOLOBIONTE

Les progrès dans la caractérisation du microbiote tellurique et rhizosphérique ont récemment permis de proposer également la présence d'un corpus de phylotypes microbiens ('core' microbiote) qui seraient universellement associés à un génotype ou une espèce végétale (Lundberg *et al.*, 2012). Au vu de cette spécificité et de la plus grande performance de la plante-hôte lorsqu'elle est associée à son microbiote, il a été proposé de considérer la plante et son microbiote comme un supra-organisme (Wilson *et al.*, 1989) appelé holobionte (Vandenkoornhuyse *et al.*, 2015). La plante et le microbiote rhizosphérique assurent des fonctions essentielles pour la performance de l'holobionte, telles que la nutrition des composantes de l'holobionte (nutriments pour la plante et rhizodépôts pour les microorganismes). Ces fonctions résultent d'activités codées par des gènes (réplicateurs) portés par des microorganismes considérés comme des 'véhicules', selon la célèbre proposition de Dawkins (1976). Bien évidemment, les processus évolutifs ne sont pas nécessairement favorables à la plante et certains peuvent déboucher sur des interactions délétères pour la plante-hôte (Figure 2). Toutefois, nous formulons l'hypothèse selon laquelle, au cours de l'évolution, les boucles de rétroactions positives ont permis d'accroître la survie et donc la reproduction de la plante et du microbiote associé sous l'effet de la sélection naturelle (Lemanceau *et al.*, 2017). Cette sélection naturelle aurait conduit à la dissémination des holobiontes bénéficiant des boucles positives et, *a contrario*, à la régression des holobiontes sujets à des boucles négatives. Sur la base de ces processus évolutifs, le microbiote fonctionnel rhizosphérique serait donc globalement bénéfique pour la plante-hôte.

Le principe de 'core' microbiote fonctionnel est soutenu par le phénomène de déclin naturel du piétin, maladie grave affectant le blé, provoquée par l'espèce fongique *Gaeumannomyces graminis tritici* (Ggt). Ce phénomène représente un bel exemple de sélection naturelle d'une communauté fonctionnelle favorable à la plante-hôte par enrichissement de populations porteuses de réplicateurs bénéfiques (Kwak et Weller, 2013). Le déclin se manifeste après des cultures répétées de la plante-hôte en présence de Ggt au cours desquelles est enrichie une communauté fonctionnelle constituée de populations de *Pseudomonas* (véhicules) appartenant à différentes espèces mais portant en commun des gènes (réplicateurs) codant une classe d'antibiotiques (2,4-diacétylphloroglucinol) réduisant la croissance saprophyte de Ggt et donc la gravité de la maladie (Raaijmakers et Weller, 1998). La généralité de ce phénomène observé dans des sols très différents pourrait être associée à la distribution de ces gènes bénéfiques dans des véhicules différents selon les sols en fonction de la diversité taxonomique des *Pseudomonas* résidents (De La Fuente *et al.*, 2006).

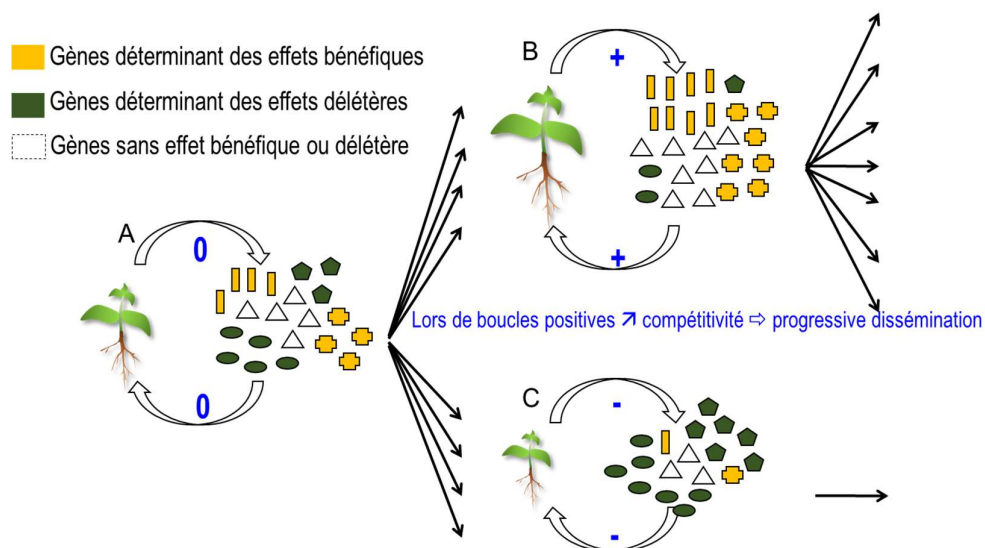


Figure 2. Représentation schématique de la sélection de boucles de rétroaction positives entre la plante et le 'core' microbiote fonctionnel.

- (A) Lorsque les gènes à effets bénéfiques et à effets délétères sont présents en proportion équivalente, le bilan de ces effets sur la plante est nul. A l'occasion de changements au sein du microbiote, de nouvelles boucles de rétroaction peuvent apparaître.
- (B) Lorsque des boucles de rétroactions positives se développent, la croissance et la santé de la plante-hôte sont promues de telle sorte que la performance des holobiontes est augmentée, conduisant à la dissémination des holobiontes correspondants.
- (C) Lorsque des boucles de rétroactions négatives se développent, la croissance et la santé de la plante sont déprimées, de telle sorte que la performance des holobiontes est diminuée, conduisant à la régression des holobiontes correspondants.

Le microbiote est représenté par des formes différentes selon les populations et des couleurs différentes selon le type de gènes, les formes colorées correspondent donc à des véhicules comportant différents types de gènes. Adapté de Lemanceau *et al.* (2017).

5 - LES SYSTEMES AGRICOLES CONVENTIONNELS MINIMISENT LES INTERACTIONS BIOTIQUES

Le développement de l'agriculture s'est accompagné d'une domestication des plantes (Perez-Jaramillo *et al.*, 2016), puis avec son intensification, de l'utilisation d'intrants de synthèse (fertilisants et pesticides), de la simplification des rotations et des assolements qui collectivement minimisent le rôle de la biodiversité et des interactions biotiques dans la nutrition, la croissance et la santé des plantes (Philippot *et al.*, 2015).

La domestication des plantes se serait traduite par des modifications du développement racinaire, de la composition des rhizodépôts et donc de la composition du microbiote rhizosphérique (Perez-Jaramillo *et al.*, 2018). Les génotypes végétaux actuels ont pour l'essentiel été sélectionnés en situations fertiles sur des critères (e.g. productivité, résistance aux maladies, qualité technologique...) n'incluant pas les interactions plantes-microorganismes dans la rhizosphère, de telle sorte que la domestication des plantes a pu s'accompagner de la contre-sélection de traits liés au développement racinaire et aux interactions bénéfiques plante-microbiote dans la rhizosphère (Perez-Jaramillo *et al.*, 2016). Les variétés récentes de blé semblent moins bien mycorhizées que celles plus anciennes (Hetrick *et al.*, 1996), même si ces conclusions sont maintenant remises en cause (Lehman *et al.*, 2012). De même, les microbiotes de l'orge domestiquée et de ses ancêtres présentent des différences faibles mais significatives (Bulgarelli *et al.*, 2015). Le microbiote de lignées recombinantes de maïs cultivées au champ présente des variations héréditaires de la diversité microbienne de leurs rhizosphère (Peiffer *et al.*, 2013). Les cultivars de soja anciens apparaissent présenter une meilleure aptitude à optimiser le potentiel symbiotique que les cultivars plus récents (Kiers *et al.*, 2007).

Les intrants de synthèse affectent également la biodiversité et les interactions biotiques. C'est le cas des pesticides (Hussain *et al.*, 2009) mais également des engrais. A titre d'exemple, la symbiose fixatrice d'azote est affectée négativement par la fertilisation azotée qui atténue le contrôle par la plante-hôte de la nodulation par des souches de Rhizobia non efficaces, favorisant ainsi leur prévalence et réduisant donc l'aptitude de la plante à valoriser la symbiose (Wendlant *et al.*, 2018). De même, la fertilisation phosphatée affecte négativement la mycorhization à arbuscules et donc ses effets bénéfiques sur les plantes, en particulier sa contribution à la nutrition en phosphore (Abbott *et al.*, 1984).

Finalement, la simplification des rotations et des assolements affecte le microbiote tellurique comme indiqué par les études de biogéographie montrant qu'il est d'autant plus abondant que la diversité végétale est grande (Dequiedt *et al.*, 2011).

6 – AGROECOLOGIE, UN CHANGEMENT MAJEUR DE PARADIGME

Le changement de paradigme représenté par l'agroécologie est de mettre la biodiversité et les interactions biotiques au cœur même de la conception des systèmes agricoles. Les recherches sur les interactions plantes-microorganismes dans la rhizosphère suscitent en particulier de fortes attentes afin de mieux tirer parti des relations biotiques pour réduire l'usage des intrants de synthèse (Lemanceau *et al.*, 2015). Il s'agit de valoriser les rhizodépôts pour orienter les populations et activités microbiennes de la rhizosphère afin de promouvoir la nutrition et la santé de la plante hôte. Cette ambition représente une formidable marge de progrès au vu de la proportion majeure de photosynthétats dédiés aux rhizodépôts jusqu'alors peu ou pas exploités en agriculture.

Bien sûr, le principe de l'inoculation est déjà ancien et appliqué depuis le début du XX^{ème} siècle pour ce qui concerne les Rhizobia sur différentes légumineuses à valeur fourragère (ex. luzerne, trèfle) ou productrices de graines (ex. pois, haricot, soja) et concerne chaque année plusieurs millions d'hectares à travers le monde (Catroux *et al.*, 2001). On peut citer en particulier l'inoculation du soja

avec *Bradyrhizobium japonicum*, absent des sols français compte-tenu de l'introduction relativement récente de cette espèce végétale. Les recherches actuelles visent à la recherche de combinaisons optimales entre génotype de plante et génotype microbien inoculé (cf. publication de Virginie Bourion dans ce volume). Les champignons endomycorhiziens à arbuscules font également l'objet d'inoculation. Cependant, la production des inocula correspondant est coûteuse car ces champignons sont des symbiotes obligatoires et leur multiplication nécessite la présence d'une plante-hôte, même si des perspectives de nouveaux systèmes de production semblent s'ouvrir (Drain *et al.*, 2017). De nombreux essais d'inoculation avec d'autres microorganismes mutualistes ont également été conduits afin d'améliorer la nutrition et la santé des plantes. Cependant les résultats obtenus manquent de reproductibilité du fait de la persistance insuffisante des inocula dans le sol. Ce défaut est associé à la plus grande adaptation du microbiote résident à l'environnement du sol considéré.

Ce constat conduit à privilégier le recrutement par la plante de communautés bénéfiques au sein du microbiote tellurique. Cette stratégie est partie prenante du changement de paradigme de l'agroécologie visant à valoriser les interactions entre organismes dans l'agroécosystème. Il requiert de progresser dans notre connaissance des traits végétaux et microbiens impliqués dans les interactions bénéfiques entre ces organismes.

6.1 - Stratégie pour identifier des traits végétaux favorisant des populations ou des activités bénéfiques

La connaissance des traits génétiques végétaux et microbiens impliqués dans les bénéfices réciproques pour la plante et le microbiote associé représente donc un enjeu majeur. L'ambition est, à terme, d'introduire ces traits dans les génotypes de plantes lors de programmes d'amélioration.

Cette piste de recherche a été ouverte par les travaux précurseurs de Smith *et al.* (1999) qui montraient la variabilité de lignées recombinantes de tomate pour : *i*) leur tolérance à un agent phytopathogène (*Pythium torulosum*), *ii*), l'efficacité de la protection biologique par une souche *Bacillus cereus* et sa survie sur les graines ; ouvrant ainsi la perspective d'identifier des QTLs impliqués dans des interactions plantes-microorganismes. Sur ce principe, une analyse d'association pangénomique (GWA, Genomic Wide Association) portant sur 302 accessions d'*Arabidopsis* a permis d'identifier 10 loci significativement associés à l'aptitude des plantes à réagir aux effets bénéfiques (architecture racinaire et biomasse) d'une souche de *Pseudomonas* (Wintermans *et al.*, 2016). La génomique d'association a été également appliquée à la recherche de gènes bactériens impliqués dans les activités bénéfiques (promotion de croissance et induction de résistance) d'une souche de *Pseudomonas* en analysant une large collection de mutants (Cheng *et al.*, 2017). Une autre stratégie basée sur l'analyse transcriptomique du pois en réponse à la présence de métabolite bactérien (siderophore) a permis d'identifier des gènes candidats impliqués dans l'amélioration de la nutrition en fer induite par la présence de complexe ferri-siderophore (projet POSiTIF, Institut Carnot Plant2Pro).

Sur la base de l'hypothèse de la possible perte, lors du processus de sélection, de traits végétaux impliqués dans les interactions plantes-microorganismes, il a également été proposé de comparer les cultivars modernes aux génotypes ancestraux récoltés dans les zones d'origine de l'espèce considérée (Perez-Jaramillo *et al.*, 2016). La première étape consiste à comparer le microbiote rhizosphérique de ces génotypes cultivés dans des sols de la zone d'origine et des sols agricoles, puis à tenter d'identifier les traits génétiques expliquant ces différences avec les approches décrites ci-dessus (cartographie QTL et génétique d'association).

6.2 - Valoriser les associations végétales et les processus de facilitation

Des associations végétales bien choisies s'accompagnent de processus de complémentarité de niches et de facilitation conduisant à des bénéfices réciproques pour les espèces végétales, notamment pour leur nutrition. La complémentarité de niche a lieu quand une espèce a accès à une ressource qui n'est pas utilisée par l'autre ; la facilitation traduit l'expression d'effets bénéfiques (ex. nutrition, santé) d'une espèce sur l'autre. A titre d'exemple, la complémentarité de niche s'applique aux associations entre légumineuses et graminées (Hinsinger *et al.*, 2011 ; Lesuffleur *et al.*, 2013). Elle résulte de la capacité de la légumineuse à fixer l'azote atmosphérique laissant ainsi disponible l'azote minéral du sol à la graminée. Nous formulons l'hypothèse selon laquelle réciproquement la graminée et son microbiote favoriseraient la nutrition en fer de la légumineuse, qui est d'ailleurs essentiel pour la fixation de l'azote atmosphérique (projet POSiTIF, Institut Carnot Plant2Pro). Un exemple bien documenté de l'effet du microbiote d'une culture sur l'autre concerne l'association pommier-graminées cultivées dans l'entre-rang. A l'instar du phénomène de déclin du piétin (cf. section 4), la culture de cultivars de graminée bien choisis s'accompagne d'un enrichissement de populations de *Pseudomonas* productrices de 2,4-diacétylphloroglucinol (Mazzola *et al.*, 2004) et de la protection des arbres fruitiers contre l'agent phytopathogène *Rhizoctonia solani*. Des recherches plus récentes indiquent que le microbiote des associations végétales diffère de celui de chaque espèce cultivée séparément, en particulier pour ce qui concerne les communautés fonctionnelles du cycle de l'azote (Pivato *et al.*, 2017).

A l'inverse, les plantes en association peuvent avoir un effet délétère pour la culture ; c'est bien sûr le cas des adventices qui entrent en compétition avec les plantes de rente, même si elles fournissent d'autres services écosystémiques, en particulier ceux liés à la pollinisation. Des recherches sont en cours pour explorer la possibilité de réduire la croissance des adventices via le microbiote rhizosphérique afin de donner un avantage compétitif à la culture et ainsi minimiser l'utilisation d'herbicides représentant la plus grande part des pesticides utilisés en agriculture.

7 – CONCLUSIONS

Les recherches sur la rhizosphère représentent un front de sciences très actif comme en attestent, à titre d'exemples, la série d'ouvrages (Stengel et Gelin, 1998 ; De Bruijn, 2013 ; Montgomery et Bicklé, 2015 ; Briat et Job, 2017), de numéros spéciaux (Dessaux *et al.*, 2003, 2009 ; Hartmann *et al.*, 2008 ; Brink, 2016) et de colloques (Montpellier, Aix-en-Provence, Dijon, Munich, Montpellier, Perth, Maastricht) qui lui ont été dédiés au cours des dernières années. Les recherches sur le microbiote rhizosphérique bénéficient des avancées conceptuelles et méthodologiques développées lors de l'étude du microbiote digestif compte-tenu de leurs analogies (Hacquard *et al.*, 2015). Elles contribuent à la réflexion des relations entre microbiote et hôte avec la proposition du concept d'holobionte. Outre leur intérêt académique, les recherches sur les interactions plantes-microorganismes dans la rhizosphère suscitent de fortes attentes en agroécologie pour la conception de systèmes agricoles économes en intrants de synthèse (Lemanceau *et al.*, 2015). Il s'agit de valoriser les rhizodépôts pour orienter les populations et activités microbiennes de la rhizosphère afin de promouvoir la nutrition et la santé de la plante hôte. Cette ambition représente une formidable marge de progrès au vu de la proportion majeure de photosynthétats dédiés aux rhizodépôts jusqu'alors peu ou pas exploités en agriculture. Un des enjeux majeurs est de progresser dans la connaissance des traits et des gènes végétaux et microbiens impliqués dans les interactions bénéfiques, avec l'objectif ultime d'introduire ces traits dans les programmes d'amélioration des plantes. De façon plus générale, l'application des recherches en écologie de la rhizosphère pour la conception de systèmes agroécologiques requiert l'intégration d'expertises variées en agronomie, écologie, écophysiologie et génétique végétale, sciences du sol, etc. Ainsi, les interactions plantes-microorganismes dans la rhizosphère doivent être positionnées dans le cadre plus général de l'agroécosystème en intégrant à la fois les associations

végétales dans le temps (rotation) et l'espace (assolement), les pratiques agricoles (fertilisation, travail du sol) et bien-sûr le sol.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Conseil Régional de Bourgogne-Franche-Comté pour le projet PARI 'AGREE' et l'Institut Carnot Plant2Pro® pour le financement du projet POSITIF. Dans le cadre de ce projet, nous adressons nos remerciements à Philippe Declerck (RAGT), Christian Jeudy et Christophe Salon (UMR Agroécologie) pour l'aide au choix des géotypes de pois, ainsi qu'à Angélique Besson-Bard, Grégoire Aubert et Jordan Rossi (UMR Agroécologie) pour leur contribution aux études de transcriptomique.

*Journée Scientifique ASF du 7 février 2019
" Le système racinaire et la rhizosphère en amélioration des plantes "*

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott L.K., Robson A.D., De Boer G. - 1984 - The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*. *New Phytol.* 97, 437-446.
- Bais H., Weir T., Perry L., Gilroy S., Vivanco J. - 2006 - The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 233-266.
- Briat J.-F., Job D. - 2017 - 'Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie', Quae, Versailles, 328 p.
- Brink S.C. - 2016 - Unlocking the secrets of the rhizosphere. *Trends Plant Sci.* 21, 169-170.
- Bulgarelli D., Garrido-Oter R., Münch P.C., Weiman A., Dröge J., Pan Y., McHardy A.C., Schulze-Lefert P. - 2015 - Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. *Cell Host Microbe* 17, 392-403.
- Catroux G., Hartmann A., Revellin C. - 2001 - Trends in rhizobial inoculum production and use. *Plant Soil* 230, 21-30.
- Chaparro J.M., Badri D.V., Bakker M.G., Sugiyama A., Manter D.K., Vivanco J.M. - 2013 - Root exudation of phytochemicals in *Arabidopsis* follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions. *PLoS One* 8(2), doi.org/10.1371/journal.pone.0055731.
- Cheng, X. Etalo Desalegn W., van de Mortel J.E., Dekkers E., Nguyen L., Medema M.H., Raaijmakers J.M. -2017 - Genome-wide analysis of bacterial determinants of plant growth promotion and induced systemic resistance by *Pseudomonas fluorescens*. *Env. Microbiol.* 19, 4638-4656.
- Curl E.A., Truelove B. - 1986 - The rhizosphere. In: Advanced Series in Agricultural Sciences, Vol. 15, SpringerVerlag, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo, 288 p.
- Dawkins R. - 1976 - The selfish gene. Oxford University Press, Oxford, 496 p.
- de Bruijn F.J. - 2013 - Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere. Wiley-Blackwell, 1328 p.
- De La Fuente L., Mavrodi D.V., Landa B.B., Thomashow L.S., Weller D.M. - 2006 - pHID-based genetic diversity and detection of genotypes of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 56, 64-78.
- Dequiedt S., Saby N.P.A., Lelievre M., Jolivet C., Thioulouse J., Toutain B., Arrouays D., Bispo A., Lemanceau P., Ranjard L. - 2011 - Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 641-652.
- Dessaux Y., Hinsinger P., Lemanceau P. - 2003 - Special issue "Third Rhizosphere Conference" Dijon, novembre 2001. *Agronomie* 23, 373.

- Dessaux Y., Hinsinger P., Lemanceau P. – 2009 - Rhizosphere: Achievements and challenges. *Plant Soil* 321, 1-3.
- Drain A., Pfister C., Zerbib J., Leborgne-Castel N., Roy S., Courty P.-E., Wipf D. - 2017 - Mécanismes cellulaires et moléculaires et ingénierie écologique des mycorhizes à arbuscules. In Briat J.-F. et Job D. (eds.) 'Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie', Quae, Versailles.
- García-Salamanca A., Molina-Henares M.A., van Dillewijn P., Solano J., Pizarro-Tobías P., Roca A., Duque E., Ramos J.L. – 2013 - Bacterial diversity in the rhizosphere of maize and the surrounding carbonate-rich bulk soil. *Microb. Biotechnol.* 6, 36-44.
- Ghirardi S., Dessaint F., Mazurier S., Corberand T., Raaijmakers J.M., Meyer J.-M., Dessaux Y., Lemanceau P. - 2012 - Identification of traits shared by rhizosphere-competent strains of fluorescent pseudomonads. *Microb. Ecol.* 64, 725-737.
- Gianinazzi S., Gollotte A., Binet M.A., van Tuinen D., Redecker D., Wipf D. - 2010 - Agroecology: The key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20, 519-530.
- Hacquard S., Garrido-Oter R., González A., Spaepen S., Ackermann G., Lebeis S., McHardy A.C., Dangl J.L., Knight R., Ley R., Schulze-Lefert P. - 2015 - Microbiota and host nutrition across plant and animal kingdoms. *Cell Host Microbe* 17, 603-616.
- Hartmann A., Lemanceau P., Prosser J.I. - 2008 - Multitrophic interactions in the rhizosphere - Rhizosphere microbiology: At the interface of many disciplines and expertises. *FEMS Microbiol. Ecol.* 65, 179.
- Hetrick B.A.D., Kitt D.G., Wilson G.W.T. – 1996 - Mycorrhizal response in wheat cultivars: relationship to phosphorus. *Can J. Bot.* 74, 19–25.
- Hinsinger P., Bengough A.G., Vetterlein D., Young I.M. - 2009 - Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant Soil* 321, 117-152.
- Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F. - 2011 - P for two, sharing a scarce resource: Soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. *Plant Physiol.* 156, 1078-1086.
- Hussain S, Siddique T., Saleem M., Arshad M., Khalid A. - 2009 - Impact of pesticides on soil microbial diversity, enzymes, and biochemical reactions. *Adv. Agron.* 102, 159-200.
- Inceoglu O., Falcao Salles J., van Overbeek L., van Elsas J. D. - 2010 - Effect of plant genotype and growth stage on the Betaproteobacterial communities associated with different potato cultivars in two fields. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 3675–3684.
- Kiers E.T., Hutton M.G., Denison R.F. - 2007 - Human selection and the relaxation of legume defences against ineffective rhizobia. *Proc. Biol. Sci.* 274, 3119-3126.
- Kwak Y.S., Weller D.M. - 2013 - Take-all of wheat and natural disease suppression: A review. *Plant Pathol. J.* 29, 125-135.
- Lareen A., Burton F., Schäfer P. - 2016 - Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes. *Plant Mol. Biol.* 90, 575-587.
- Latour X., Corberand T., Laguerre G., Allard F., Lemanceau P. - 1996 - The composition of fluorescent pseudomonad population associated with roots is influenced by plant and soil type. *Appl. Environ. Microbiol.* 62, 2449-2556.
- Lebeis S.L., Paredes S.H., Lundberg D.S., Breakfield N., Gehring J., McDonald M., Malfatti S., Glavina del Rio T., Jones C.D., Tringe S.G., Dangl J.L. - 2015 - Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. *Science* 349, 860-864.
- Lehmann A., Barto E.K, Powell J.F, Rillig M.C. - 2012 - Mycorrhizal responsiveness trends in annual crop plants and their wild relatives - a meta-analysis on studies from 1981 to 2010. *Plant Soil* 355, 231-250.
- Lemanceau P., Heulin T. - 1998 - La rhizosphère. In: Sol, Interface Fragile (P. Stengel, S. Gelin, eds.), INRA, Collection Mieux Comprendre, 93-106.
- Lemanceau P., Bauer P., Kraemer S., Briat J.-F. - 2009a - Iron dynamics in the rhizosphere as a case study for analyzing interactions between soils, plants and microbes. *Plant Soil* 321, 513-535.

- Lemanceau P., Expert D., Gaymard F., Bakker P.A.H.M., Briat J.-F. - 2009b - Role of iron in plant-microbe interactions. *Adv. Bot. Res.* 51, 491-549.
- Lemanceau P., Maron P.-A., Mazurier S., Mougel C., Pivato B., Plassart P., Ranjard L., Revellin C., Tardy V., Wipf D. - 2015 - Understanding and managing soil biodiversity: a major challenge in agroecology. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 67-81.
- Lemanceau P., Barret M., Mazurier S., Mondy S., Pivato B., Fort T., Vacher C. - 2016 - Plant communication with associated microbiota in the spermosphere, rhizosphere and phyllosphere. *Adv. Bot. Res.* 82, 101-133.
- Lemanceau P., Blouin M., Muller D., Moëgne-Loccoz Y. - 2017 - Let the core microbiota be functional. *Trends Plant Sci.* 22, 583-595.
- Lesuffleur F., Salon C., Jeudy C., Cliquet J.B. - 2013 - Use of a ¹⁵N₂ labelling technique to estimate exudation by white clover and transfer to companion ryegrass of symbiotically fixed N. *Plant Soil.* 369, 187-197.
- Limpens E., van Zeijl A., Geurts R. - 2015 - Lipochitooligosaccharides modulate plant host immunity to enable endosymbioses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 53, 311-334.
- Lundberg D.S., Lebeis S.L., Paredes S.H., Yourstone S., Gehring J., Malfatti S., Tremblay J., Engelbrektsen A., Kunin V., Rio T.G.D., Edgar R.C., Eickhorst T., Ley R.E., Hugenholtz P., Tringe S.G., Dangl J.L. - 2012 - Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature* 488, 86-90.
- Mazzola M., Funnell D.L., Raaijmakers J.M. - 2004 - Wheat cultivar-specific selection of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing fluorescent *Pseudomonas* species from resident soil populations. *Microb. Ecol.* 48, 338-348.
- Meng L., Zhang A., Wang F., Han X., Wang D., Li S. - 2015 - Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobium facilitate nitrogen uptake and transfer in soybean/maize intercropping system. *Front. Plant Sci.* 6, 319.
- Montgomery D.R., Bicklé A. - 2015 -The Hidden Half of Nature: The Microbial Roots of Life and Health, W.W. Norton & Company, Inc., N.Y., 320 p
- Mougel C., Offre P., Ranjard L., Corberand T., Gamalero E., Robin C., Lemanceau P. - 2006 - Dynamic of the genetic structure of bacterial and fungal communities at different developmental stages of *Medicago truncatula* Gaertn. cv. Jemalong line J5. *New Phytol.* 170, 165-175.
- Nguyen C. - 2003 - Rhizodeposition of organic C by plants: Mechanisms and controls. *Agronomie* 23, 375-396.
- Peiffer J.A., Spor A., Koren O., Jin Z., Tringe S.G., Dangl J.L., Buckler E.S., Ley R.E. - 2013 - Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *PNAS USA* 110, 6548-6553.
- Pérez-Jaramillo J.E., Mendes R., Raaijmakers J.M. - 2016 - Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Mol. Biol.* 90, 635-644.
- Pérez-Jaramillo J.E., Carrión V.J., de Hollander M., Raaijmakers J.M. - 2018 - The wild side of plant microbiomes. *Microbiome* 6,143. doi.org/10.1186/s40168-018-0519-z
- Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., van der Putten W.H. - 2013 - Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nat. Rev. Microbiol.* 11, 789-799.
- Pivato B., Mazurier S., Lemanceau P., Siblot S., Berta G., Mougel C., van Tuinen D. - 2007 - *Medicago* species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots. *New Phytol.* 176, 197-210.
- Pivato B., Bru D., Busset H., Deau F., Matejcek A., Philippot L., Moreau D. - 2017 - Positive effects of plant association on rhizosphere microbial communities depend on plant species involved and soil nitrogen level. *Soil Biol. Biochem.* 114, 1-4.
- Platt T.G., Morton E.R., Barton I.S., Bever J.D., Fuqua C. - 2014 - Ecological dynamics and complex interactions of *Agrobacterium* megaplasmids. *Front. Plant Sci.* 14, 635, doi: 10.3389/fpls.2014.00635
- Raaijmakers J.M., Weller D.M. - 1998 - Natural plant protection by 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils. *Mol. Plant Microbe Interact.* 11, 144-152.
- Redecker D., Kodner R., Graham L.E. - 2000 - Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289(5486), 1920-1921.

- Robin A., Vansuyt G., Hinsinger P., Meyer J.-M., Briat J.-F., Lemanceau P. - 2008 - Iron dynamics in the rhizosphere: consequences for plant health and nutrition. *Adv. Agron.* 99, 183-225.
- Schumpp O., Deakin W.J. - 2010 - How inefficient rhizobia prolong their existence within nodules. *Trends Plant Sci.* 15, 189-195.
- Smith K.P., Handelsman J., Goodman R.M. - 1999 - Genetic basis in plants for interactions with disease-suppressive bacteria. *PNAS USA* 96, 4786-4790.
- Stengel P., Gelin S. - 1998 - Sol, Interface Fragile. INRA, Collection Mieux comprendre, 214 p.
- Sulieman S., Tran, L.-S.P. - 2014 - Symbiotic nitrogen fixation in legume nodules: metabolism and regulatory mechanisms. *Int. J. Mol. Sci.* 15, 19389-19393.
- Vandenkoornhuyse P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A. - 2015 - The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytol.* 206, 1196-1206.
- Wendlandt C.E., Regus J.U., Gano-Cohen K.A., Hollowell A.C., Quides K.W., Lyu J.Y., Adinata E.S., Sachs J.L. - 2018 - Host investment into symbiosis varies among genotypes of the legume *Acmispon strigosus*, but host sanctions are uniform. *New Phytol.* 22, 446-458.
- Wilson D.S., Sober E. - 1989 - Reviving the superorganism. *J. Theor. Biol.* 136, 337-356.
- Wintermans P.C.A., Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J. - 2016 - Natural genetic variation in Arabidopsis for responsiveness to plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant Mol. Biol.* 90, 623-634.
- Wissuwa M., Mazzola M., Picard C. - 2009 - Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. *Plant Soil.* 321, 409-430.
- Zancarini A., Mougél C., Terrat S., Salon C., Munier-Jolain N. - 2013 - Combining ecophysiological and microbial ecological approaches to study the relationship between *Medicago truncatula* genotypes and their associated rhizosphere bacterial communities. *Plant Soil.* 365, 183-199.