



Des microbes bénéfiques peuvent aider des plantes à acquérir une tolérance aux stress environnementaux

Heribert Hirt

Directeur de Recherches, Unité de Recherche en Génomique Végétale, Evry, France

Manuscrit révisé le 11 novembre 2012 - Publié le 28 octobre 2013

Résumé : *Des études récentes ont montré que la survie de certaines espèces végétales dans des habitats extrêmes dépend d'associations microbiennes pour la tolérance aux stress. Comme 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 (Bohnert et al. 1995 ; Bartels et Sunkar, 2005). Bien que de nombreuses plantes n'aient pas cette capacité d'adaptation à des conditions de stress (Alpert, 2000), celle-ci semble dépendre de l'association avec des microbes. Ceci soulève un certain nombre de questions: est-ce que la tolérance au stress de toutes les plantes peut être améliorée lorsqu'elles sont associées avec des partenaires microbiens appropriés ? Avons-nous oublié d'identifier les bons partenaires pour une espèce végétale donnée ou pour une variété ? Qu'est-ce qui distinguent les microbes et les plantes qui sont adaptés aux conditions environnementales extrêmes de ceux qui vivent dans des conditions modérées ? Les réponses à ces questions sont susceptibles de modifier fortement la compréhension des interactions entre l'écologie microbienne des sols et la biologie des plantes, et pourraient introduire une nouvelle approche et de nouveaux procédés pour une agriculture durable.*

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 et 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 dans le sol, communément appelée rhizosphère, n'a reçu que récemment une attention accrue.

La priorité absolue pour les plantes et les micro-organismes est de pouvoir 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 n'est que rarement disponible sous forme libre et le nitrate n'est souvent disponible qu'en quantité limitée. Et c'est là que les micro-organismes se révèlent être d'importants partenaires. Alors que les champignons mycorhizes sont connus pour leur faculté à mettre à disposition du phosphate pour les plantes, les rhizobiums vivant en liberté ou comme endophyte (i.e. comme organisme vivant à l'intérieur d'une plante, sans pour autant en être un parasite), quant à eux, peuvent utiliser l'azote atmosphérique et le fournir aux plantes sous une forme fixée. Considérant que près de 20% du carbone fixé des plantes sont fournis par les micro-organismes de la rhizosphère, il est évident qu'ils représentent pour elles des associés vitaux.

Le rôle des microbes dans la tolérance des plantes aux stress

Même s'il n'est pas évident à l'œil nu, des plantes cultivées dans le sol sont immergées dans une immense multitude de microbes. En fait, un gramme de sol contient des milliards de microbes, et de nombreux agents pathogènes microbiens exploitent cette relation étroite à leurs avantages, donnant lieu à des maladies bien connues et la perte de la productivité agricole chaque année. Cependant, les plantes aussi façonnent leur environnement microbien et peut interagir avec divers micro-organismes bénéfiques. Ces interactions peuvent améliorer la croissance des plantes et aident la plante à résister à des conditions de stress biotiques et abiotiques. Les plus connus sont les interactions microbiennes bénéfiques avec les champignons mycorhiziens et les bactéries rhizobium. 80% de toutes les espèces de plantes terrestres forment des relations symbiotiques avec les mycorhizes (Harrison 2005).

Des associations bénéfiques avec d'autres microbes existent à la fois pour diverses espèces bactériennes, généralement appelée PGPB (plant growth promoting bacteria) ainsi que de divers champignons, désignées par PGPF (plant growth-promoting fungi). PGPB et PGPF peuvent stimuler la croissance des plantes et / ou conférer aux plantes une meilleure résistance aux stress biotiques et abiotiques (Lugtenberg et Kamilova 2009).

La mise en place de véritables interactions bénéfiques plantes-microbes nécessite la reconnaissance mutuelle et une orchestration considérable des réponses à la fois chez les plantes et les microbes. Récemment, il s'est avéré que *Rhizobium* et mycorhizes partagent une voie de signalisation des plantes qui est activée par des facteurs de *rhizobium* et mycorhiziens (Oldroyd et al. 2009). En outre, cette voie de signalisation semble également être activée par certaines bactéries bénéfiques (Sanchez et al. 2005), ce qui suggère que différents microbes bénéfiques initient une voie de signalisation commune des plantes (Fig. 1).

Tolérance aux stress abiotiques induite par des bactéries bénéfiques ?

Un certain nombre de bactéries peuvent également favoriser la croissance des plantes et les protéger contre des stress abiotiques, 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, y compris les *Rhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Burkholderia* peuvent améliorer la croissance des légumineuses et des cultures dans des conditions de stress abiotique (Barassi et al 2006 ; Yildirim et Taylor, 2005 ; Egamberdieva et Kucharova 2009). L'accumulation de l'acide aminé libre 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 *Pseudomonas* est accompagnée par

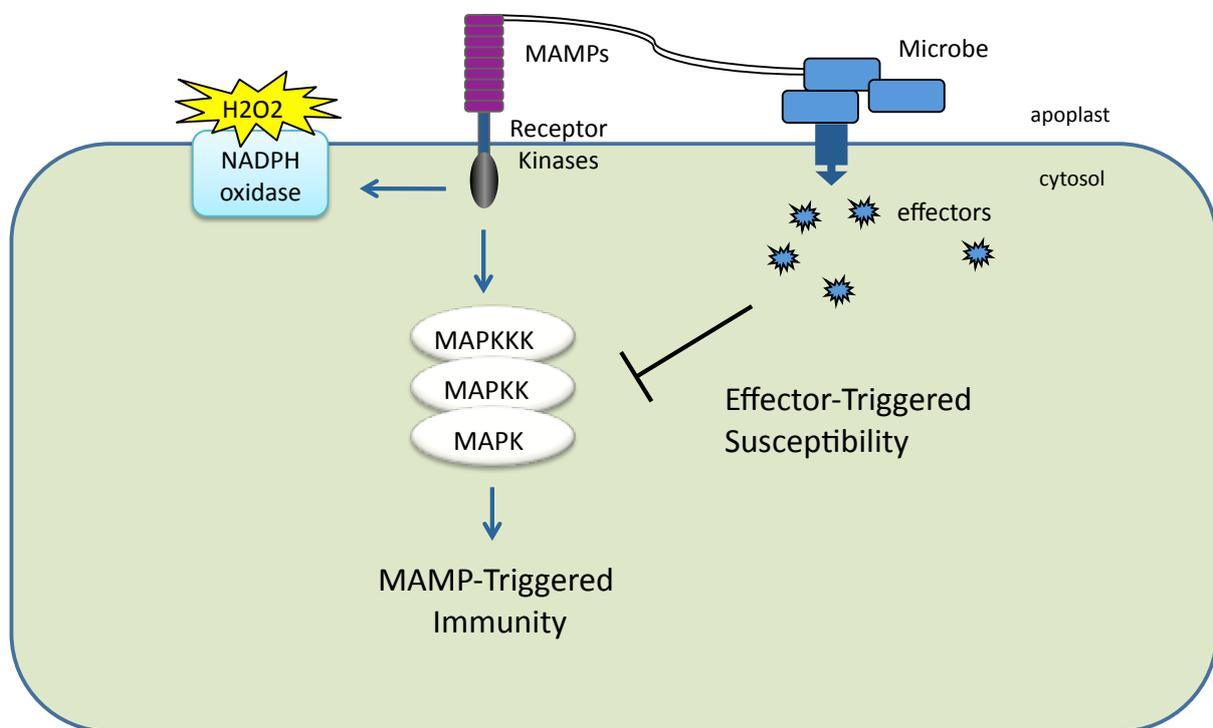


Figure 1 : Le système immunitaire des plantes en interaction avec des microbes. Les plantes utilisent des récepteurs immunitaires afin de détecter les microbes et déclenchent des réactions de défense appropriés. Des kinases de récepteurs à la membrane plasmique reconnaissent des molécules microbiennes (MAMP = Microbe-Associated Molecular Pattern) comme les flagelles bactériens et de lancer une série de réactions de défense telles que l'activation des cascades de kinases MAP, la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et de déclencher l'immunité (MTI = MAMP-triggered immunity). Cette couche de l'immunité est souvent très efficace pour stopper la colonisation de la plupart des microbes pathogènes potentiels. Agents pathogènes et microbes bénéficiaires qui établissent avec succès une interaction avec la plante hôte ont évolué des effecteurs qui sont livrés à la cellule de la plante hôte pour supprimer l'immunité MTI, un processus connu sous le nom ETS (effector-triggered susceptibility).

une augmentation des niveaux de proline, une diminution des fuites d'électrolytes et par le maintien de la teneur en eau des feuilles (Bano et Fatima 2009). Certains micro-organismes produisent des hormones végétales, tels 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 et 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. C'est de cette manière qu'*Achromobacter piechaudii* induit une tolérance systémique contre la sécheresse et le sel et favorise la croissance des plantes (Glick, 2007).

Résistance aux pathogènes 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, les bactéries bénéfiques 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 le *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, *Bacillus pumilus* et *Serratia marcescens*. Certaines rhizobactéries peuvent ainsi déclencher la résistance systémique induite. On trouve parmi celles-ci le *Paenibacillus alvei* (et al. 2005 Tjamos), *Acinetobacter lwoffii* (Trotel-Aziz et al. 2008), *Chryseobacterium balustinum*, *Azospirillum brasilense* (Ramos Solano et al. 2008), *Curtobacterium sp. oxidans*, *Arthrobacter* (Barriuso et al. 2008), *Stenotrophomonas N6.8* (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 le riz, la luzerne, la tomate, et même des arbres (Van Loon 2007).

Des champignons bénéfiques pour 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). Des preuves récentes indiquent que les champignons mutualistes (PGPF) contribuent de manière significative à, ou sont tenus responsables de, l'adaptation des plantes face à des conditions de stress environnementaux, y compris la sécheresse, la chaleur, des pathogènes et même des conditions limitantes en nutriments (Stone et al. 2000). Par ailleurs, certaines plantes sont encore dans l'incapacité de résister à des conditions de stress en l'absence de leurs champignons associés (Redman et al. 2002).

Des champignons PGPF associés aux plantes peuvent améliorer la tolérance au stress

La recherche indique que plusieurs PGPF peuvent conférer à des plantes hôtes une tolérance à divers stress biotiques et abiotiques, occasionnés entre autres par la sécheresse, la chaleur, les herbivores et les attaques de pathogènes (Rodriguez et al. 2008). Fait intéressant, il semble que la tolérance au stress de la plante hôte n'est pas une caractéristique générale de l'interaction avec les PGPFs, mais une caractéristique du milieu spécifique de l'interaction. Par exemple, *Dichanthelium lanuginosum* est une plante géothermique qui est colonisée par *Curvularia protuberata*, un PGPF qui confère une tolérance à la chaleur à la plante hôte. Toutefois, ni le champignon ni la plante ne peuvent survivre seuls à des températures supérieures à 38 °C (Redman et al. 2002). En outre, seulement des souches du PGPF *C. protuberata* isolés des plantes géothermiques peuvent conférer aux plantes la tolérance à la chaleur (Rodriguez et al. 2008).

Une comparaison des différents champignons endophytes dévoile une autre couche de la spécificité: *C. protuberata* confère la tolérance à la chaleur, mais ni à la maladie, ni au sel. En revanche, *Fusarium culmorum* ne confère que la tolérance au sel et *Colletotrichum 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 définie, 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.

Mode de fonctionnement des différents PGPF associés

Bien que de nombreuses recherches abordent la compréhension des réactions des plantes face au stress, ces études prennent rarement en compte l'association de ces plantes avec leurs partenaires microbiens. La tolérance aux maladies en symbiose ainsi conférée semble impliquer des mécanismes différents en fonction de l'endophyte. Par exemple, la souche non pathogène de PGPF, *Colletotrichum magna*, qui confère la résistance aux maladies, est corrélée à une augmentation des activités de la peroxydase et de la phénylalanine ammoniacque lyase et une augmentation des dépôts de lignine (Redman et al. 1999). Il est intéressant de remarquer que, en l'absence d'attaque de pathogène, cette souche de *Colletotrichum magna* n'active pas les systèmes de défense. En outre, la résistance aux maladies conférée par *Colletotrichum magna* est restreinte aux tissus que le PGPF 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 magna*, 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 thaliana*, qui est une petite plante utilisée comme modèle génétique dans la recherche végétale. Ce PGPF stimule la croissance, la production de biomasse et la quantité de semences de ses hôtes, y compris des gymnospermes et une large variété des plantes monocotylédones et dicotylédones comme le maïs, l'orge, le chou, les tomates, etc. Il favorise également l'absorption du nitrate et du phosphate. De plus, *P. indica* confère la résistance contre différents stress abiotiques (Waller et al. 2005) et biotiques (Stein et al. 2008). Récemment, le mécanisme moléculaire permettant à *P. indica* de stimuler les plantes a été élucidé. La colonisation des racines par *P. indica* engendre chez la plante hôte une création de phospholipases et d'enzymes qui synthétisent le second message (acide phosphatidique), 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 magna* et *P. indica* confèrent aux plantes la résistance aux maladies indiquent qu'un certain nombre de mécanismes différents existent qui n'ont pas encore été élucidés. Ceci justifie une analyse plus complète de la résistance aux maladies d'origine microbienne.

Modes de vie interchangeables et concepts insuffisants

Il y a d'autres preuves qui indiquent que nos concepts de catégorisation actuels entre microbes pathogènes et bénéfiques sont insuffisants. Par exemple, *F. culmorum* a été défini comme un agent pathogène pouvant causer des maladies sur diverses espèces 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, la graminée *Swallenia alexandrae*, mais les isolats des 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 (Marquez et al. 2007; Rodriguez et al. 2008).

La capacité des pathogènes du genre *Colletotrichum* de pouvoir basculer entre les modes de vie d'agents pathogènes et de microbes bénéfiques révèle que nous ne comprenons que très peu la base moléculaire des interactions plantes-microorganismes qui dictent les relations ami-ennemi. En outre, il existe des preuves que certains microbes peuvent être présents dans les plantes sans qu'elles ne 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. 2001). Il semble donc que, selon l'hôte, un certain nombre de microbes peuvent osciller entre le rôle d'ami ou d'ennemi (Bacon et Yates, 2006).

Enquêter sur les communautés microbiennes

Bien que cette discussion ait porté sur les microbes bactériens et fongiques, il est important de souligner que les communautés microbiennes 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-microbe 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-microorganismes. Par exemple, l'isolat Cp4666D de *C. protuberata* qui a été isolé à partir de plantes poussant dans des sols géothermiques, contient un virus ARN double brin (ARN db) qui est nécessaire pour conférer une tolérance de chaleur à ses plantes-hôtes (Marquez et al. 2007). En l'absence du virus, *C. protuberata* Cp4666D peut encore coloniser, mais perd dans un même temps sa capacité à conférer la tolérance à la chaleur à ses plantes hôtes. Par conséquent, dans ce cas, un « ménage-à-trois » (un virus dans un champignon dans une plante) est nécessaire pour conférer la tolérance à la chaleur. Ce résultat inattendu démontre les limites de nos connaissances des interactions plantes-microbes, 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. A l'heure d'aujourd'hui, nous avons une mauvaise connaissance de l'étendue et de la spécificité des associations existantes entre différentes espèces de plantes et certaines familles de microbes. En outre, les preuves actuelles démontrent un niveau de complexité supplémentaire des interactions souche-spécifique au sein des espèces, ce qui suggère l'existence de mécanismes d'associations très spécifiques et complexes entre les plantes et les microbes. Le choix et la sélectivité des associations plantes-microbes et des mécanismes moléculaires qui confèrent la tolérance au stress aux plantes sont encore très mal connus. 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 microbes dans un contexte écologique de diversité au niveau des terrains et au niveau végétal. De l'autre côté, il est évident qu'un nombre de microbes existent déjà dans la nature, ce qui peut être utile pour établir une agriculture à la fois durable et abordable pour tout le monde.

Références

- Alpert P. 2000. The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecology* 151, 5-17.
- Bacon CW, Yates IE. 2006. Endophytic root colonization by fusarium species: histology, plant interactions, and toxicity. In: Schulz BJE, Boyle CJC, Sieber TN, eds. *Microbial root endophytes*. Berlin: Springer-Verlag, 133-152.
- Bano A, Fatima M. 2009 Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Boil. Fert. Soils* 45, 405-413.
- Barassi CA, Ayrault G, Creus CM, Sueldo RJ, Sobero MT. 2006 Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci. Hortic.* 109, 8-14.
- Barriuso J, Ramos Solano B, Manero Gutierrez FJ. 2008 Protection against pathogen and salt stress by four plant growth-promoting rhizobacteria isolated from *Pinus* spp. on *Arabidopsis thaliana*. *Phytopathol* 98, 666-672.
- Bartels D, Sunkar R. 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Science* 24, 23-58.
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RG. 1995. Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell* 7, 1099-1111.
- Brundrett MC. 2006. Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. In: Schulz BJE, Boyle CJC, Sieber TN, eds. *Microbial root endophytes*. Berlin: Springer-Verlag, 281-293.
- Camehl I, Drzewiecki C, Vadassery Y, Shahollari B, Sherameti I, Forzani C, et al. 2011. The OXI1 kinase pathway mediates *Piriformospora indica*-induced growth promotion in *Arabidopsis*. *PLoS Pathogen* 7:e1002051.
- Conn VM, Walker AR, Franco CMM. 2008. Endophytic Actinobacteria induce defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant Microbe Inter.* 21, 208-218.
- De Bary A. 1879. Die Erscheinung Symbiose. In: Trubner KJ, ed. *Vortrag auf der versammlung der naturforscher und aertze zu Kassel*. Strassburg: 1-30.
- Domenech J, Ramos SB, Probanza A, Lucas GJA, Gutierrez MFJ. 2007. Elicitation of systemic resistance and growth promotion of *Arabidopsis thaliana* by PGPRs from *Nicotiana glauca*: a study of the putative induction pathway. *Plant Soil* 290, 43-50.
- Egamberdieva D, Kucharova Z. 2009. Selection for root colonizing bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Boil. Fert. Soil.* 45, 563-571.
- Farr DF, Bills GF, Chamuris GP, Rossman AY. 1989. *Fungi on plants and plant products in the United States*. St Paul, MN: APS Press.
- Freeman S, Rodriguez RJ. 1993. Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a nonpathogenic, endophytic mutualist. *Science* 260, 75-78.
- Glick BR. 2007. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit. Rev. Plant Sci.* 26, 227-242.
- Harrison, MJ. 2005. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Microbiol.* 59, 19-42.
- Hirt H, Garcia AV, Oelmueller R. 2011. AGC kinases in plant development and defense. *Plant Signaling & Behavior* 6:7, 1030-1033.
- Leone A, Perrotta C, Maresca B. 2003. Plant tolerance to heat stress: current strategies and new emergent insight. In: di Toppi LS, Pawlik-Skowronska B, eds. *Abiotic stresses in plants*. London: Kluwer Academic Publishers, 1-22.
- Lugtenberg B, and Kamilova F. 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 63, 541-556.
- Maggio A, Bressan RA, Ruggiero C, Xiong L, Grillo S. 2003. Salt tolerance: placing advances in molecular genetics into a physiological and agronomic context. In: di Toppi LS, Pawlik-Skowronska B, eds. *Abiotic stresses in plants*. London: Kluwer Academic Publishers, 53-70.

- Marquez LM, Redman RS, Rodriguez RJ, Roossinck MJ. 2007. A virus in a fungus in a plant—three way symbiosis required for thermal tolerance. *Science* 315, 513-515.
- Oelmüller R, Sherameti I, Tripathi S, Varma A. 2009. Piriformospora indica, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications. *Symbiosis* 49, 1-17.
- Oldroyd, G. E. D., Harrison, M. J., and Paszkowski, U. 2009. Reprogramming plant cells for endosymbiosis. *Science* 324, 753-754.
- Petrini O. 1996. Ecological and physiological aspects of host specificity in endophytic fungi. In: Redlin SC, Carris LM, eds. *Endophytic fungi in grasses and woody plants*. St Paul, MN: APS Press, 87-100.
- Ramos Solano B, Barriuso Maicas J, Pereyra de la Iglesia MT, Domenech J, Gutierrez Manero FJ. 2008. Systemic disease protection elicited by plant growth promoting rhizobacteria strains: Relationship between metabolic responses, systemic disease protection, and biotic elicitors. *Phytopathology* 98, 451-457.
- Redman RS, Freeman S, Clifton DR, Morrel J, Brown G, Rodriguez RJ. 1999. Biochemical analysis of plant protection afforded by a nonpathogenic endophytic mutant of *Colletotrichum magna*. *Plant Physiology* 119, 795-804.
- Redman RS, Sheehan KB, Stout RG, Rodriguez RJ, Henson JM. 2002. Thermotolerance conferred to plant host and fungal endophyte during mutualistic symbiosis. *Science* 298, 1581.
- Rentel MC, Lecourieux D, Ouaked F, Usher SL, Petersen L, Okamoto H, et al. 2004. OXI1 kinase is necessary for oxidative burst-mediated signaling in Arabidopsis. *Nature* 427, 858-61.
- Rodriguez RJ, Henson J, Van Volkenburgh E, Hoy M, Wright L, Beckwith F, Kim YO, Redman RS. 2008. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME J.* 2, 404-416.
- Sanchez, L., Weidmann, S., Arnould, C., Bernard, A. R., Gianinazzi, S., and Gianinazzi-Pearson, V. 2005. *Pseudomonas fluorescens* and *Glomus mosseae* trigger *DMI3*-dependent activation of genes related to a signal transduction pathway in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 139, 1065-1077.
- Stein E, Molitor A, Kogel KH, Waller F. 2008. Systemic resistance in Arabidopsis conferred by the mycorrhizal fungus *Piriformospora indica* requires jasmonic acid signaling and the cytoplasmic function of NPR1. *Plant Cell Physiol.* 49, 1747-51.
- Stone JK, Bacon CW, White JF. 2000. An overview of endophytic microbes: endophytism defined. In: Bacon CW, White JF, eds. *Microbial endophytes*. New York: Marcel Dekker, Inc, 3-30.
- Tjamos SE, Flemetakis E, Paplomatas EJ, Katinakis P. 2005. Induction of resistance to *Verticillium dahliae* in Arabidopsis thaliana by the biocontrol agent K-165 and pathogenesis-related proteins gene expression. *Mol. Plant Microbe Inter.* 18, 555-561.
- Trotel-Aziz P, Couderchet M, Biagianni S, Aziz A. 2008. Characterization of new bacterial biocontrol agents *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pantoea* and *Pseudomonas* spp. mediating grapevine resistance against *Botrytis cinerea*. *Environ. Exp. Bot.* 64, 21-32.
- Tuberosa R, Grillo S, Ellis RP. 2003. Unravelling the genetic basis of drought tolerance in crops. In: di Toppi LS, Pawlik-Skowronska B, eds. *Abiotic stresses in plants*. London: Kluwer Academic Publishers, 71-122.
- Yildirim E, Taylor AG. 2005. Effect of biological treatments on growth of bean plants under salt stress. *Ann Rep Bean Improv Coop* 48, 176-177.
- Van Hulst M, Pelser M, Van Loon LC, Pieterse CMJ, Ton J. 2006. Costs and benefits of priming for defense in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:5602-5607
- Van Loon LC. 2007. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *European J. Plant Pathol.* 119, 243-254.
- Waller F, Achatz B, Baltrusch H, et al. 2005. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102, 13386-13391.