

Rôle des micro-organismes bénéfiques pour aider les plantes à acquérir une tolérance aux stress environnementaux

Heribert Hirt

Unité de Recherche en Génomique Végétale, UMR INRA 1165 – CNRS 8114 – Université d'Évry, 2 rue Gaston Crémieux, 91000 Évry, France

Auteur correspondant : Heribert Hirt, Hirt@evry.inra.fr

Reçu le 9 juin 2012

Résumé – La survie des plantes dépend de leur capacité à adapter leur physiologie et leur développement aux conditions des stress environnementaux. Cependant, diverses espèces et variétés de plantes ont des capacités très différentes pour s'adapter aux stress et de nombreux investigateurs cherchent des gènes qui pourraient être responsables de ces qualités chez les plantes cultivées. Des études récentes ont montré que la survie de certaines espèces végétales dans des habitats extrêmes dépend d'associations microbiennes qui induisent la tolérance aux stress. Lorsque les plantes ont colonisé des surfaces, elles ont développé des mécanismes pour répondre à l'évolution des conditions environnementales et pour s'installer dans des habitats extrêmes. Bien que de nombreuses plantes n'aient pas cette capacité d'adaptation à des conditions de stress, lorsque celle-ci existe, elle semble dépendre de l'association avec des micro-organismes. Ceci soulève un certain nombre de questions : la tolérance au stress de toutes les plantes peut-elle être améliorée lorsqu'elles sont associées avec des partenaires microbiens appropriés ? Avons-nous omis d'identifier les partenaires adéquats pour une espèce végétale donnée ou pour une variété ? Qu'est-ce qui distingue les micro-organismes et les plantes, adaptés aux conditions environnementales extrêmes, de ceux qui vivent dans des conditions modérées ? Les réponses à ces questions sont susceptibles de révolutionner la biologie végétale et pourraient introduire une nouvelle approche et de nouveaux procédés pour une agriculture durable.

Mots clés : Micro-organismes bénéfiques / stress environnementaux / tolérance aux stress / interaction plantes/micro-organismes / stress biotique et abiotique

Abstract – Role of micro-organisms in adapting plants to environmental stress conditions.

Due to their sessile nature, plants have always been confronted to various abiotic and biotic stresses in their immediate environment. As a consequence, the survival of plants depended on their ability to adjust rapidly their physiology, development and growth to escape or mitigate the impacts of stress. All plants are known to perceive and respond to stress signals such as drought, heat, salinity, attacks by herbivores and pathogens. Some biochemical processes are common to all plant stress responses including the production of certain stress proteins and metabolites, as well as the modification of the reactive oxygen species (ROS) metabolism. Although there has been extensive research in the plant stress response field, it is not yet known which factors are responsible for conferring to some plant species the capacity to colonize extreme habitats. Although considerable progress has been made in our understanding of plant stress physiology, the contribution of the plant-associated microbial community in the soil, commonly called the rhizosphere, has only recently received enhanced attention. Recent studies showed that some plant species in natural habitats require microbial associations for stress tolerance and survival. Since plants have colonized land, they have evolved mechanisms to respond to changing environmental conditions

and settle in extreme habitats. Although many plants lack the adaptive capability to adapt to stress conditions, the ability of a variety of plants to adapt to stress conditions appears to depend on the association with microbes, raising a number of questions: can all plants improve stress tolerance when associated with their appropriate microbial partners? Did we miss identifying the right partners for a given plant species or variety? What distinguishes the microbes and plants that are adapted to extreme environmental conditions from those living in temperate zones? Answers to these questions are likely to revolutionize plant biology and could lead to new methods for a sustainable agriculture.

Key words: beneficial micro-organisms / environmental stress / stress tolerance / plant/micro-organisms interaction / biotic and abiotic stress

Introduction

En raison de leur nature sessile, les plantes ont depuis toujours été confrontées à différents stress abiotiques et biotiques dans leur environnement immédiat. Par conséquent, la survie des plantes dépend de leur capacité à adapter leur physiologie, et notamment leur développement et leur croissance, afin d'atténuer ou même de supprimer les effets du stress. Toutes les plantes sont connues pour percevoir et réagir aux signaux de stress comme la sécheresse, la chaleur, la salinité, les herbivores et les pathogènes (Bohnert *et al.*, 1995; Bartels & Sunkar, 2005). Certains procédés biochimiques sont communs à toutes les réponses des plantes au stress, y compris la production de certaines protéines de stress et de métabolites, ainsi que la modification des espèces réactives de l'oxygène (ROS) et de leur métabolisme (Leone *et al.*, 2003; Maggio *et al.*, 2003; Tuberosa *et al.*, 2003). Bien qu'il y ait eu des recherches approfondies dans le domaine de la réponse des plantes au stress, les facteurs qui confèrent à certaines espèces végétales la capacité de coloniser des habitats extrêmes ne sont pas encore connus. Malgré les progrès considérables réalisés dans notre compréhension de la physiologie du stress des plantes, la contribution de la communauté microbienne du sol, communément appelé la rhizosphère, n'a reçu que récemment une attention plus soutenue.

La priorité absolue pour les plantes et les micro-organismes est de puiser l'énergie de leur environnement. En raison de leur capacité de photosynthèse, les plantes peuvent produire de grandes quantités d'hydrates de carbone en utilisant l'énergie du soleil, de l'eau et du CO₂. Cependant, comme tous les organismes, les plantes doivent aussi produire des acides nucléiques, des protéines et diverses autres molécules qui ont besoin, entre autres, d'importantes quantités de nitrate et de phosphate présents dans le sol. Toutefois, dans le sol, le phosphate est rarement disponible sous forme libre et le nitrate n'est souvent accessible qu'en quantité limitée. Et c'est là que les micro-organismes se révèlent d'importants partenaires. Alors que les champignons mycorhizes sont connus pour

leur capacité à fournir du phosphate aux plantes, les rhizobiums vivant en liberté ou en endophytose (*i.e.* à l'intérieur d'une plante, sans pour autant en être un parasite) peuvent, quant à eux, utiliser l'azote atmosphérique et le fournir aux plantes sous une forme fixée. Considérant que près de 20 % du carbone fixé des plantes proviennent de la rhizosphère, il est évident que les micro-organismes représentent des associés vitaux pour les plantes.

Tolérance aux stress abiotiques induite par des bactéries bénéfiques ?

Un certain nombre de bactéries peuvent également protéger les plantes contre les maladies et favoriser la croissance des plantes, ce qui a donné lieu à une recherche active dans le domaine des bactéries améliorant la croissance végétale (appelées PGPBs pour « *plant growth promoting bacteria* »). Différentes familles de bactéries, entre autres les *Rhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Burkholderia*, peuvent améliorer la croissance des légumes et des cultures dans des conditions de stress abiotique (Yildirim & Taylor, 2005; Barassi *et al.*, 2006; Egamberdieva & Kucharova, 2009). L'utilisation de ces bactéries pourrait donc ouvrir de nouvelles applications pour une agriculture durable. L'accumulation de l'acide aminé proline chez la plante est provoquée par le stress engendré par la sécheresse. L'amélioration de la tolérance au stress abiotique du maïs, lors de la co-inoculation de *Rhizobium* et de *Pseudomonas*, est accompagnée par une augmentation des niveaux de proline, une diminution des fuites d'électrolytes et par le maintien de la teneur en eau des feuilles (Bano & Fatima, 2009). Certains micro-organismes produisent des hormones végétales, telles que l'acide indole acétique et l'acide gibbérellique, qui induisent une croissance plus importante des racines, ce qui conduit à l'absorption accrue de nutriments (Egamberdieva & Kucharova, 2009). Les contraintes environnementales peuvent être la cause de la production d'éthylène hormonal chez les plantes, qui se traduit par des

réactions d'inhibition de la croissance et du stress. Habituellement, l'éthylène est formé dans les plantes à partir du précurseur acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC). Certaines bactéries produisent des ACC désaminases, qui dégradent l'ACC, réduisant ainsi la formation d'éthylène dans les plantes. *Achromobacter piechaudii* introduit de cette manière une tolérance systémique contre la sécheresse et le sel et favorise la croissance des plantes (Glick, 2007).

Résistance systémique induite par des bactéries bénéfiques

Les plantes ont la capacité d'acquérir un état de résistance systémique induite (ISR) contre des agents pathogènes après inoculation de bactéries bénéfiques. En association avec les racines des plantes, ces bactéries peuvent amorcer le système immunitaire inné et conférer une résistance à un large spectre d'agents pathogènes, avec un impact minimal sur le rendement et la croissance (Van Hulten *et al.*, 2006). Par conséquent, l'amorçage de la résistance systémique induite offre une stratégie intéressante pour permettre aux plantes d'accroître leur résistance aux agressions des pathogènes. Plusieurs bactéries qui colonisent les racines des plantes peuvent aussi protéger les plantes contre les maladies foliaires. Ces familles de bactéries comprennent *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, *Bacillus pumilus* et *Serratia marcescens*. Certaines rhizobactéries peuvent aussi déclencher la résistance systémique induite. On trouve parmi celles-ci *Paenibacillus alvei* (Tjamos *et al.*, 2005), *Acinetobacter lwofii* (Trotel-Aziz *et al.*, 2008), *Chryseobacterium balustinum*, *Azospirillum brasilense* (Ramos Solano *et al.*, 2008), *Curtobacterium sp. oxidans*, *Arthrobacter* (Barriuso *et al.*, 2008), *Stenotrophomonas* (Domenech *et al.*, 2007), et des *Actinobacteria* endophytiques (Conn *et al.*, 2008). Toutes ces bactéries se sont montrées capables de déclencher la résistance systémique induite lors des essais dans les serres ou dans les champs sur une grande variété d'espèces végétales, y compris des légumes, des plantes cultivées et même des arbres (Van Loon, 2007).

Des champignons bénéfiques pour leurs amies les plantes ?

Plus d'un siècle après la première description du concept de la symbiose (de Bary, 1879), il est devenu évident que presque toute vie multicellulaire sur la terre est étroitement associée à la présence de micro-organismes. Puisque les plantes sont fermement ancrées dans le sol, il n'est pas surprenant que toutes les plantes soient considérées comme étant en symbiose avec les champignons mycorhizes

et/ou endophytes (Petrini, 1996; Brundrett, 2006) et des éléments récents indiquent que les champignons mutualistes contribuent de manière significative, ou peuvent être tenus responsables de l'adaptation des plantes face à des conditions de stress environnementaux, comprenant la sécheresse, la chaleur, la maladie et même les conditions limitantes en nutriments (Stone *et al.*, 2000). Par ailleurs, certaines plantes sont dans l'incapacité de résister à des conditions de stress en l'absence de leurs champignons associés (Redman *et al.*, 2002).

Des champignons associés aux plantes peuvent améliorer la tolérance au stress

La recherche indique que plusieurs symbiotes fongiques peuvent conférer une tolérance à divers stress biotiques et abiotiques, déclenchés chez des plantes hôtes, entre autres, par la sécheresse, la chaleur, les herbivores et les attaques pathogènes (Rodriguez *et al.*, 2008). Fait intéressant, il semble que la tolérance au stress de la plante hôte ne soit pas une caractéristique générale de l'interaction avec les champignons, mais une caractéristique du milieu spécifique où a lieu l'interaction. Par exemple, *Dichanthelium lanuginosum*, une plante géothermique, est colonisée par *Curvularia protuberata*, qui lui confère une tolérance à la chaleur. Toutefois, ni le champignon ni la plante ne peuvent survivre seuls à des températures supérieures à 38 °C (Redman *et al.*, 2002). En outre, seule *C. protuberata* isolée des plantes géothermiques peut conférer la tolérance à la chaleur aux plantes (Rodriguez *et al.*, 2008). Une comparaison entre différents champignons endophytes dévoile un autre aspect de cette spécificité : *C. protuberata* induit la tolérance à la chaleur, mais ni à la maladie, ni au sel. En revanche, le *Fusarium culmorum* ne confère que la tolérance au sel et *C. magna* que la tolérance aux maladies (Rodriguez *et al.*, 2008). La manière dont ces différentes tolérances se manifestent dans un contexte évolutif n'est pas clairement identifiée, mais il est probable que ces caractéristiques spécifiques contribuent à la faculté de certaines plantes à se développer et à survivre dans des habitats extrêmes.

Différents champignons associés fonctionnent de manière locale ou systémique

Bien que beaucoup d'enquêtes aient cherché à comprendre les réactions des plantes face au stress, ces études ont rarement pris en compte l'association de ces plantes avec leurs partenaires microbiens. La tolérance aux maladies résultant de la symbiose semble impliquer des mécanismes différents en fonction de l'endophyte. Par exemple, la présence d'une souche non

pathogène de *Colletotrichum*, qui confère la résistance aux maladies, est corrélée à une augmentation des activités de la peroxydase et de la phénylalanine ammonium lyase et à une augmentation des dépôts de lignine (Redman *et al.*, 1999). Il est intéressant de remarquer qu'en l'absence de défi pathogène, cette souche non pathogène de *Colletotrichum* n'active pas les systèmes de défense. En outre, la résistance aux maladies induite par *Colletotrichum* est restreinte aux tissus que le champignon a colonisés, mais n'est pas systémique, ce qui suggère que l'endophyte peut sensibiliser les tissus colonisés pour activer des systèmes de défense en cas d'attaque.

Contrairement à *Colletotrichum*, le champignon endophyte *Piriformospora indica* confère la résistance aux maladies par un mécanisme systémique. *P. indica* est un basidiomycète cultivable qui colonise les racines de nombreuses espèces végétales (Oelmüller *et al.*, 2009), y compris *Arabidopsis*, petite plante utilisée comme modèle génétique dans la recherche végétale. Le champignon stimule la croissance, la production de biomasse et la quantité de semences de ses hôtes. Il favorise également l'absorption du nitrate et du phosphate. De plus, *P. indica* confère la résistance contre les facteurs abiotiques (Waller *et al.*, 2005) et biotiques (Stein *et al.*, 2008). Récemment, le mécanisme moléculaire permettant au champignon de stimuler les plantes a été élucidé. La colonisation des racines par le champignon engendre chez la plante hôte une synthèse de phospholipases et d'enzymes qui synthétisent l'acide phosphatidique, second messager qui initie une voie de signalisation protéine kinase OXI1 (Camehl *et al.*, 2011). Ces résultats sont plutôt surprenants parce que cette voie de signalisation est généralement activée uniquement en réponse aux attaques des pathogènes et est par la suite nécessaire à l'activation des programmes de défense (Rentel *et al.*, 2004). Fait intéressant, un défaut dans la voie OXI1 a un effet négatif sur la croissance des plantes à cause du champignon, ce qui ressemble à une interaction pathogène. Il apparaît donc qu'un bon équilibre de la voie OXI1 détermine si l'interaction est bénéfique ou préjudiciable (Hirt *et al.*, 2011).

Dans l'ensemble, les différences quant à la manière dont *Colletotrichum spp.* et *P. indica* confèrent aux plantes la résistance aux maladies indiquent qu'un certain nombre de mécanismes existent qui n'ont pas encore été élucidés. Ceci justifie une analyse complète de la résistance aux maladies d'origine microbienne.

Modes de vie interchangeables et concepts insuffisants

D'autres preuves existent, indiquant que nos concepts de catégorisation actuels entre microbes pathogènes

et bénéfiques sont insuffisants. Par exemple, *F. culmorum* a été défini comme un agent pathogène des plantes pouvant causer des maladies sur une variété de plantes cultivées (Farr *et al.*, 1989). Toutefois, la souche FcRed1 de *F. culmorum* fonctionne également comme un microbe bénéfique et confère la tolérance au sel à son hôte *Swallenia alexandrae*, mais les isolats de plantes non-côtières ne possèdent pas cette propriété (Rodriguez *et al.*, 2008). Un autre exemple est *C. protuberata*, qui a été défini comme un agent pathogène de plusieurs plantes monocotylédones (Farr *et al.*, 1989), alors même que l'isolat Cp4666D de *C. protuberata* confère une tolérance à la chaleur et à la sécheresse à sa plante hôte *Dichanthelium lanuginosum* (Rodriguez *et al.*, 2008). Même si les espèces *Curvularia* ne sont pas connues pour avoir beaucoup d'hôtes différents, *C. protuberata* de la monocotylédone *D. lanuginosum* confère également la tolérance à la chaleur à la tomate, une plante dicotylédone (Márquez *et al.*, 2007; Rodriguez *et al.*, 2008).

La capacité des pathogènes *Colletotrichum* de basculer entre les modes pathogène/bénéfique révèle que nous comprenons mal la base moléculaire des interactions plantes/micro-organismes qui dictent les relations ami/ennemi. En outre, il existe des preuves que certains microbes peuvent être présents dans les plantes sans qu'elles manifestent des symptômes de la maladie. Par exemple, *C. acutatum* peut coloniser le poivron, l'aubergine, le haricot et la tomate sans causer de maladie, mais quand les microbes entrent en contact avec d'autres plantes comme la fraise, des symptômes de maladie apparaissent (Freeman *et al.*, 1993). Il semble donc que, selon l'hôte, un certain nombre de microbes peuvent osciller entre le rôle d'ami ou d'ennemi (Bacon & Yates, 2006).

Enquêter sur les communautés de micro-organismes

Bien que cette discussion ait porté sur les agents bactériens et fongiques, il est important de souligner que les communautés symbiotiques associées aux plantes comprennent également des virus et des algues. Bactéries, champignons, virus et algues peuvent tous contribuer au bon déroulement de l'interaction plante/micro-organisme et donc augmenter la complexité de ces interactions. En outre, les champignons peuvent également héberger des bactéries et des virus qui peuvent affecter le résultat de l'association plantes/micro-organismes. Par exemple, l'isolat Cp4666D de *C. protuberata*, qui a été préparé à partir de plantes poussant dans des sols géothermiques, contient un virus ARN double brin (ARN dB) qui est nécessaire pour conférer à ses plantes-hôtes une

tolérance à la chaleur (Márquez *et al.*, 2007). En l'absence du virus, *C. protuberata* Cp4666D peut encore coloniser ses plantes hôtes, mais perd en même temps sa capacité d'y induire la tolérance à la chaleur. Dans ce cas, un « ménage-à-trois » (virus dans un champignon dans une plante) peut conférer la tolérance à la chaleur. Ce résultat inattendu démontre notre ignorance des interactions entre plantes et micro-organismes, ce qui souligne la nécessité d'étudier les plantes en se basant sur la biologie des systèmes pour élucider les contributions de tous les partenaires impliqués.

Les perspectives d'avenir

Il devient clair que la compréhension de la croissance des plantes et de leur physiologie doit prendre en compte leur association avec leurs partenaires microbiens. Aujourd'hui, nous avons une mauvaise connaissance de l'étendue et de la spécificité des associations existant entre différentes espèces de plantes et certaines familles de micro-organismes. Par ailleurs, les données actuelles démontrent un niveau de complexité supplémentaire des interactions souche-spécifiques au sein des espèces, ce qui suggère l'existence de mécanismes d'associations très spécifiques et complexes entre les plantes et les micro-organismes. Le choix et la sélectivité de ces associations et les mécanismes moléculaires qui confèrent aux plantes la tolérance au stress sont encore méconnus. Si nous voulons utiliser les microbes d'une manière sûre et durable, nous avons besoin de mieux comprendre la diversité, la distribution, et les activités de différents micro-organismes dans un contexte écologique de diversité au niveau des terrains et au niveau végétal. D'un autre côté, il est évident que les micro-organismes sont nombreux dans la nature, et pourraient constituer une ressource précieuse pour établir une agriculture à la fois durable et abordable pour tout le monde.

Références

- Arnold A.E., Lutzoni F., Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology*, 2007, 88, 541–549.
- Arnold A.E., Mejia L.C., Kylo D., Rojas E., Maynard Z., Robbins N., Herre E.A., Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2003, 100, 15649–15654.
- Bacon C.W., Yates I.E., Endophytic root colonization by *Fusarium* species: histology, plant interactions, and toxicity. In Schulz B.J.E., Boyle C.J.C., Sieber T.N. (Eds.), *Microbial root endophytes*, 2006, Springer-Verlag, Berlin, pp. 133–152.
- Bano A., Fatima M., Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Biol Fert Soils*, 2009, 45, 405–413.
- Barassi C.A., Ayrault G., Creus C.M., Sueldo R.J., Sobero M.T., Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci Hort*, 2006, 109, 8–14.
- Barriuso J., Ramos S.B., Gutiérrez F.J.M., Protection against pathogen and salt stress by four plant growth-promoting rhizobacteria isolated from *Pinus* spp. on *Arabidopsis thaliana*. *Phytopathol*, 2008, 98, 666–672.
- Bartels D., Sunkar R., Drought and salt tolerance in plants. *Crit Rev Plant Sci*, 2005, 24, 23–58.
- Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G., Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, 1995, 7, 1099–1111.
- Brundrett M.C., Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. In Schulz B.J.E., Boyle C.J.C., Sieber T.N. (Eds.), *Microbial root endophytes*, 2006, Springer-Verlag, Berlin, pp. 281–293.
- Camehl I., Drzewiecki C., Vadassery Y., Shahollari B., Sherameti I., Forzani C., Munnik T., Hirt H., Oelmüller R., The OXII kinase pathway mediates *Piriformospora indica* induced growth promotion in *Arabidopsis*. *PLoS Pathogen*, 2011, 7:e1002051.
- Conn V.M., Walker A.R., Franco C.M.M., Endophytic *Actinobacteria* induce defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant Microbe Inter*, 2008, 21, 208–218.
- de Bary A., Die Erscheinung Symbiose. In Trubner K.J. (Ed.), *Vortrag auf der Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Kassel*, 1879, Strassburg, pp. 1–30.
- Domenech J., Ramos S.B., Probanza A., Lucas G.J.A., Gutiérrez M.F.J., Elicitation of systemic resistance and growth promotion of *Arabidopsis thaliana* by PGPRs from *Nicotiana glauca*: a study of the putative induction pathway. *Plant Soil*, 2007, 290, 43–50.
- Egamberdieva D., Kucharova Z., Selection for root colonizing bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biol Fert Soil*, 2009, 45, 563–571.
- Farr D.F., Bills G.F., Chamuris G.P., Rossman A.Y., *Fungi on plants and plant products in the United States*, 1989, APS Press, St Paul M.N.
- Freeman S., Rodriguez R.J., Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a nonpathogenic, endophytic mutualist. *Science*, 1993, 260, 75–78.
- Glick B.R., Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit Rev Plant Sci*, 2007, 26, 227–242.
- Hirt H., Garcia A.V., Oelmüller R., AGC kinases in plant development and defense. *Plant Signal Behav*, 2011, 7, 1030–1033.
- Leone A., Perrotta C., Maresca B., Plant tolerance to heat stress: current strategies and new emergent insight. In di Toppi L.S., Pawlik-Skowronska B. (Eds.), *Abiotic stresses in plants*, 2003, Kluwer Academic Publishers, London, pp. 1–22.
- Maggio A., Bressan R.A., Ruggiero C., Xiong L., Grillo S., Salt tolerance: placing advances in molecular genetics into a physiological and agronomic context. In

- di Toppi L.S., Pawlik-Skowronska B. (Eds.), *Abiotic stresses in plants*, 2003, Kluwer Academic Publishers, London, pp. 53–70.
- Márquez L.M., Redman R.S., Rodriguez R.J., Roossinck M.J., A virus in a fungus in a plant – three way symbiosis required for thermal tolerance. *Science*, 2007, 315, 513–515.
- Oelmüller R., Sherameti I., Tripathi S., Varma A., *Piriformospora indica*, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications. *Symbiosis*, 2009, 49, 1–17.
- Petrini O., Ecological and physiological aspects of host-specificity in endophytic fungi. In Redlin S.C., Carris L.M. (Eds.), *Endophytic fungi in grasses and woody plants*, 1996, APS Press, St Paul MN, pp. 87–100.
- Ramos Solano B., Barriuso Maicas J., Pereyra de la Iglesia M.T., Domenech J., Gutiérrez Mañero F.J., Systemic disease protection elicited by plant growth promoting rhizobacteria strains: Relationship between metabolic responses, systemic disease protection, and biotic elicitors. *Phytopath*, 2008, 98, 451–457.
- Redman R.S., Freeman S., Clifton D.R., Morrel J., Brown G., Rodriguez R.J., Biochemical analysis of plant protection afforded by a nonpathogenic endophytic mutant of *Colletotrichum magna*. *Plant Phys*, 1999, 119, 795–804.
- Redman R.S., Sheehan K.B., Stout R.G., Rodriguez R.J., Henson J.M., Thermotolerance conferred to plant host and fungal endophyte during mutualistic symbiosis. *Science*, 2002, 298, 1581.
- Rentel M.C., Lecourieux D., Ouaked F., Usher S.L., Petersen L., Okamoto H., Knight H., Peck S.C., Grierson C.S., Hirt H., Knight M.R., OXI1 kinase is necessary for oxidative burst-mediated signaling in *Arabidopsis*. *Nature*, 2004, 427, 858–61.
- Rodriguez R.J., Henson J., Van Volkenburgh E., Hoy M., Wright L., Beckwith F., Kim Y.O., Redman R.S., Stress tolerance in plants *via* habitat-adapted symbiosis. *ISME J*, 2008, 2, 404–16.
- Stein E., Molitor A., Kogel K.H., Waller F., Systemic resistance in *Arabidopsis* conferred by the mycorrhizal fungus *Piriformospora indica* requires jasmonic acid signaling and the cytoplasmic function of NPR1. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49, 1747–1751.
- Stone J.K., Bacon C.W., White J.F., An overview of endophytic microbes: endophytism defined. In Bacon C.W., White J.F. (Eds.), *Microbial endophytes*, 2000, Marcel Dekker Inc, New York, pp. 3–30.
- Tjamos S.E., Flemetakis E., Paplomatas E.J., Katinakis P., Induction of resistance to *Verticillium dahliae* in *Arabidopsis thaliana* by the biocontrol agent K-165 and pathogenesis-related proteins gene expression. *Mol Plant Microbe Interact*, 2005, 18, 555–561.
- Trotel-Aziz P., Couderchet M., Biagianni S., Aziz A., Characterization of new bacterial biocontrol agents *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pantoea* and *Pseudomonas* spp. mediating grapevine resistance against *Botrytis cinerea*. *Environ Exp Bot*, 2008, 64, 21–32.
- Tuberosa R., Grillo S., Ellis R.P., Unravelling the genetic basis of drought tolerance in crops. In di Toppi L.S., Pawlik-Skowronska B. (Eds.), *Abiotic stresses in plants*, 2003, Kluwer Academic Publishers, London, pp. 71–122.
- Yildirim E., Taylor A.G., Effect of biological treatments on growth of bean plants under salt stress. *Ann Rep Bean Improv Coop*, 2005, 48, 176–177.
- Van Hulten M., Pelsler M., Van Loon L.C., Pieterse C.M.J., Ton J., Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103, 5602–5607.
- Van Loon L.C., Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *European J Plant Pathol*, 2007, 119, 243–254.
- Waller F., Achatz B., Baltruschat H., The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2005, 102, 13386–13391.