

Perdus de vue : réunir les partenaires symbiotiques des légumineuses cultivées ?

Prin Y.¹, Le Roux C.¹, Galiana A.¹, Duponnois R.²

¹ et ² Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), UMR CIRAD¹/ IRD²/ INRA / SupAgro / UM. Campus de Baillarguet, TAA82/J, F-34398 Montpellier Cedex 5

Correspondance : yves.prin@cirad.fr

Résumé

La recherche de pratiques culturales compatibles avec une agriculture durable, écologiquement fiable, relance considérablement l'intérêt des intervenants agricoles (biotechnologues, semenciers, phytochimistes, producteurs, ...) pour l'utilisation des ressources microbiennes des sols et en particulier des symbioses. En Europe, les plantes cultivées sont pratiquement toutes (i) associées à des microorganismes symbiotiques (champignons mycorhiziens, bactéries) et (ii) d'origine exotique. Les symbioses permettent une amélioration significative de la productivité végétale, en particulier par un accès à des ressources nutritives et aqueuses, inaccessibles aux racines. La sélection des microorganismes symbiotiques est une étape-clé qui doit répondre à plusieurs critères comme la compatibilité avec la plante hôte ciblée et également avec les conditions environnementales et édaphiques de la zone de production visée. Lors de leur dissémination à partir de leur aire d'origine les plantes ont subi des étapes de sélection et d'amélioration génétiques, qui ont permis d'augmenter leur productivité, mais en l'absence des partenaires microbiens d'origine, compensée par des fertilisants. Une stratégie logique dans la sélection de partenaires microbiens efficaces serait donc de remonter les étapes de sélection génétique afin de réidentifier les partenaires symbiotiques d'origine, imposant de retourner dans les aires natives des plantes. Mais la question se pose alors des critères éthiques et sanitaires liés à l'utilisation de ressources microbiennes d'origine exotique.

Mots-clés : Fixation d'azote, Mycorhize, Domestication, Variétés, Inoculum

Abstract: Lost track: how to bring together plant and microbe symbiotic partners?

The current demand for a sustainable, environment-friendly agriculture gives a considerable interest of agricultural stakeholders in the use of soil microbial resources and in particular plant symbioses. In Europe, almost all cultivated plants are both exotic and symbiotic i.e. associated with soil microorganisms (mycorrhizal fungi, bacteria). These symbioses allow for a significant improvement in plant productivity, particularly through access to nutrient and water resources that are not available to roots. The selection of symbiotic microorganisms is a key step that has to fulfill several criteria such as compatibility with the target host plant and also with the environmental and soil conditions of the plant production area. When disseminated from their area of origin, most of the time as seeds, plants have undergone genetic selection and breeding stages, which have increased their productivity, but in the absence of the original microbial partners, which were replaced by fertilizers. A logical strategy in the selection of effective microbial partners would be to go back the genetic selection stages in order to re-identify the original symbiotic partners, requiring the return to the native areas of the plants. But the question then arises of the ethical and sanitary criteria linked to the use of microbial resources of exotic origin.

Keywords: Nitrogen fixation, Mycorrhiza, Domestication, Variety, Inoculum

Introduction

Dans les années 80 se développa la notion de biotechnologie¹, issue de la révolution du génie génétique. Cette avancée devait déboucher sur le concept d'Organismes Génétiquement Modifiés (OGM) permettant de faire travailler des organismes ou des microorganismes pour produire des services ou des molécules d'intérêt. Dans le champ des biotechnologies se situe également l'amélioration des productions agricoles, avec les plantes transgéniques résistantes à des pathogènes ou à des herbicides, mais aussi le développement de l'utilisation de microorganismes symbiotiques ou promoteurs de la croissance végétale, dont l'application sur le terrain permet d'améliorer la productivité, en limitant les intrants chimiques. Ce dernier champ d'application connaît actuellement un regain d'intérêt marqué (Figure 1) suite à la demande grandissante des consommateurs et également du monde agricole (des industriels aux producteurs). Ces pratiques d'inoculation microbienne, qui rentrent dans le champ de l'agroécologie, permettent d'améliorer la qualité et la capacité de résilience des sols et d'assurer une productivité agricole durable. Ces pratiques sont également encouragées par le développement de l'agriculture biologique.

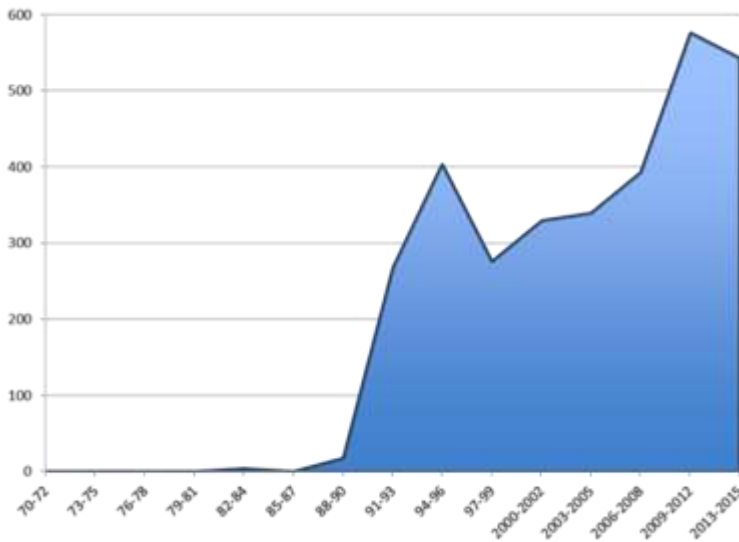


Figure 1 : Nombre de publications avec inoc* et agro* dans le titre, par périodes de 3 années, entre 1970 et 2015. (Source : Web of Science)

A quelques exceptions près (en particulier chez les Brassicacées, Polygonacées et les Chenopodiacées), on peut estimer que le statut normal d'une plante est symbiotique, particulièrement en ce qui concerne les symbioses mycorhiziennes arbusculaires. Ces symbioses concernent environ 80% des plantes, au moins 90 % des plantes cultivées. Certaines plantes comme les légumineuses ou les plantes actinorhiziennes ont la capacité de former, avec des bactéries du sol, respectivement appelées rhizobia et Frankia, des symbioses complémentaires. Ces symbioses racinaires permettent de transformer l'azote atmosphérique en ammoniac, facilement assimilable par la plante. Un troisième type concerne à peu près exclusivement les arbres, associés à des champignons Ascomycètes ou Basidiomycètes, dans une symbiose dite ectomycorhizienne. Ces trois grands types de symbioses permettent d'améliorer la nutrition des plantes en particulier dans les sols pauvres, la plante offrant en échange le gîte (en général racinaire, sous la forme d'un organe dédié comme le nodule) et le couvert sous la forme de sucres issus de la photosynthèse. Ainsi de nombreux travaux ont montré l'intérêt

¹ Biotechnologie (www.larousse.fr/dictionnaires/francais/) : Toute technique utilisant des êtres vivants (micro-organismes, animaux, végétaux), généralement après modification de leurs caractéristiques génétiques, pour la fabrication industrielle de composés biologiques ou chimiques (médicaments, matières premières industrielles) ou pour l'amélioration de la production agricole (plantes et animaux transgéniques ou O.G.M. (organismes génétiquement modifiés)).

d'inoculer les plantes avec leurs partenaires symbiotiques adaptés pour gagner en croissance initiale, en survie et en productivité.

Outre les symbioses *sensu stricto*, les avancées de la recherche ont étendu le champ d'application à des microorganismes favorisant la croissance végétale comme les « Plant Growth Promoting rhizobacteria » (PGPR), les bactéries antagonistes de pathogènes, stimulatrices de réactions de défense chez la plante, ou solubilisatrices, dans le sol, d'éléments minéraux non disponibles pour la plante (Phosphore en particulier).

Les légumineuses constituent la troisième plus grande famille botanique avec plus de 19000 espèces réparties dans plus de 750 genres, allant des plus petites herbacées aux grands arbres des forêts tropicales. Leur distribution est quasiment pan-globale et leur classification en est rendue d'autant plus complexe, mobilisant à l'échelle internationale des dizaines d'experts regroupés dans le « Legume Phylogeny Working Group » (LPWG, 2013, 2017). Les légumineuses sont généralement considérées comme étant toutes mycorrhiziennes arbusculaires, à l'exception de certains lupins (Lambers et al. 2013), et majoritairement nodulées, bien que certains taxons ou groupes taxonomiques ne comportent que très peu d'espèces nodulées comme, par exemple, les Caesalpinioïdées, groupe comprenant majoritairement des arbres tropicaux ou méditerranéens (Sprent, 2009 ; Sprent et al., 2013). Certaines légumineuses tropicales sont également ectomycorhiziennes.

L'importance économique des légumineuses est directement liée à leur capacité fixatrice d'azote atmosphérique permettant l'accès à la réserve inépuisable d'azote de l'air. Elle permet leur utilisation dans une large gamme de sols, y compris très dégradés. C'est une enzyme uniquement bactérienne, la nitrogénase, qui est capable de couper la triple liaison de la molécule d'azote. Le nodule, organe racinaire hébergeant les bactéries, permet l'expression optimale de la nitrogénase et les échanges entre la plante (sucres issus de la photosynthèse) et la bactérie (ammoniac issu de la fixation de l'azote).

Dans cet article nous souhaitons présenter l'évolution des connaissances dans ce domaine des biofertilisants et des légumineuses, et des stratégies possibles au regard d'une demande des secteurs publics, agricoles et industriels de plus en plus axée vers une agriculture à la fois respectueuse de l'environnement, des sols et de la santé.

1. Les microorganismes biofertilisants

La demande pour les microorganismes biofertilisants est en pleine expansion et un certain nombre de sociétés privées commercialisent des inoculums bactériens, fongiques ou des plants pré-inoculés pour différentes cultures. Toutefois, avant d'en arriver au statut d'inoculum, plusieurs étapes doivent d'abord être validées :

- **Evaluer le potentiel symbiotique** : même en se limitant aux légumineuses le potentiel symbiotique (l'identité des bactéries ou champignons compatibles) des 19000 espèces est loin d'être totalement établi y compris en zone tempérée et encore moins si on prend en compte les aires d'origine des espèces ou leurs étapes successives de domestication : il est donc nécessaire d'explorer ce potentiel génétique et les approches de métagénomique ciblée sont pour cela un outil précieux. Dans la même logique, il faut réfléchir le choix des agro- ou écosystèmes dans lesquels seront faits les échantillonnages, récolter le matériel biologique ou les sols – en accord avec les propriétaires fonciers et en partenariat avec les instituts nationaux s'il l'on est en pays étranger -, les ramener en laboratoire en respectant les règlements phytosanitaires et d'« accès aux ressources et partage des avantages (APA) » si des frontières doivent être franchies.
- **Isoler/purifier les souches** (éventuellement après piégeage sur plante homologue, si possible) en fonction de leur cultivabilité.

- **Caractériser les souches** : vérifier qu'elles respectent le postulat de Koch, c'est-à-dire qu'elles reproduisent les symptômes originels (nodulation, mycorhization, promotion de croissance) sur plante homologue, caractériser/identifier, sélectionner sur les critères d'infectivité, d'efficacité, de compétitivité à différentes échelles allant du laboratoire au champ. Il faudra ensuite produire en grand volume, et conditionner (voir ci-après) pour essai en dimension réelle, au champ, idéalement en faisant un suivi moléculaire pour vérifier la rémanence de l'inoculum. Les souches inoculées peuvent, au cours du temps, se maintenir, disparaître totalement ou après avoir transféré une partie de leur ADN à des souches locales. C'est ce qui a pu être observé avec des inoculums de *Bradyrhizobium* utilisés sur une légumineuse ligneuse tropicale, *Acacia mangium*, dans différents pays de la zone intertropicale : Malaisie, Sénégal, Brésil (Perrineau et al., 2011 ; Perrineau et al., 2014)
- **Valoriser** : Il faudra en fonction de ces résultats monter un dossier d'autorisation de mise sur le marché (AMM) et distribuer et commercialiser en tenant compte des législations locales (commercialisation hors de France), et des règles de propriétés et d'éthique, si la souche est d'origine étrangère.
- **Conditionner les souches** (technologie de l'inoculum) : En fonction de la plante considérée (taille, cycle annuel ou pérenne, graine récalcitrante ou orthodoxe), du mode d'application (pépinière, semis direct, grande culture, niveau de mécanisation,...) c'est un objet de recherche complexe, devant assurer survie de la graine et du ou éventuellement des microorganismes, tout en restant compatible avec le mode d'application (Bashan et al., 2014). Ce conditionnement devra assurer une distribution homogène au champ et une proximité avec les systèmes racinaires. Les formes d'apport peuvent être multiples : poudre, granulés, liquide, supports divers à mélanger aux graines, au substrat de pépinière, ou encore enrobage de graines par différents polymères, incluant le ou les microorganismes. A noter que dans certains cas c'est le microorganisme qui est la cible et non la plante (cas des plants pré-inoculés avec des champignons ectomycorrhiziens comestibles : plants truffiers, par exemple).

Dans ces approches, un des éléments déterminants reste la logique de choix des partenaires microbiens, d'une manière générale, en fonction de la culture ciblée (grande culture, plants forestiers, légumineuses, cultures mixtes ...) les compatibilités et spécificités symbiotiques devront être bien établies. Les progrès dans l'identification moléculaire de la composante microbienne du sol et des plantes conduisent à une progression quasi constante du nombre et de la diversité des organismes et de leurs niches écologiques. Un des freins à la description du monde microbien est alors la qualité de la description et la documentation des bases de données moléculaires, et la validation des nouveaux taxons. Les progrès dans le séquençage de génomes complets et des moyens de leur analyse comparative, couplés à la baisse des coûts permettent toutefois d'envisager une validation et une clarification de la taxonomie microbienne, ciblée dans un premier temps sur les souches types (souches désignées comme représentatives du taxon considéré) à l'image du projet GEBA (« Genomic Encyclopedia of Bacteria and Archae ») (Kyrpides et al., 2014).

2. Les rhizobiums (ou bactéries nodulant les légumineuses)

Chez les légumineuses, les partenaires rhizobiens se répartissent en 19 genres au sein des phylums des alpha- et beta- proteobactéries, et ce chiffre évolue constamment. Pour que la symbiose soit possible et optimale, l'adéquation entre partenaires symbiotiques doit être soigneusement considérée. Dans une revue récente, Sprent et al. (2017) tentent de faire le point entre les dernières évolutions de la taxonomie des légumineuses, leur biogéographie, leur capacité à noduler et leurs partenaires bactériens connus. La spécificité de nodulation et de fixation symbiotique est extrêmement variable : certaines légumineuses ne sont nodulées que par un seul genre, comme par exemple le genre *Azorhizobium* rencontré seulement certaines espèces du genre *Sesbania*. Le genre *Bradyrhizobium* est extrêmement large et nodule la plus grande gamme de genres de légumineuses surtout dans les sols

acides d’Australie et d’Amérique du Sud. Les genres bactériens nodulant les plus largement répandus sont ensuite d’une part *Rhizobium* et *Ensifer* et d’autre part *Mesorhizobium* (Sprent et al., 2017). Certaines plantes ne seront nodulées que par un ou deux taxons bactériens, comme la luzerne, nodulée par *Ensifer meliloti* et *E. medicae* (Batstone et al., 2017). Le genre Mimosa peut être spontanément nodulé par des beta- et des alpha- proteobactéries, en fonction des conditions édaphiques et des localisations géographiques (Bontemps et al., 2016). *Acacia mangium*, un arbre de la famille des Caesalpinioideae (LPWG 2017) peut être nodulé par les genres *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, et *Ochrobactrum* (Galiana et al., 1998 ; N’Gom et al., 2004 ; Perrineau et al., 2011). Cette relative complexité de compatibilité illustre l’intérêt de connaître le potentiel symbiotique de la légumineuse ciblée dans la démarche de recherche ou de mise au point d’inoculums commerciaux.

3. Domestication des plantes et symbioses

La domestication des plantes peut être définie (d’après Milla et al., 2015) comme « le processus évolutif par lequel une plante sauvage acquiert des caractères phénotypiques rendant sa survie et sa reproduction dépendante de l’homme. Ce processus concerne les premières étapes de culture. » A noter que selon cette définition, les plantes invasives sont donc des espèces incomplètement domestiquées. En Europe, la plupart des plantes de grande culture, mais aussi de maraîchage, ont une origine exotique (Figure 2). Les âges, itinéraires de domestication depuis la sortie de l’écosystème natif sont extrêmement variables et pas toujours précisément connus. Les migrations ont pu se faire par « sauts de puce » ou plus brutalement, sur de grandes distances au fur et à mesure des grandes explorations.

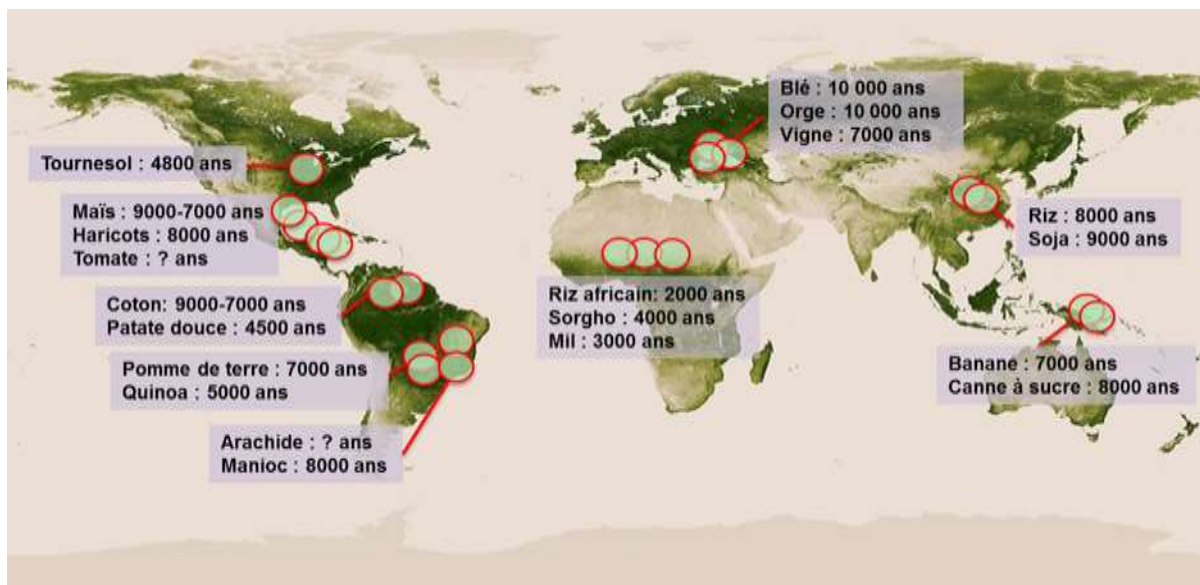


Figure 2 : Aires d’origine et âges de la domestication des plantes cultivées (adapté de Doebley et al., 2006)

A côté d’une migration, la domestication a induit des modifications génétiques et phénotypique majeures, du fait de processus de sélection et d’adaptation, avec des finalités d’usages diversifiées et parfois multiples pour une même espèce, comme par exemple alimentation animale et humaine. De nombreux articles passent en revue ces questions, concernant les espèces de grande culture (les céréales principalement mais aussi certaines légumineuses comme le pois chiche, le pois ou la lentille (par ex : Abbo et al., 2014 ; Milla et al., 2015; Rubiales et al., 2015)). Le mode de dissémination le plus

commun étant la graine, la sortie des semences originelles de l'écosystème natif a laissé sur place les plantes du cortège floristique et la majeure partie du cortège microbien originel (Encadré 1).

Encadré 1 : Le microbiote des graines

L'endophytisme microbien est considéré comme une règle générale chez les plantes, prenant en compte les bactéries et champignons présents dans les tissus végétaux sans y causer de dégâts. C'est un phénomène connu des laboratoires de production de vitroplants qui observent de temps en temps des sorties de bactéries de leurs vitroplants multipliés stérilement depuis parfois des décennies, et dans des conditions excluant les contaminations exogènes (Diaz et al., 2009 ; Lucero et al., 2008). La graine n'échappe pas à cette règle et est donc vectrice d'une communauté microbienne comprenant des champignons, comme chez le haricot (Parsa et al., 2016), des procaryotes, comme par exemple chez le riz (Haridom et al., 2012) et le maïs (Johnston-Monje et Raizada, 2011) et également des virus, comme illustré chez certaines légumineuses par Roberts et al. (2003) et Groves et al. (2016). Concernant les procaryotes, les endophytes de graines les plus communément rencontrés sont les proteobactéries avec une prédominance de gamma-proteobactéries mais aussi beaucoup de variabilité (Truyens et al., 2015). Chez le haricot, Lopez-Lopez et al. (2010) relèvent une dominance de firmicutes (*Bacillus*, *Paenibacillus*, ...) d'actinobactéries et parmi les alpha proteobactéries quelques genres connus parmi les genres nodulants des légumineuses comme *Rhizobium*, *Methylobacterium* et *Phyllobacterium*, mais aucune de ces souches n'a été capable de noduler le haricot. Le transport, via les graines, de souches endophytiques nodulantes homologues n'est donc pas avéré, au moins dans ce cas. Le travail sur le maïs de Johnston-Monje et Raizada (2011) est intéressant à reprendre car il prend en compte des graines de teosinte (ancêtre du maïs) et de variétés de maïs sélectionnées plus ou moins anciennes, partant du Nicaragua jusqu'au Canada, en passant par le Mexique et la « Corn Belt ». Ces auteurs montrent l'existence d'un « core microbiote » d'endophytes capable de se maintenir au travers des frontières évolutives, environnementales et ethnographiques. Plus récemment, la possibilité d'infecter des graines avec des souches de *Paraburkholderia* phytofirmans via la fleur a été montrée chez le maïs, le piment et le soja (Mitter et al., 2017), ouvrant la porte à la création de graines endophytiquement inoculées avec des souches sélectionnées.

Dans la plupart des cas et sur des milliers d'années parfois, la sélection génétique a été conduite avec un cortège microbien allopatrique « piégé » localement par la plante dans son environnement nouveau. On sait que dans cette situation les conditions édaphiques et les cortèges microbiens symbiotiques spontanés peuvent être totalement différents en terme de diversité et de composition des cortèges originaux (par exemple Perrineau et al., 2011), et largement suboptimaux pour assurer la mise en place de la symbiose, la nutrition minérale et la croissance de la plante. Une des solutions pour combler ce déficit nutritionnel va alors être l'apport de fertilisants exogènes et pouvant conduire à une dépendance accrue de la plante vis à vis de fertilisants. De plus, les fertilisants étant en général non compatibles avec la mise en place et ou le fonctionnement des symbioses, on peut aboutir à des situations contre-productives vis à vis des symbioses et de la réduction des intrants. Avec la modernisation de l'agriculture, des transports et les avancées de la recherche agronomique au cours du 20ème siècle, la sélection génétique s'est intensifiée pour conduire à la Révolution Verte, entraînant des augmentations considérables de rendement sur certaines grandes cultures. La sélection a porté sur des cibles de plus en plus diversifiées et précises et non plus uniquement sur la productivité végétale au sens large. On a pu ainsi sélectionner pour des résistances à certains pathogènes (champignons, par exemple) (Rubiales et al. 2015) dont l'impact sur la réceptivité aux symbioses mycorrhiziennes reste à évaluer. Les variétés antérieures au 20^e siècle (« variétés anciennes ») représentent alors un réservoir de caractères de rusticité particulièrement intéressant en sélection génétique. S'agissant des symbioses, les facteurs infectivité (mise en place de la symbiose), compétitivité et effectivité (fonctionnement de la

symbiose) doivent être considérés ce qui complexifie les analyses. Dans une analyse sur 39 publications, représentant plus de 300 génotypes de plantes (cultures annuelles parmi lesquelles : blé, orge, maïs, luzerne, tomate, haricot...) en s'appuyant sur les années de mises sur le marché (« year of release ») des variétés, Lehmann et al. (2012) ne mettent pas en évidence d'effet négatif marqué de la sélection génétique sur le niveau de dépendance mycorhizienne, mais avec des tendances différentes, pas toujours corrélées l'une par rapport à l'autre, pour l'infectivité et l'effectivité. Ce sont principalement des champignons mycorhiziens du genre *Glomus* (maintenant renommés taxonomiquement) qui ont été considérés dans leur étude.

4. Génotypes et symbioses

Depuis des décennies, un grand nombre de travaux ont analysé, à une échelle infraspécifique, les réponses de légumineuses-hôtes à l'inoculation avec des partenaires microbiens diversifiés. Il peut s'agir de variétés, génotypes, provenances, comparés dans des situations plus ou moins contrôlées, en particulier en ce qui concerne la conformité des partenaires microbiens impliqués par rapport à l'inoculum de départ. Pour les symbioses à rhizobium de légumineuses annuelles, il faut citer les travaux sur le haricot (Aguilar et al., 2004), le soja (Kiers et al., 2007) ou le pois (Depret et Laguerre, 2008). Au niveau des populations sauvages de haricots, il y aurait une préférence entre partenaires homologues (de même pool génétique et géographique) suggérant des coévolutions indépendantes entre zones géographiques d'origine. Pour le soja, les cultivars les plus anciens (sur quelques dizaines d'années) seraient capables de gérer plus efficacement leur réponse à un inoculum constitué d'un mélange égal de souches efficaces et non efficaces (Kiers et al., 2007). Chez le pois, Depret et Laguerre (2007) montrent une sélection différentielle des populations de *Rhizobium leguminosarum* selon le génotype de pois avec une variabilité liée à au stade phénologique de la plante. Ces trois exemples sont très fragmentaires par rapport au volume de données disponibles mais illustrent bien la difficulté de tirer des conclusions d'ordre global, en fonction des données et des ressources biologiques disponibles pour chaque plante considérée.

5. Des alternatives au « cultivable » ?

Nous avons tenté une synthèse des difficultés et des obstacles à surmonter pour l'utilisation et l'éventuelle mise sur le marché d'inoculum microbiens, en particulier pour les légumineuses. L'impact des pratiques d'inoculation, lorsque la sélection des inoculants a été réussie, sur la productivité végétale, sur le sol et son microbiote a été largement montré. Ces pratiques continuent à faire l'objet d'une forte demande de la sphère agroindustrielle, et sont particulièrement recommandées voire indispensables lorsque le sol a été très fortement dégradé, surexploité ou contaminé, avec peu ou pas de re-végétalisation spontanée et une « offre » microbiologique minimale. Elles restent également recommandables en ce qui concerne les microorganismes facilement cultivables, capables par l'inoculation de dynamiser la reprise ou la mise en place de cultures de légumineuses. Mais à côté de ces stratégies « ciblées » ou « réductionnistes » d'autres alternatives sont également envisageables via l'utilisation de certaines plantes à fort potentiel mobilisateur vis-à-vis des communautés microsymbiotiques des sols, cultivables et non cultivables. Utilisées en associations, ces plantes (dites « plantes-nurses ») vont dynamiser l'activité microbienne et la productivité des cultures. Cette approche, dite « holistique » a fait preuve de son efficacité dans de nombreuses situations, particulièrement s'agissant de symbioses mycorhiziennes arbusculaires (non cultivables en l'absence de plante), en zones méditerranéenne et tropicale (Duponnois et al., 2013). Les légumineuses, avec leur cumul de symbioses (mycorhiziennes, fixation d'azote...) étant souvent stimulatrices de l'activité microbienne de sols, leur utilisation en association avec des cultures annuelles ou en agroforesterie rentrent dans le cadre de cette approche holistique, ces pratiques agricoles étant, par ailleurs, souvent traditionnelles dans les Suds (Whabi et al., 2016a et b).

Références bibliographiques

- Abbo S., van-Oss R.P., Gopher A., Saranga Y., Ofner I., Peleg Z., 2014. Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends in Plant Science*, 19(6), 351-360.
- Aguilar O.M., Riva O., Peltzer E., 2004. Analysis of *Rhizobium etli* and of its symbiosis with wild *Phaseolus vulgaris* supports coevolution in centers of host diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(37), 13548-13553.
- Bashan Y., de-Bashan L.E., Prabhu S.R., Hernandez J.P., 2014. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013). *Plant and Soil*, 378(1-2), 1-33.
- Batstone R.T., Dutton E.M., Wang D., Yang M., Frederickson M.E., 2017. The evolution of symbiont preference traits in the model legume *Medicago truncatula*. *New Phytol*, 213: 1850–1861. doi:10.1111/nph.14308
- Bontemps C., Rogel M.A., Wiechmann A., Mussabekova A., Moody S., Simon M.F., Moulin L., Elliott G.N., Lacerat-Didier L., Dasilva C., Grether R., Camargo-Ricalde S.L., Chen W., Sprent J.I., Martínez-Romero E., Young J.P.W., James E.K., 2016. Endemic Mimosa species from Mexico prefer alphaproteobacterial rhizobial symbionts. *New Phytol*, 209: 319–333. doi:10.1111/nph.13573
- Depret G., Laguerre G., 2008. Plant phenology and genetic variability in root and nodule development strongly influence genetic structuring of *Rhizobium leguminosarum* biovar viciae populations nodulating pea. *New Phytologist*, 179: 224–235.
- Doebley J.F., Gaut B.S., Smith B.D., 2006. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127(7), 1309-1321.
- Duponnois R., Ramanankierana H., Hafidi M., Baohanta R., Baudoin É., Thioulouse J., Lebrun M., 2013. Des ressources végétales endémiques pour optimiser durablement les opérations de réhabilitation du couvert forestier en milieu méditerranéen et tropical: exemple des plantes facilitatrices vectrices de propagation des champignons mycorhiziens. *Comptes Rendus Biologies*, 336(5), 265-272.
- Galiana A., Gnahoua G.M., Chaumont J., Lesueur D., Prin Y., Mallet B., 1998. Improvement of nitrogen fixation in *Acacia mangium* through inoculation with rhizobium. *Agroforestry Systems*, 40(3), 297-307.
- Groves C., German T., Dasgupta R., Mueller D., Smith D.L., 2016. Seed transmission of Soybean vein necrosis virus: the first Tospovirus implicated in seed transmission. *PloS one*, 11(1), e0147342.
- Hardoim P.R., Hardoim C.C.P., van Overbeek L.S., van Elsas J.D., 2012. Dynamics of Seed-Borne Rice Endophytes on Early Plant Growth Stages. *PLoS ONE* 7(2): e30438. doi:10.1371/journal.pone.0030438
- Johnston-Monje D., Raizada M.N., 2011. Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, ethnography and ecology. *PLoS ONE* 6(6): e20396. doi:10.1371/journal.pone.0020396.
- Kiers E.T., Hutton M.G., Denison R.F., 2007. Human selection and the relaxation of legume defences against ineffective rhizobia. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 3119–3126.
- Kyrpides N.C., Hugenholtz P., Eisen J.A., Woyke T., Göker M., Parker C.T., et al., 2014. Genomic Encyclopedia of Bacteria and Archaea: Sequencing a Myriad of Type Strains. *PLoS Biol* 12(8): e1001920. doi:10.1371/journal.pbio.1001920
- Lambers H., Clements J.C., Nelson M.N., 2013. How a phosphorus-acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*Lupinus*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 100(2), 263-288.
- Lehmann A., Barto E.K., Powell J.R., 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 and Soil*, 355 (1-2), pp. 231-250.
- López-López A., Rogel M.A., Ormeño-Orillo E., Martínez-Romero J., Martínez-Romero E., 2010. *Phaseolus vulgaris* seed-borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. *Syst Appl Microbiol* 33: 322–327.

LPWG, Legume Phylogeny Working Group, 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62 : 217–248.

LPWG, Legume Phylogeny Working Group, 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66 : 44-77.

Milla R., Osborne C.P., Turcotte M.M., Violle C., 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in ecology & evolution*, 30(8), 463-469.

Mitter B., Pfaffenbichler N., Flavell R., Compant S., Antonielli L., Petric A., et al., 2017. A New Approach to Modify Plant Microbiomes and Traits by Introducing Beneficial Bacteria at Flowering into Progeny Seeds. *Frontiers in Microbiology*, 8.

Ngom A., Nakagawa Y., Sawada H., Tsukahara J., Wakabayashi S., Uchiumi T., et al., 2004. A novel symbiotic nitrogen-fixing member of the *Ochrobactrum* clade isolated from root nodules of *Acacia mangium*. *The Journal of general and applied microbiology*, 50(1), 17-27.

Parsa S., García-Lemos A.M., Castillo K., Ortiz V., López-Lavalle L.A.B., Braun J., Vega F.E., 2016. Fungal endophytes in germinated seeds of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. *Fungal biology*, 120(5), 783-790.

Perrineau M.M., Le Roux C., De Faria S.M., de Carvalho Balieiro F., Galiana A., Prin Y., Béna G., 2011. Genetic diversity of symbiotic *Bradyrhizobium elkanii* populations recovered from inoculated and non-inoculated *Acacia mangium* field trials in Brazil. *Systematic and applied microbiology*, 34(5), 376-384.

Perrineau M.M., Le Roux C., Galiana A., Faye A., Duponnois R., Goh D., et al., 2014. Long-term molecular tracing of *Bradyrhizobium* recovered from *Acacia mangium* field plantations reveals contrasted genetic behavior of original inoculants. *Applied and Environmental Microbiology*, AEM-02007.

Roberts I.M., Wang D., Thomas C.L., Maule A.J., 2003. Pea seed-borne mosaic virus seed transmission exploits novel symplastic pathways to infect the pea embryo and is, in part, dependent upon chance. *Protoplasma*, 222(1), 31-43.

Rubiales D., Fondevilla S., Chen W., Gentzittel L., Higgins T.J., Castillejo M.A., et al., 2015. Achievements and challenges in legume breeding for pest and disease resistance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34(1-3), 195-236.

Sprent J.I., 2009. *Legume Nodulation: a global perspective*. Chichester UK: Wiley-Blackwells.

Sprent J.I., Ardley J.A., James E.K., 2013. From North to South: A latitudinal look at legume nodulation processes. *South African Journal of Botany* 89: 31-41.

Sprent J.I., Ardley J., James E.K., 2017. Biogeography of nodulated legumes and their nitrogen-fixing symbionts. *New Phytol.* doi:10.1111/nph.14474

Truyens S., Weyens N., Cuypers A., Vangronsveld J., 2015. Bacterial seed endophytes: genera, vertical transmission and interaction with plants. *Environmental Microbiology Reports*, 7(1), 40-50.

Wahbi S., Prin Y., Thioulouse J., Sanguin H., Baudoin E., Maghraoui T., et al., 2016a. Impact of wheat/faba bean mixed cropping or rotation systems on soil microbial functionalities. *Frontiers in Plant Science*, 7.

Wahbi S., Maghraoui T., Hafidi M., Sanguin H., Oufdou K., Prin Y., et al., 2016b. Enhanced transfer of biologically fixed N from faba bean to intercropped wheat through mycorrhizal symbiosis. *Applied Soil Ecology*, 107, 91-98.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)