



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة محمد البشير الإبراهيمي برج بوعريريج

Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi - B.B.A.

كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الارض والكون

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre et de l'Univers

قسم العلوم البيولوجية

Département des Sciences Biologiques



Mémoire

En vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Microbiologie Appliquée

Intitulé

**Actinobactéries : source de substances bioactives à fort
potentiel en lutte biologique antifongique**

Présenté par : Affane Meriem

Righi Houda

Soutenu le :

Devant le jury :

Président : M^{me} BENSEGHIR Hadjira MAA (Université Bordj Bou Arréridj)

Encadrant : M^{me} SOUAGUI Yasmina MCB (Université Bordj Bou Arréridj)

Examineur : M^r SADRATI Nouari MAA (Université Bordj Bou Arréridj)

Année universitaire : 2019/2020



Remerciement

Avant tout nous remercions ALLAH le tout puissant pour le courage, la volonté et la passion qu'il nous a accordé pour réaliser ce travail.

Nous tenons à exprimer toute nos gratitude à Madame Souagui Yasmina pour avoir encadré et dirigé ce travail avec une grande rigueur scientifique, et pour sa disponibilité, sa patience, sa compétence, ses précieux conseils, la confiance qu'il nous a accordé et pour son suivi régulier à l'élaboration de ce mémoire. Merci madame pour les orientations et les encouragements qui nous ont permis de progresser, et d'élargir notre champ de vision du travail de recherche.

Nous adressons également nos sincères remerciements à tous nos Professeurs surtout : Bellik Yuva, Ghoul Mostefa, Meribai Abdelmalek, Benyoucef Nabil, Meziti Asma, Benouadah Zohra pour ses judicieux conseils qui ont contribué à alimenter notre réflexion.

Merci à tous les membres de jury; madame BENSEGHIR pour nous avoir fait l'honneur d'accepter de présider ce jury; Monsieur SADRATI pour avoir accepté d'examiner ce mémoire.

Merci à toutes les personnes qui de diverses façons et à différents moments nous apporté leur aide.



Dédicace

Nous dédions affectueusement ce travail à :

Nos parents pour leur aide, leurs encouragements incessants et leur soutien moral aux moments difficiles. Qu'ils trouvent dans ce travail la preuve modeste d'une reconnaissance infinie et d'un profond amour.

Nos chère grands-mères et grands-pères

Nos sœurs et frères

Nos tantes et oncles

Toute la famille RIGHI et AFFANE

Tous nos amis sans exception

ملخص

تسبب أمراض النبات خسائر في المحاصيل وخسائر اقتصادية كبيرة. وبالتالي ، فإن الهدف الرئيسي من هذا الملخص هو بيان إمكانيات الأكتينوبكتيريا ودورها كعوامل للمكافحة البيولوجية، التربة غنية بالأكتينوبكتيريا والمجموعات البكتيرية الأخرى التي تمتلك إمكانيات قوية في المكافحة البيولوجية لأمراض النبات ، يعتمد التأثير الوقائي الذي تمنحه عوامل المكافحة البيولوجية على المنافسة على العناصر الغذائية الأساسية ، وعلى النشاط المضاد لنمو مسببات الأمراض عن طريق إنتاج المضادات الحيوية أو الإنزيمات و / أو على قدرتها على تحفيز أنظمة الدفاع في النبات المضيف.

توجد الأكتينوبكتيريا في العديد من البيئات مثل التربة والبيئات البحرية والمياه العذبة وفي البيئات القاسية. هذه البكتيريا هي مجموعة وفيرة من الكائنات الحية الدقيقة التي تنتج مجموعة واسعة من المستقلبات الثانوية ، وخاصة الأنواع من جنس *Streptomyces* التي تنتج المضادات الحيوية ومضادات الفطريات والإنزيمات والجزئيات الأخرى النشطة بيولوجيًا وبالتالي تقلل إلى حد ما من أعراض الأمراض النباتية التي تسببها أنواع من الأجناس *Fusarium, Aspergillus, Botrytis, Verticillium, Phytophthora*.

الكلمات المفتاحية

الفطريات الممرضة للنبات ، الأكتينوبكتيريا ، المكافحة البيولوجية ، النشاط المضاد للفطريات.

Résumé

Les phytopathologies causent des pertes en récoltes et des pertes économiques considérables. Ainsi, la présente synthèse bibliographique a pour objectif principal de décrire la potentialité des actinobactéries et leur rôle en tant qu'agents de biocontrôle.

Le sol est riche en actinobactéries et autres groupes bactériens présentent de fortes potentiel dans la lutte biologique contre les maladies phytopathogènes, l'effet protecteur conféré par ces agents de lutte biologique est basé sur la compétition pour les nutriments essentiels, sur l'activité antagoniste vis-à-vis de la croissance des pathogènes via la production d'antibiotiques ou d'enzymes et/ou sur leur capacité à stimuler des systèmes de défense chez l'hôte végétal.

Les actinobactéries sont présentes dans divers habitats écologiques tels que le sol, les milieux marins, les eaux douce et dans les milieux extrêmes. Ces bactéries sont un groupe abondant de micro-organismes qui produisent un large éventail des métabolites secondaires, en particulier les espèces du genre *Streptomyces* qui produisent d'antibiotiques, d'antifongiques, d'enzymes hydrolytiques et autres molécules bioactifs réduisent ainsi de façon plus ou moins significative les symptômes des maladies végétales causées par les espèces de genres : *Fusarium, Aspergillus, Botrytis, Verticillium, Phytophthora*.

Mots clés : champignons phytopathogènes, les actinobactéries, lutte biologique, activité antifongique.

Abstract

Phytopathologies cause crop losses and considerable economic losses. Thus, the main objective of this bibliographic review is to describe the potentiality of actinobacteria and their role as biocontrol agents.

The soil is rich in actinobacteria and other bacterial groups have strong potential in the biological control against phytopathogenic diseases, the protective effect conferred by these biological control agents is based on the competition for essential nutrients, on the antagonist activity against the growth of pathogens via the production of antibiotics or enzymes and / or on their ability to stimulate defense systems in the plant host.

Actinobacteria are present in various ecological habitats such as soil, marine environments, freshwater and in extreme environments. These bacteria are an abundant group of microorganisms that produce a wide range of secondary metabolites, in particular the species of the genus *Streptomyces* which produce antibiotics, antifungals, hydrolytic enzymes and other bioactive molecules thus reduce more or less significantly the symptoms of plant diseases caused by species of the genera: *Fusarium*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Verticillium*, *Phytophthora*.

Key words: phytopathogenic fungi, actinobacteria, biocontrol, antifungal activity.

Liste des figures

Figure	Titre	Page
1	Aspect morphologique d'isolats d'actinobactéries sur gélose amidon caséine.	3
2	Croissance abondante d'isolat d'actinobactéries sur milieu gélose amidon caséine.	4
3	Actinobactéries dans la nature. Illustrations de Gina Lewin.	7
4	Cycle de développement du genre <i>Streptomyces</i> .	13
5	Photographies d'épis de blé fusariés présentant des symptômes de nécroses avec parfois un développement mycélien en surface des épillets et des symptômes d'échaudage.	15
6	Symptômes d'alternariose sur feuilles, tiges, et fruits de tomate.	17
7	Symptômes typiques de mildiou du mil montrant une production de Sporangies, un rabougrissement des plantes et différentes formes de virescences des épis du mil.	18
8	Des exemples représentatifs de sidérophores microbiens et phytosidérophores avec la constante de stabilité de chaque type.	21

Liste des tableaux

Tableau	Titre	Page
I	Classes, ordres et familles du phylum des actinobactéries.	5-6
II	Exemples d'antibiotiques produits par les actinobactéries.	9
III	Exemples d'agents antifongiques produits par les actinobactéries.	10
IV	Le bio-contrôle des maladies fongiques par les actinobactéries non- <i>Streptomyces</i> .	23

Liste des abréviations

ABRIICC: Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran Culture collection

AmB : Amphotéricine B

ARNr 16s : sous unité 16S de l'ARN ribosomal

CRM : Chaîne respiratoire mitochondriale

C. rotundus : *Cyperus rotundus*

Fe: Le fer

GA : l'acide gibbérellique

GC: Guanine Cytosine

IAA : l'acide indole acétique

ISR : Résistance Systémique Induite

L-DAP : L'acide L -diaminopimélique

PDA: Potato Dextrose Agar

pH : Le potentiel d'Hydrogène

Table des matières

Partie bibliographique

Liste des figures

Liste des tableaux

Liste des abréviations

Introduction..... 1

Chapitre I : Les actinobactéries

I.1. Historique 2

I.2. Caractéristiques générales des actinobactéries 3

I.3. Classification des actinobactéries 4

I.4. Ecologie et distribution dans la nature des actinobactéries..... 6

I.5. Les actinobactéries sources de produits naturels 7

I.5.1. Actinobactéries sources d'antibiotiques..... 8

I.5.2. Actinobactéries sources d'antifongiques..... 9

I.5.3. Actinobactéries sources d'insecticides..... 11

I.5.4. Actinobactéries sources de bioherbicides 11

I.6. Rôle des actinobactéries en amélioration de la qualité des sols agricoles. 11

I.7. Le genre *Streptomyces* 12

I.7.1 Cycle de vie de *Streptomyces*. 13

Chapitre II : Les champignons phytopathogènes et la lutte biologique

II.1. Phytopathologies de quelques plantes et les champignons responsables..... 14

II.2.1. La fusariose 14

II.2.2. Alternariose 16

II.2.3. Mildiou 17

II.3. La lutte biologique. 18

II.3.1. Intérêt de la lutte biologique dans le contrôle des phytopathologies. 19

II.3.2. La lutte biologique une alternative à l'utilisation des pesticides..... 19

II.3.3 Mécanismes d'action d'un agent de lutte biologique 19

II.3.3.1. Antibiose..... 19

II.3.3.2. Compétition 20

II.3.3.3. Parasitisme	20
II.3.3.4. Induction des systèmes de résistance de la plante hôte.....	20
II.3.3.5. Diminution de l'agressivité du pathogène	20
II.3.3.6. Production des sidérophores.....	20
Chapitre III. Les actinobactéries et la lutte biologique	
III.1. Les actinobactéries agents de biocontrôle	22
III.2. <i>Streptomyces</i> agent de biocontrôle.....	24
Conclusion et perspectives	26
Références bibliographique	

Introduction

Introduction

Les champignons occupent une place importante parmi les microbes phytopathogènes et constituent une menace persistante pour l'agriculture, l'horticulture et les forêts. Toutes les cultures doivent être protégées de cette menace par des composés antifongiques, des agents de lutte biologique, des pratiques agricoles, le développement de cultivars résistants ou toute combinaison de ces mesures (**Van Der Does et Rep, 2017**).

La lutte biologique est l'une des méthodes prometteuse, elle consiste en l'utilisation des microorganismes antagonistes. Parmi ces derniers les actinobactéries qui sont connus pour leurs capacités métaboliques, en particulier le genre *Streptomyces*. Ils semblent être de bons candidats comme agents de lutte biologique (**Aouar et al., 2019**). Ils sont connus pour leur production de métabolites bioactifs (**Tao et al., 2019**). Leur capacité à coloniser la rhizosphère et les racines des plantes, à contrôler les microorganismes phytopathogènes, tous ces caractères sont important pour la réussite du biocontrôle (**Aouar, 2012**).

Les actinobactéries sont des bactéries à Gram positif caractérisées par un génome à haute teneur en GC%. La plupart des membres de ce groupe sont des micro-organismes saprophytes vivant dans le sol et sont abondants dans la rhizosphère. Cet environnement est considéré comme une source riche pour l'isolement des agents de biocontrôle (**Aouar et al., 2012**).

Streptomyces est le genre dominant dans le groupe des actinobactéries, leurs espèces étant connues comme productrices d'antibiotiques naturels, d'agents antitumoraux, d'enzymes et d'autres métabolites. De plus, les expériences réalisées dans les dernières années ont permis l'accumulation de preuves que des souches de *Streptomyces* spp. ont des effets antifongiques contre divers agents pathogènes du sol et des cultures, y compris *Curvularia* spp., *Aspergillus niger*, *Helminthosporium* spp., *Fusarium* spp., *Alternaria* spp., *Phytophthora capsici*, *Colletotrichum* spp., *Rhizoctonia* spp., *Penicillium* spp., *Cercospora canescens*, *Diaporthe citri*, *Magnaporthe* spp., (**Ursan et al., 2018**).

L'objectif principal de la présente synthèse bibliographique est de montrer la potentialité des actinobactéries pour la production de biofongicides importants en agriculture, et leur utilisation comme agents de lutte biologique contre les champignons phytopathogènes.

Chapitre I

Les actinobactéries

Chapitre I. Les actinobactéries

I.1. Historique

L'histoire des actinobactéries peut être divisée en 5 grandes périodes. La première période qui va de 1877 à 1890, a été nommée « période médicale » du fait que l'intérêt porté à ces microorganismes était dû presque exclusivement aux propriétés pathogènes qu'on leur attribuait (**Belyagoubi, 2014**).

La seconde période (1900-1940) se rapporte à la mise en évidence et à l'étude des actinobactéries du sol, avec les travaux de **Rossi-Doria** (1890-1891), **Gasparini** (1891-1894), **Krainsky** (1914), **Waksman** (1919), **Lieske** (1921), **Orskov** (1925), **Jensen** (1931-1933) et **Krassinikov** (1938). Elle couvre la découverte des conditions saprophytiques d'habitat des actinobactéries et les premières tentatives pour distinguer deux groupes : les pathogènes et les saprophytes (**Belyagoubi, 2014**).

L'époque suivante est celle de la découverte des antibiotiques produits par les actinobactéries. Elle commence en **1940** et le nom de **Waksman** lui est indiscutablement lié avec la découverte, en 1944, de la streptomycine produite par *Streptomyces griseus*. Cette période a résulté en un accroissement brusque du nombre d'espèces décrites (**Belyagoubi, 2014**).

Ainsi, la période suivante (1940-1970) peut être définie comme une période de développement de critères morphologiques et biochimiques pour la classification des actinobactéries, en parallèle avec la meilleure compréhension de la physiologie de ces bactéries de leur intérêt pour la production de métabolites secondaires et leur potentialité de biodégradation de composés organiques (**Belyagoubi, 2014**).

Enfin, depuis les années 1960, l'essor des méthodes de génétique, initiées par **Hopwood** (**Chater, 1999 ; Hopwood, 1973**) puis de génomique (**Hopwood, 2003**) a révolutionné la classification des espèces (**Ventura, 2007**) puis les méthodes de découverte de métabolites secondaires (**Donadio, 2002**) et d'exploration du potentiel biotechnologique de ces microorganismes (**Belyagoubi, 2014**).

1.2. Caractéristiques générales des actinobactéries

Les actinobactéries sont des bactéries à Gram positif, aérobies, formant des spores, appartenant à l'ordre des *Actinomycetales* caractérisées par une croissance du mycélium aérien et de substrat avec un (GC%) élevé (**Chaudhary et al., 2013**).

Ils se reproduisent par fission binaire ou en produisant des spores ou des conidies. L'aspect morphologique des actinobactéries (**figure1**) est compact, souvent coriace, donnant un aspect conique avec une surface sèche sur les milieux de culture et sont souvent recouverts de mycélium aérien (**Anandan et al.,2016**).

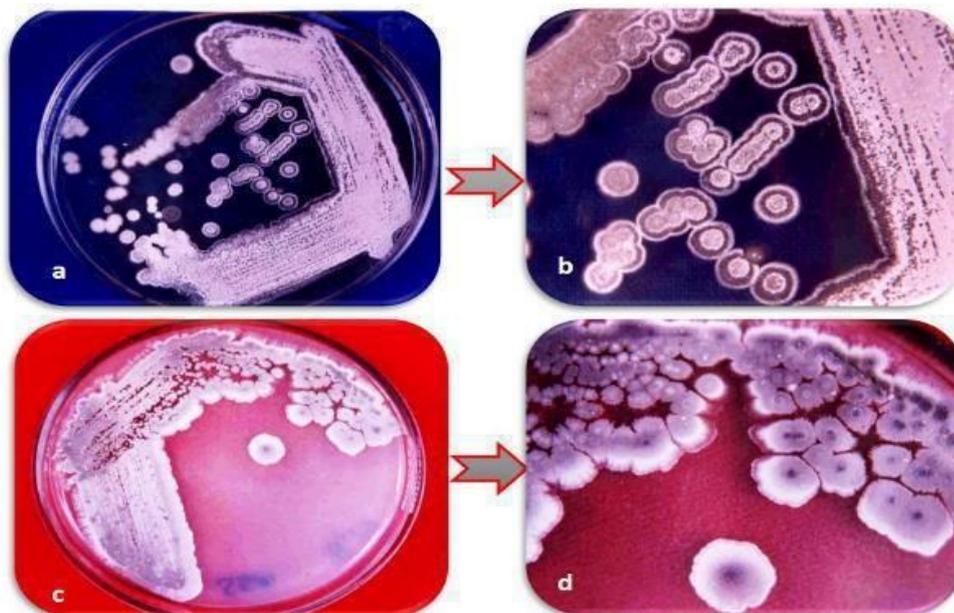


Figure 1. Aspect morphologique d'isolats d'actinobactéries sur gélose amidon caséine. (a) et (c) Tapis mycéliens des isolats actinobactériens. (b) et (d) Morphologie des colonies individuelles (**Anandan et al., 2016**).

Le mycélium aérien est généralement plus épais que le mycélium du substrat (**figure 2a**). Il montre une différenciation suffisante pour qu'un assortiment divers d'isolats puisse être séparé en un certain nombre de groupes ayant des caractéristiques morphologiques similaires. Ceci est désigné comme l'un des critères les plus importants pour la classification du genre *Streptomyces*. Le mycélium de substrat des actinobactéries varie en taille, en forme et en épaisseur (**figure 2b**) (**Anandan et al., 2016**).

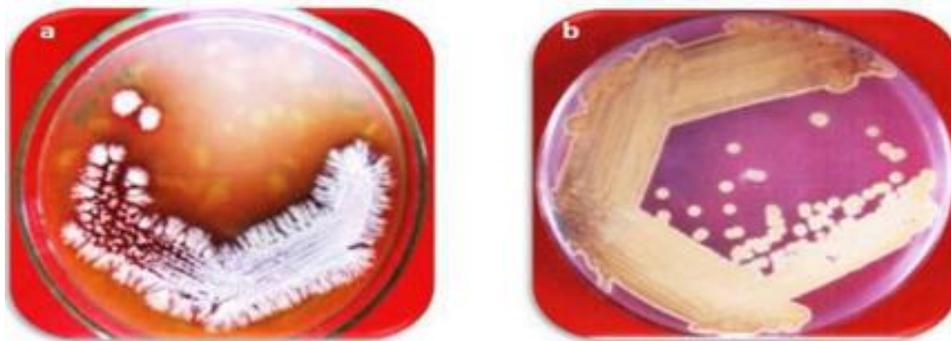


Figure 2. Croissance abondante d'isolat d'actinobactéries sur milieu gélose amidon caséine (a) Mycélium aérien ; (b) Verso (revers) de la boîte montrant le mycélium du substrat (Anandan et al., 2016).

Les actinobactéries représentent l'une des plus grandes unités taxonomiques parmi les 18 principales lignées actuellement reconnues dans le domaine des bactéries. Le nom « Actinomycètes » est dérivé du grec « aktis » (rayon) et « mykes » (champignon), ayant les caractéristiques des bactéries et des champignons (Chaudhary et al., 2013).

Les actinobactéries sont des producteurs potentiels d'antibiotiques et d'autres composés utiles en thérapeutique. Les métabolites secondaires bioactifs produits par les actinobactéries comprennent les antibiotiques, les agents antitumoraux, les agents immunosuppresseurs et les enzymes. Ces métabolites sont connus pour posséder des propriétés antibactériennes, antifongiques, antioxydantes, neuritogènes, anti-cancéreuses, anti-algales, anti-helminthiques, anti-paludéennes et anti-inflammatoires (Chaudhary et al., 2013).

I.3. Classification des actinobactéries

Les différentes éditions du Manual de Bergey ont apporté des définitions actualisées des actinobactéries avec des données fournies par des travaux récents par rapport à l'époque de chaque édition. Selon la classification du « Taxonomic Outline of The Prokaryotes Bergey's Manual of systematic Bacteriology », deuxième édition 2004 (Garrity et al., 2004), le phylum des *Actinobacteria* est constitué d'une seule classe dénommée également "*Actinobacteria*". Celle-ci a été décrite par Stackebrandt (Stackebrandt et al., 1997).

Selon le Bergey's Manual de 2012, la définition des actinobactéries est restée la même. Mais sur la base des données de la biologie moléculaire notamment le séquençage du gène codant pour l'ARN16s, la classification des actinobactéries a subi un profond remaniement. Ces microorganismes sont classés actuellement dans le règne des *Prokaryotae*, le phylum des *Actinobacteria* et la classe des *Actinobacteria* également.

Cependant, l'ordre des *Actinomycetales* a été subdivisé en plusieurs ordres (*Actinomycetales*, *Streptomycetales*, *Micromonosporales*, *Micrococcales*...etc) (Goodfellow et al., 2012).

Actuellement, l'ordre des *Actinomycetales* est un petit ordre regroupant peu de genres, dont *Actinomyces*. Ce dernier représente le genre anaérobie strict est pathogène pour l'homme. Les *Actinobacteria* sont classées, depuis 2012, dans 15 ordres, 43 familles et 203 genres, dont les plus répandus sont présentés dans le **tableau I** (Goodfellow et al., 2012).

Tableau I : Classes, ordres et familles du phylum des actinobactéries (Goodfellow et al., 2012).

Classes	Ordres	Familles
<i>Actinobacteria</i>	<i>Actinomycetales</i>	<i>Actinomycetaceae</i>
	<i>Actinopolysporales</i>	<i>Actinopolysporaceae</i>
	<i>Bifidobacteriales</i>	<i>Bifidobacteriaceae</i>
	<i>Catenulisporales</i>	<i>Catenulisporaceae, Actinospicaceae</i>
	<i>Corynebacteriale</i>	<i>Corynebacteriaceae, Dietziaceae</i> <i>Mycobacteriaceae, Nocardiaceae</i> <i>Segniliparaceae, Tsukamerullaceae</i>
	<i>Frankiales</i>	<i>Frankiaceae, Acidothermaceae, Nokamurellaceae</i> <i>Cryptosporangiaceae, Geodermatophilaceae</i>
	<i>Glycomycetales</i>	<i>Glycomycetaceae</i>
	<i>Jiangellales</i>	<i>Jiangellaceae</i>
	<i>Kineosporales</i>	<i>Kineosporaceae</i>
	<i>Micrococcales</i>	<i>Micrococcaceae, Beutenbergiaceae</i> <i>Bogoriellaceae, Brevibacteriaceae</i> <i>Cellulomonadaceae, Dermabacteriaceae</i> <i>Dermacoccaceae, Dermatophilaceae</i> <i>Intrasporangiaceae, Jonesiaceae</i> <i>Micobacteriaceae, Promicomonosporaceae</i> <i>Rarobacteriaceae, Ruaniaceae</i>
	<i>Micromonosporales</i>	<i>Micromonosporaceae</i>
	<i>Propionibacteriales</i>	<i>Propionibacteriaceae, Nocardidoidaceae</i>

Tableau I : Classes, ordres et familles du phylum des actinobactéries (Goodfellow et al., 2012).

Classes	Ordres	Familles
<i>Actinobacteria</i>	<i>Pseudonocardiales</i>	<i>Pseudonocardiaceae</i>
	<i>Streptomycesales</i>	<i>Streptomycetaceae</i>
	<i>Streptosporangiales</i>	<i>Streptosporangiaceae</i>
	<i>Pseudonocardiales</i>	<i>Pseudonocardiaceae</i>
	<i>Streptomycesales</i>	<i>Streptomycetaceae</i>
	<i>Streptosporangiales</i>	<i>Streptosporangiaceae, Nocardiaceae, Thermomonosporaceae</i>
<i>Acidimicrobiia</i>	<i>Acidimicrobiales</i>	<i>Actinomicrobiaceae</i>
<i>Nitriliruptoria</i>	<i>Nitriliruptorales</i>	<i>Nitriliruptoraceae</i>
	<i>Euzebyales</i>	<i>Euzebyaceae</i>
<i>Rubrobacteria</i>	<i>Rubrobacterales</i>	<i>Rubrobacteraceae</i>
<i>Thermophilia</i>	<i>Thermophilales</i>	<i>Thermophilaceae</i>
	<i>Solirubrobacterales</i>	<i>Solirubrobacteraceae, Conexibacteraceae, Patulibacteraceae</i>

I.4. Ecologie et distribution dans la nature des actinobactéries

Historiquement, les actinobactéries étaient largement considérées comme des bactéries du sol mais sont maintenant reconnues comme étant cosmopolites ; on les trouve dans pratiquement tous les écosystèmes, avec une distribution couvrant la majeure partie de la planète. Ils sont abondants dans le sol, en particulier dans les environnements à pH plus élevé, et dans les écosystèmes marins et d'eau douce (Lewin et al., 2016).

Leur présence dans des environnements extrêmes spécialement dans la région cryophile, par exemple des sols prélevés en Antarctique et même des sols désertiques a été signalée (Chaudhary et al., 2013).

Les actinobactéries sont également associées à des hôtes eucaryotes dans diverses niches, telles que l'exosquelette de certaines fourmis tropicales, les poumons et la peau des mammifères, ainsi que les racines et les tissus internes des plantes (figures 3). Certains genres, dont *Streptomyces*, *Kineococcus* et *Mycobacterium*, couvrent divers écosystèmes comme le sol et les milieux d'eau douce. D'autres, comme *Atopobium*, *Bifidobacterium*, *Kocuria* et *Rothia*, vivent en associations à des hôtes eucaryotes (Lewin et al., 2016).

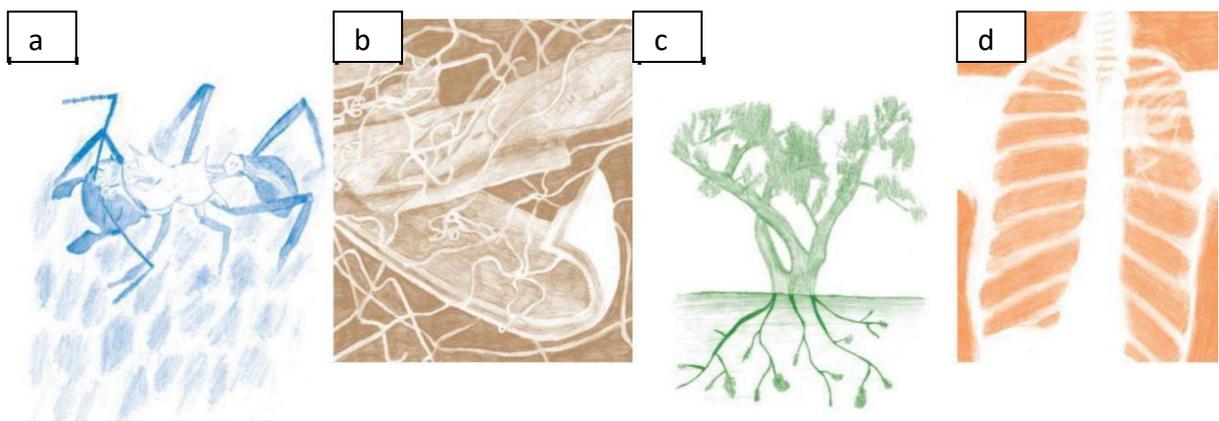


Figure 3. Actinobactéries dans la nature. (a) Une fourmi coupeuse de feuilles *Acromyrmex* dans son champignon couvert de bactéries blanches *Pseudonocardia* ; (b) Une souche de *Streptomyces* poussant sur la biomasse végétale en décomposition ; (c) Nodules de *Frankia* sur les racines d'un olivier russe ; (d) Radiographie montrant un poumon sain à gauche et *Mycobacterium tuberculosis* à droite. Illustrations de Gina Lewin (Lewin et al., 2016).

I .5. Les actinobactéries sources de produits naturels

Les actinobactéries sont notables en tant que source microbienne de produits naturels bioactifs, comme les antibiotiques (l'érythromycine, daptomycine), les composés anticancéreux (adriamycine et bléomycine), les immunosuppresseurs (FK-506 et rapamycine), les agents de lutte contre les insectes, l'ivermectine et le spinosad (mélange de spinosyne A et spinosyne D) (Tao et al., 2019).

I.5.1. Actinobactéries sources d'antibiotiques

Les actinobactéries ont une grande importance dans le domaine de la biotechnologie, en tant que producteurs d'une pléthore de métabolites secondaires bioactifs avec de nombreuses applications industrielles, médicales et agricoles (Ait Barka et al., 2016).

Les premiers antibiotiques découverts étaient l'actinomycine de *Streptomyces antibioticus* en 1940, streptothricine de *Streptomyces lavendulae* en 1942 et la streptomycine de *Streptomyces griseus* en 1944, qui ont tous été découverts par Waksman et ses collègues (Ait Barka et al., 2016).

Les classes majeures d'antibiotiques cliniques produits par les actinobactéries sont les suivantes: aminosides (néomycine, kanamycine, streptomycine), les angucyclines (auricine; aussi, les agents antitumoraux comme la landomycine et moromycine), ansamycines (rifamycine, geldanamycine), les anthracyclines (principalement des agents antitumoraux, par exemple, daunorubicine), β -lactames (céphamycines) et l'important inhibiteur de β -lactamase l'acide clavulanique, chloramphénicol, glutarimides (cycloheximide), glycopeptides (vancomycine, teichoplanine), lipopeptides (daptomycine), macrolides (érythromycine, tylosine, clarithromycine), oxazolidinones (cyclosérine), les streptogramines (streptogramine) et les tétracyclines (Ait Barka et al., 2016).

La capacité de production individuelle des actinobactéries peut varier énormément. Certaines espèces de *Streptomyces* produisent un seul antibiotique, tandis que d'autres produisent une gamme de différents composés (Tableau II) (Ait Barka et al., 2016).

Tableau II : Exemples d'antibiotiques produits par les actinobactéries (Ait Barka et al., 2016).

Espèces	Antibiotiques
<i>Verrucosipora</i> spp.	Abyssomicine
<i>Micromonospora</i> spp.	Clostomicine
<i>Saccharopolyspora erythraea</i>	Erythromycine
<i>Marinispora</i> spp.	Marinomycine
<i>Nocardia lurida</i>	Ristocétine

Tableau II : Exemples d'antibiotiques produits par les actinobactéries (Ait Barka et al., 2016).

Espèces	Antibiotiques
<i>Amycolatopsis orientalis</i>	Vancomycine
<i>Streptomyces griseus</i>	Cycloheximide
<i>Streptomyces</i> spp.	Pristinamycine
<i>Streptomyces mediterranei</i>	Rifamycine
<i>Streptomyces aureofaciens</i>	Tétracycline
<i>Streptomyces niveus</i>	Novobiocine

I.5.2. Actinobactéries sources d'antifongiques

La fréquence des maladies fongiques invasives a considérablement augmenté au cours des dernières années en raison du nombre croissant de patients immunodéprimés. *Candida* sp. et *Aspergillus* sp. sont les principaux agents pathogènes pouvant entraîner de graves complications infectieuses, en particulier chez les patients neutropéniques, les receveurs de greffes de cellules souches hématopoïétiques allogéniques ou en cas de transplantations d'organes solides, ainsi que les patients dans les unités de soins intensifs présentant de multiples facteurs de risque (par exemple, antibiotiques à large spectre, insuffisance rénale, dialyse, intubation à long terme) (Gangneux et al., 2018).

L'Amphotéricine B, a été isolé par Dutcher et ses collaborateurs à partir d'une culture de *Streptomyces nodosus*. IL a été largement utilisé pour traiter les infections fongiques systémiques. Elle est active sur la plupart des levures et champignons filamenteux : *Candida*, *Aspergillus*, *Trichosporon*. De plus fluconazole est indiqué pour le traitement des candidoses superficielles (oropharyngées, oesophagiennes ou vaginales), des candidoses disséminées, des méningites à cryptocoques (Kouidhiet al., 2010).

La kasugamycine est un métabolite bactéricide et fongicide sécrété par *Streptomyces kasugaensis* elle agit comme un inhibiteur de la biosynthèse des protéines chez les micro-organismes mais pas chez les mammifères. La kasugamycine systémique active a été commercialisée pour lutter contre le souffle du riz (*Pyricularia oryzae cavara*) et les maladies bactériennes de *Pseudomonas* dans plusieurs cultures (Ait Barka et al., 2016).

En 1965, Isono et *al.*, ont isolé les premiers membres d'une nouvelle classe de fongicides naturels, les polyoxines B et D, à partir des métabolites de *Streptomyces cacaoivar. asoensis*. Ces substances agissent en interférant avec la synthèse de la paroi cellulaire fongique en inhibant la chitine synthase. La polyoxine B est appliquée contre un certain nombre de champignons pathogènes dans les fruits, les légumes et les plantes ornementales, tandis que la polyoxine D est utilisée pour contrôler *Rhizoctonia solani* l'agent causal de la brûlure de la gaine du riz (Ait Barka et *al.*, 2016).

En 1968, la famille de validamycine a été détectée par des chercheurs à Takeda Industries Chimique dans un essai en serre pour le traitement de la brûlure de la gaine des plantes de riz causée par le champignon *Rhizoctonia solani*. La validamycine A est la plus active composant du complexe, a été isolé de *Streptomyces hygrosopicus var. limoneus*. Dans la cellule fongique, la validamycine est convertie à la validoxylamine A, un inhibiteur particulièrement puissant du tréhalose qui supprime la dégradation du tréhalose intracellulaire. Le tréhalose joue un rôle essentiel dans le transport du glucose chez les insectes et les champignons. Ce mode d'action confère à la validamycine A une sélectivité biologique, car les vertébrés ne dépendent pas de l'hydrolyse du tréhalose pour leur métabolisme (Ait Barka et *al.*, 2016).

Tableau III : Exemples d'agents antifongiques produits par les actinobactéries (Ait Barka et *al.*, 2016, Manivasagan et *al.*, 2014).

Espèces	Agents antifongiques
<i>Nocardia dassonvillei</i>	N-(2-hydroxyphenyl)-2-phenazinamine(NHP)
<i>Actinomadura</i> sp.	Chandrananimycine
<i>Nocardia transvalensis</i>	Transvalencine
<i>Streptomyces nodosus</i>	Amphotericine B
<i>Streptomyces venezuelae</i>	Chloramphenicole
<i>Streptomyces griseus</i>	Candicidine

I. 5.2. Actinobactéries sources d'insecticides

Les actinobactéries sont une source d'agents de lutte contre les insectes, l'ivermectine et le spinosad (mélange de spinosyne A et spinosyne D) (Tao et al., 2019). Le spinosad a un nouveau mode d'action sur le système nerveux des insectes qui est distinct de celui des autres insecticides. De plus il présente une faible toxicité pour les mammifères et un profil environnemental très favorable. Son utilisation en agriculture est approuvée par plusieurs pays (Tao et al., 2019).

Les spinosynes sont issus de la fermentation de *Saccharopolyspora spinosa*, se sont des lactones macrocycliques dérivées de polycétides contenant un noyau tétracyclique. Les composants de Spinosyne diffèrent les uns des autres par les degrés de méthylation sur le polycétide ou les désoxysucres, les plus actifs sont les spinosynes A et D (Tao et al., 2019).

I.5.3. Actinobactéries sources de bioherbicides

Une autre application intéressante des actinobactéries est l'utilisation de leurs métabolites secondaires comme herbicides. *Streptomyces saganonensis* produit des herbicidines et des herbimycines qui contrôlent les mauvaises herbes monocotylédones et dicotylédones. Anisomycine est produit par *Streptomyces* sp., peut inhiber la capacité des plantes à synthétiser la chlorophylle. De même, le bialaphos, un métabolite de *Streptomyces viridochromogenes*, est largement utilisé pour lutter contre les herbes indésirables en inhibant la synthèse de la glutamine (Anandan et al., 2016).

De plus, la phthoxazoline, l'hydantocidine et l'homoalanosine de *Streptomyces* sp., peuvent contrôler plusieurs herbes. Dhanasekaran et autres ont rapporté que *Streptomyces* sp., avait la capacité d'inhiber la croissance d'*Echinochilora crus-galli*. De même, *Streptomyces* sp. KA1-3, KA1-4, KA1-7 et KA23A se sont révélés très efficaces contre *C. rotundus* (Anandan et al., 2016).

I.6. Rôle des actinobactéries en amélioration de la qualité des sols agricoles

Les actinobactéries sont remarquablement connus pour leur capacité à produire divers groupes de métabolites secondaires bioactifs, notamment des antimicrobiens, des agents immunosuppresseurs, des antioxydants, des enzymes et des hormones de croissance végétale. Beaucoup d'entre eux sont signalés comme endophytes dans diverses plantes ou comme habitants du sol rhizosphérique. Dans ce contexte, plusieurs études ont rapporté les traits favorisant la croissance des actinobactéries en raison de leur capacité à solubiliser les phosphates, fixer l'azote et produisent des phytohormones telles que l'acide indole acétique

(IAA) et l'acide gibbérélique (GA). Donc sur la base de ces propriétés, l'application potentielle des actinobactéries pour améliorer la fertilité globale du sol est recommandée (AbdElgawad *et al.*, 2019).

Frankia, une actinobactérie fixatrice d'azote polyvalente dans les non-légumineuses dans des conditions à la fois symbiotiques et libres. Il infecte les cellules racinaires des plantes actinorhiziennes soit par infection intracellulaire des poils racinaires, soit par invasion des racines intercellulaires. En plus, plusieurs autres actinobactéries endophytes ont la capacité de fixer l'azote comme *Arthrobacter*, *Agromyces*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Micromonospora*, *Propionibacteria* et *Streptomyces* (Sathya *et al.*, 2017).

Nocardiopsis, une actinobactérie endophyte associée à la mandarine, a enregistré la plus forte production d'IAA. *Streptomyces atrovirens*, *Streptomyces olivaceoviridis*, *Streptomyces rimosus*, *Streptomyces rochei* et *Streptomyces viridis* ont produit des IAA qui ont montré une amélioration de la germination des graines et de l'allongement et de la croissance des racines. L'IAA déclenche également la différenciation cellulaire et la sporulation chez *Streptomyces atroolivaceus*. Les métabolites comme l'acide pteridic A et B produit par *Streptomyces hygrosopicus TP_A045* ont montré une activité semblable à celle de l'auxine et induisant un allongement des racines chez le haricot. Par conséquent, le potentiel de production de phytohormone et les métabolites avec l'activité d'imitation de la phytohormone des actinobactéries peuvent être exploités pour améliorer la productivité des cultures non seulement des légumineuses mais aussi d'autres cultures (Sathya *et al.*, 2017).

De plus les capacités biodégradatrices des actinobactéries concernent les substrats organiques les plus difficiles à dégrader car peu solubles dans l'eau (hydrocarbures, phénols et d'autres composés récalcitrants), ces bactéries jouent un rôle important dans la dégradation de la matière organique naturelle et donc un rôle dans le recyclage des biopolymères complexes (Lin *et al.*, 2005).

I.7. Le genre *Streptomyces*

Streptomyces est le plus grand genre d'*Actinobacteria* et le genre type de la famille des *Streptomycetaceae*. Plus de 500 espèces de bactéries *Streptomyces* ont été décrites. Les espèces de *Streptomyces* sont des bactéries chimiorganotrophes, à Gram-positif filamenteuses. Ils ont des génomes à haute teneur en GC de 69 à 78%. Les filaments et les spores sont très petits, généralement de 1 µm ou moins de diamètre. Les spores sont formées par la fragmentation des filaments et sont portées en chaînes droites, ondulées ou hélicoïdales (Hasani *et al.*, 2014).

Les colonies ont une croissance lente et ont souvent une odeur semblable à celle du sol en raison de la production d'un métabolite volatil, la géosmine. Tout d'abord, les colonies ont une surface relativement lisse, mais plus tard, elles développent une trame de mycélium aérien qui peut apparaître floconneuse, granulaire, poudreuse ou veloutée. Ils produisent une grande variété de pigments responsables de la couleur du mycélium végétal et aérien. Les espèces de *Streptomyces* sont non mobiles, à catalase positive, réduisent les nitrates en nitrites et dégradent l'adénine, l'esculine, la caséine, la gélatine, l'hypoxanthine, l'amidon et la L-tyrosine. Le peptidoglycane de la paroi cellulaire contient des quantités importantes d'acide L- diaminopimélique (L-DAP) (Hasani *et al.*, 2014).

I.7.1. Cycle de vie des *Streptomyces*

Le genre *Streptomyces* se distingue par un cycle de vie sur milieux solides (sols naturels ou gélose en laboratoire) qualifié de complexe. Le cycle « commence » avec une spore qui, dans des conditions favorables, va germer et croître en un mycélium végétatif qui va s'étendre et puiser dans son environnement des substances nutritives. Quand les conditions deviennent limitantes en substrat, un second type de mycélium se développe sur le premier. Celui-ci est dit aérien et se sert des réserves du mycélium basal pour se développer. Les extrémités de ce mycélium aérien vont ensuite se différencier, elles aussi, en chaînes de préspores puis en spores uniques qui seront disséminées et pourront recommencer un nouveau cycle (Figure4) (Drago, 2015).

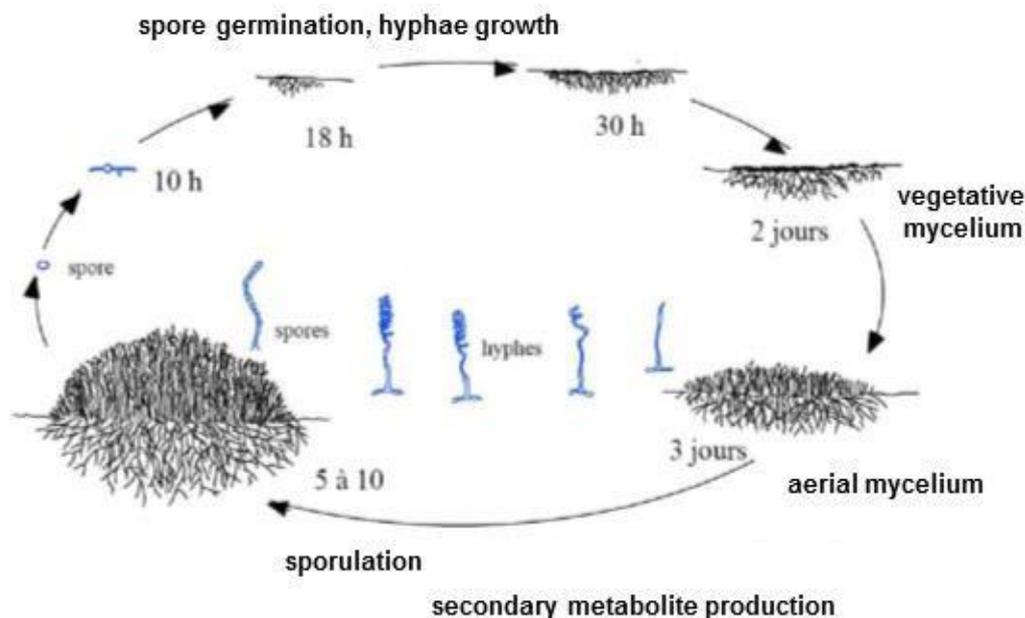


Figure 4. Cycle de développement du genre *Streptomyces* (Drago, 2015).

Chapitre II

Les champignons phytopathogènes et la lutte biologique

Chapitre II. Les champignons phytopathogènes et la lutte biologique

Les champignons phytopathogènes réduisent de façon importante la productivité des cultures dans le monde entier, causant des pertes économiques importantes. La fusariose est l'une des maladies fongiques rencontrées en Algérie, elle est à l'origine de pertes économiques considérables. La fusariose s'attaque à plusieurs cultures telles que les lentilles, le palmier dattier et le pois chiches. Les agents pathogènes responsables de cette maladie appartiennent au genre *Fusarium* spp. . D'autres champignons s'attaquent aux cultures, tels que *Botrytis fabae*, *Botrytis cinerea*, *Drechslera*, *Bipolaris* et *Verticillium dahliae* (Aouar et al., 2019).

En Algérie, la fève occupe une place prédominante dans la culture des légumineuses alimentaires. Elle participe à l'amélioration de la fertilisation du sol grâce à sa capacité à fixer l'azote atmosphérique. Cette culture est sujette à plusieurs maladies. La maladie des taches chocolat associée à *Botrytis fabae* est l'une des maladies les plus destructives sur culture de fève en Algérie (Aouar, 2012).

Dans la région du Maghreb (Libye, Tunisie, Algérie, Maroc), les pertes dues aux maladies des taches chocolat peuvent atteindre 60 à 80% sur les cultivars sensibles (Bouhassan et al., 2004).

La culture de l'olivier représente une place importante dans l'agriculture de nombreux pays du bassin Méditerranéen. L'oléiculture algérienne est constituée d'environ 20 millions d'arbres sur une superficie d'environ 207.822 hectares. L'olivier est sensible à de nombreuses maladies entre autres la verticilliose causée par le champignon du sol *Verticillium dahliae*. Cette maladie vasculaire apparue depuis quelques années présente une menace sérieuse pour l'oléiculture en Algérie (Bellahcene et al., 2005).

II.1. Phytopathologie de quelques plantes et les champignons responsables

II-1.1. La fusariose

Les espèces du genre *Fusarium* (*Fusarium* sp.) sont communément associées aux végétaux supérieurs et font partis des champignons les plus rencontrés dans les écosystèmes terrestres et les plus fréquemment isolés par les phytopathologistes. Le genre *Fusarium* comprend certaines des espèces de champignons phytopathogènes d'importance économique des plus grandes pour l'agriculture et l'horticulture. La diversité des hôtes infectés par *Fusarium* sp. Le nombre de taxa pathogènes et les types d'habitats dans lesquels ils sont présents en font un cas particulier en phytopathologie. Ainsi, les *Fusaria* phytopathogènes

sont rencontrés aussi bien dans les sols cultivés des régions tempérées que des régions tropicales. Dans les régions tempérées, de nombreuses cultures sont attaquées par les *Fusaria* engendrant des dégâts économiques conséquents (Dossa et al., 2019).

Ainsi *Fusarium graminearum* est l'espèce principale responsable de la fusariose du blé (Figure 5) (Siou, 2013), *Fusarium solani* var. *Coeruleum* sur la pomme de terre (Mecteau et al., 2008), *Fusarium oxysporum* f. sp. *lactucae* sur la laitue (Ferrocino et al., 2013), *Fusarium graminearum* sur le maïs (Scauftaire et al., 2011) et *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* sur la tomate (Gnancadja et al., 2015) font subir de lourdes pertes à ces cultures (Dossa et al., 2019).

A titre d'exemple, les *Fusaria* ont occasionnés 2,7 milliards de dollars de perte en production de blé dans les états du Nord et du Centre des Etats-Unis entre 1998 et 2002. En zone tropicale, les maladies causées par des espèces du genre *Fusarium* sont également nombreuses et provoquent des pertes conséquentes sur des cultures qui revêtent un rôle économique central. Il s'agit de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* sur le bananier, *Fusarium xylarioides* sur le caféier, *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* sur le cotonnier, *Fusarium subglutinans* sur l'ananas, *Fusarium verticillioides* sur la canne à sucre et *Fusarium moniliforme* sur le riz. Par ailleurs en Afrique, la fusariose vasculaire du palmier à huile provoquée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis* est la principale maladie qui affecte cette grande culture, causant jusqu'à 70% de mortalité en plantation (Dossa et al., 2019).

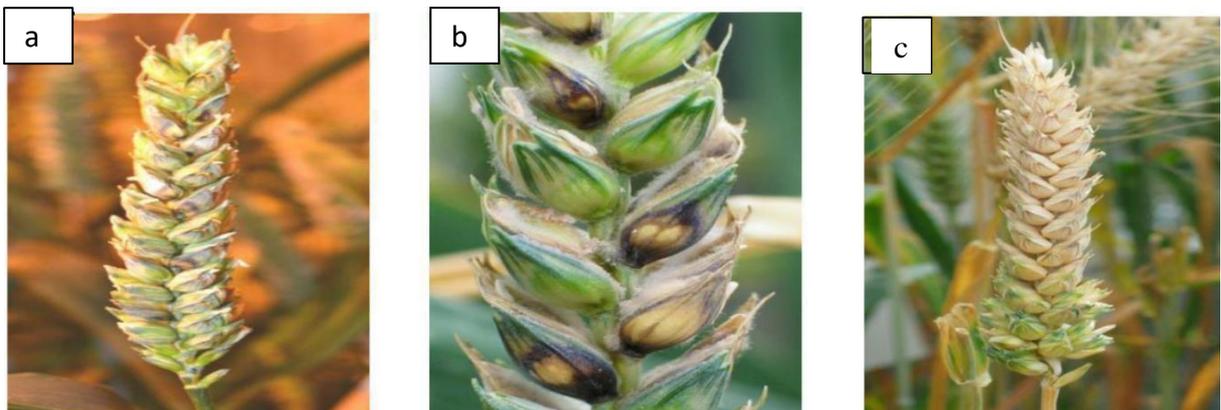


Figure 5 : Photographies d'épis de blé fusariés présentant des symptômes de nécroses (a) avec parfois un développement mycélien en surface des épillets (b) et des symptômes d'échaudage (c) (Siou, 2013).

II.1.2. Alternariose

Le genre *Alternaria* comprend plusieurs espèces phytopathogènes, qui peuvent affecter les cultures au champ ou provoquer la décomposition des produits végétaux après la récolte. Les espèces d'*Alternaria* ont connues pour produire de nombreux métabolites, principalement des phytotoxines, qui jouent un rôle important dans la pathogénèse des plantes (**Logrieco et al., 2009**).

Cependant, certaines espèces, en particulier la plus commune *A. alternata*, sont capables de produire plusieurs mycotoxines dans les plantes infectées et / ou dans les produits agricoles. Les principales mycotoxines d'*Alternaria* appartiennent à trois classes structurelles : le dérivé d'acide tétramique, l'acide ténazonique ; les dérivés de la dibenzopyrone, l'alternariol, l'alternariol monométhyl éther et l'altenuène et les dérivés du pérylène, les altertoxines (**Logrieco et al., 2009**).

Ces molécules sont produites par plusieurs espèces d'*Alternaria* fréquemment associées à un large éventail de maladies chez de nombreuses plantes de haute valeur agroalimentaire (**Logrieco et al., 2009**).

En effet, les brûlures alternariennes des carottes, des oignons, des pommes de terre sont causés par différentes espèces d'*Alternaria*, *Alternariadauci*, *Alternariaporri*, *Alternaria solani*, respectivement (**Brun et al., 2013**).

De plus l'Alternariose de la tomate est une maladie importante et largement distribuée dans le monde entier causant des pertes économiques de rendement. Cette maladie est provoquée par *Alternaria solani* et *Alternaria alternata* (**figure 6**) (**Milet, 2017**).

Les symptômes courants de l'infection à *Alternaria* sont des lésions nécrotiques sur les feuilles, qui sont principalement concentriques et sont souvent entourées de tissu chlorotique jaune (**Belosokhov et al., 2017**).



Figure 6. Symptômes d'alternariose sur feuilles (A), tiges (B), et fruits (C, D) de tomate (Milet, 2017).

II.1.3. Mildiou

Le mildiou causé par l'oomycète *Phytophthora infestans* est l'une des principales menaces pour la production de pommes de terre et de tomates à l'échelle mondiale (Mulugeta *et al.*, 2019). Mildiou de la pomme de terre affecte le feuillage et les tubercules, entraînant une perte de rendement à la suite de la mort des fanes et de la pourriture des tubercules dans le champ et pendant l'entreposage. Les tubercules brûlés ne conviennent pas à la consommation humaine ou aux semences et sont très sensibles aux pourritures molles secondaires (Nyankanga *et al.*, 2007).

De plus, *Sclerospora graminicola* est une espèce qu'on rencontre aujourd'hui dans plus de 50 pays à travers le monde, particulièrement dans les régions tempérées et tropicales d'Afrique, d'Asie, d'Amérique, d'Europe et d'Océanie. Ce champignon est l'agent causal du mildiou du mil. Cette maladie se manifeste sur la plante entière au niveau des feuilles, des tiges et épis (Karimou *et al.*, 2018).

Au niveau des feuilles on observe un jaunissement de la partie basale du limbe. Lorsque les conditions d'humidité et de température deviennent favorables (Température ambiante de 20 à 25°C et Humidité Relative > 90%), on observe un duvet blanc caractéristique d'une abondante production de sporanges à la surface inférieure des feuilles infectées. Il s'agit de la sporulation des organes asexués du parasite (Figure 7A). Les plantes issues de graines de mil

infectées (**Figure 7B**), restent en général rabougris et ne produisent pas de panicules. Les inflorescences des plantes infectées présentent une virescence complètement ou partiellement, leurs fleurs ayant été transformées en organes foliacés d'aspects variés, (**figure 7 C, D et E**). La nature de l'épi dépend du moment où a lieu l'infection. Plus l'infection est tardive, et plus l'épi a un aspect normal, et inversement (**Karimou et al., 2018**).



Figure 7. Symptômes typiques de mildiou du mil montrant une production de sporanges (A) un rabougrissement des plantes (B) et différentes formes de virescences des épis du mil (C, D et E) (**Karimou et al., 2018**).

II.2. La lutte biologique

Le contrôle biologique est le contrôle de la maladie par l'application d'agents biologiques à un animal ou une plante hôte qui empêche le développement de la maladie. En ce qui concerne les maladies des plantes, les agents de lutte biologique sont généralement des souches bactériennes ou fongiques isolées de l'endosphère ou de la rhizosphère (**Philip,2017**).

Les moyens par lesquels les agents de lutte biologique protègent les plantes contre les maladies se sont considérablement développés ces dernières années avec l'application de la génomique et des techniques de modification génétique. Nous avons découvert des mécanismes par lesquels les agents de lutte biologique interagissent avec la plante hôte et d'autres membres de la communauté microbienne associée à la plante. La compréhension de ces mécanismes est cruciale pour l'isolement d'agents de lutte biologique efficaces et le développement de stratégies de lutte biologique contre les maladies des plantes (**Philip,2017**).

II.2.1. Intérêt de la lutte biologique dans le contrôle des phytopathologies

La lutte biologique contre les agents phytopathogènes fait partie intégrante du maintien de l'équilibre écologique dans le monde des micro-organismes de la rhizosphère. Cela permet également de réduire l'utilisation de pesticides chimiques au minimum (**Singh et al., 2003**).

Récemment, Whipps a examiné l'utilisation de divers antagonistes de la lutte biologique, y compris les bactéries, dans la lutte contre les maladies des plantes et les mécanismes impliqués. En réalité, seuls les micro-organismes qui peuvent se développer dans la rhizosphère peuvent être utilisés comme agents de lutte biologique, car la rhizosphère constitue la première ligne de défense aux racines contre les attaques d'agents pathogènes transmis par le sol. La réussite de la lutte biologique nécessite l'application d'un agent de biocontrôle efficace. L'efficacité est notamment liée à la capacité de l'agent de lutte biologique à coloniser et à s'installer dans le milieu rhizosphérique des plantes (**Singh et al., 2003**).

II.2.2. La lutte biologique une alternative à l'utilisation des pesticides

L'utilisation excessive de pesticides chimiques pour le contrôle des agents phytopathogènes peut entraîner des effets secondaires nocifs pour les humains et les animaux, la pollution de l'environnement, la toxicité résiduelle, il affecte aussi les caractéristiques du sol ou induire le développement d'une résistance fongique (**Ursan et al., 2018**).

Des moyens alternatifs pour le contrôle de la contamination fongique impliquent les produits naturels des micro-organismes qui sont aujourd'hui disponibles. La sélection et la caractérisation de nouveaux agents biologiques utiles pour la lutte contre les agents phytopathogènes sont les objectifs principaux des chercheurs (**Ursan et al., 2018**).

II.2.3 Mécanismes d'action d'un agent de lutte biologique

II.2.3.1. Antibiose

La sécrétion de substances antibiotiques par les microorganismes est un phénomène fréquent. Certains métabolites sont capables d'interférer avec la germination, la croissance mycélienne et/ou la sporulation des agents phytopathogènes. D'autres entraînent le relargage de composés cellulaires suite à la perturbation de la perméabilité cellulaire. L'antibiose est le mode d'action le plus étudié chez les agents de lutte biologique (**Jijakli, 2003**).

II.2.3.2. Compétition

La compétition pour les éléments nutritifs entre en jeu lorsqu'il y a simultanément consommation du même composé par plusieurs microorganismes. Pour être un compétiteur efficace, un agent antagoniste doit être capable d'utiliser rapidement et efficacement les éléments nutritifs présents en faible concentration sur les organes de la plante (**Jijakli, 2003**).

II.2.3.3. Parasitisme

Ce mécanisme de lutte consiste en une interaction directe entre deux microorganismes où les tissus vivants de l'un constituent une base nutritive pour l'autre (**Helluy et Holmes, 2005**). L'agent antagoniste utilisera des enzymes lytiques telles que des glucanases, des chitinases et des lysozymes pour dégrader les parois de l'agent pathogène (**Valueva et Mosolor, 2004**).

II.2.3.4. Induction des systèmes de résistance de la plante hôte

Des microorganismes de lutte biologique sont capables de déclencher une résistance systémique induite (ISR) chez la plante hôte, ce qui peut rendre l'hôte plus résistant à l'agression future par des agents pathogènes (**Jijakli, 2003**).

Par exemple, *Trichoderma harzianum*T-203 induit des changements structuraux et chimiques des parois cellulaires des plantes ce qui augmente leur résistance aux infections par les phytopathogènes (**Brimner et Boland, 2003**).

II.2.3.5. Diminution de l'agressivité du pathogène

Un agent de biocontrôle peut également agir en affectant les facteurs de pathogénicité de l'agent pathogène. L'intensité de symptômes de *Botrytis cinerea* sur les feuilles d'haricot est réduite en présence de la souche *Trichoderma*T39. La réduction du développement du parasite ne s'observant qu'au cours du second jour d'incubation. Ce retard s'expliquerait par une production réduite par le pathogène des enzymes dégradant la pectine (**Jijakli, 2003**).

II.2.3.6. Production des sidérophores

Le fer dans le sol est connu pour son indisponibilité tant pour les plantes que pour les microbes en raison de sa présence normale sous forme d'hydroxydes et d'oxyhydroxydes insolubles. Ceci est rendu disponible par la synthèse de sidérophores (**Sathya et al., 2017**). Les sidérophores sont des molécules dont les masses moléculaires sont comprises entre 300 et 1300 Da et qui présentent une très forte affinité pour le fer. Ils sont produits par une grande variété de microorganismes (bactéries et champignons) et par certaines plantes (phytosidérophores des graminées). Ils sont classés selon la fonction chimique impliquée dans la chélation du fer (**Figure 8**) (**Ahmed et Holmström, 2014**).

De nombreuses souches d'actinobactéries ont été signalées comme productrices de sidérophores. Le genre *Streptomyces* est bien connu pour ses sidérophores, y compris ses propres types caractéristiques tels que les sidérophores hydroxamates : des ferrioxamines et coelichelin. D'autres actinobactéries produisent l'hétérobactine, un sidérophore de *Rhodococcus* et *Nocardia* ainsi que des sidérophores d'autres membres bactériens : entérobactine, sidérophores de la famille des *Enterobacteriaceae* (Sathya et al., 2017).

Le sidérophore propose ainsi une protection des plantes à travers le contrôle des phytopathogènes. Ils acquièrent du fer et créent ainsi un environnement compétitif pour d'autres microbes pathogènes à proximité des racines. Il s'agit d'un phénomène efficace pour contrôler les pathogènes fongiques car ils produisent des sidérophores de faible affinité, qui peuvent être éliminés par des sidérophores de haute affinité des actinobactéries (Sathya et al., 2017).

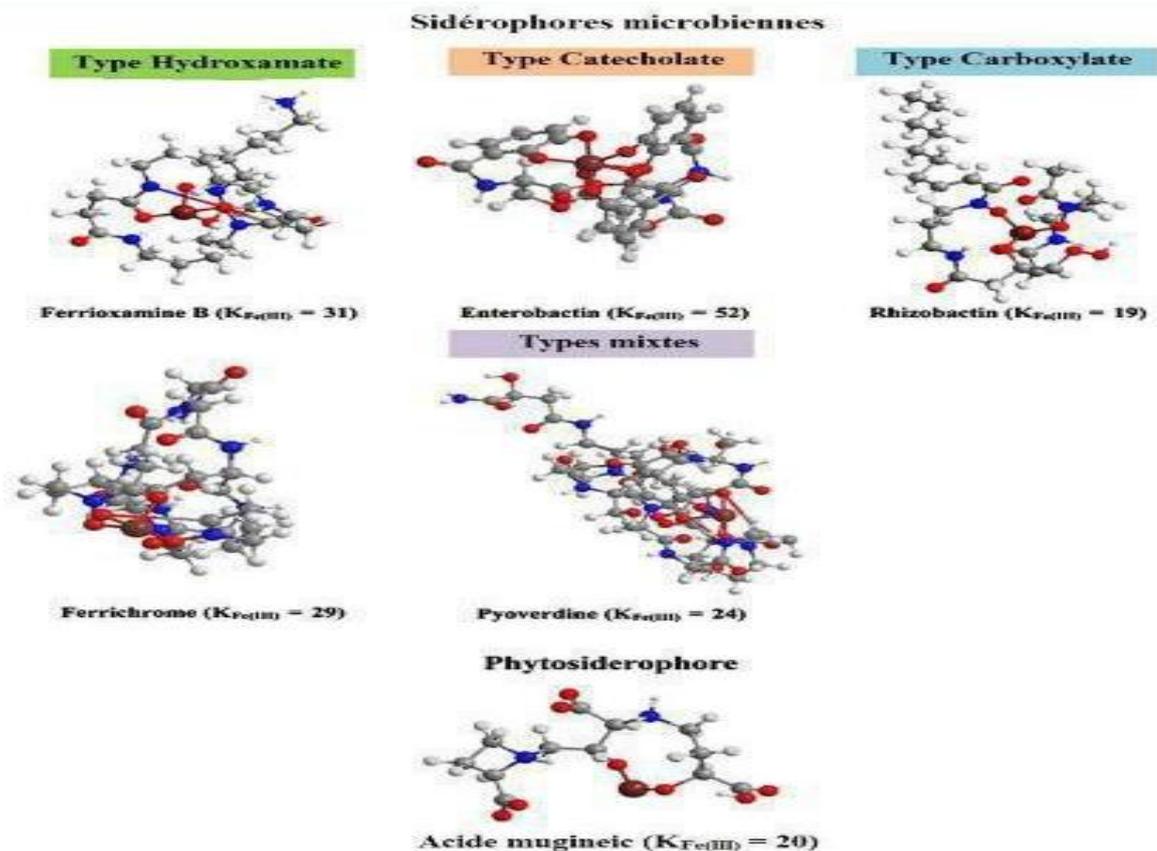


Figure 8. Des exemples représentatifs de sidérophores microbiens et phytosidérophores avec la constante de stabilité de chaque type. Les sidérophores microbiennes sont de quatre types principaux : Hydroxamates produites par les bactéries (ferrioxamine B) et les champignons (ferrichrome) ; Catécholate (entérobactine) ; Carboxylate (rhizobactin) et le type mixte (pyoverdine produite par des bactéries). Phytosidérophore la plus courante est l'acide mugineic (Ahmed et Holmström, 2014).

Chapitre III

Les actinobactéries
et
la lutte biologique

Chapitre III. Les actinobactéries et la lutte biologique

III.1. Les actinobactéries agents de biocontrôle

Les actinobactéries présentent un important potentiel d'agents contre des maladies phytopathogènes. Le premier produit de lutte biologique commercialisé à base d'actinobactéries a été fabriqué à partir de *Streptomyces griseoviridis* pour contrôler les agents phytopathogènes comme le *Botrytis* et le *Fusarium* (Copping et Menn, 2000 ; Errakhi, 2008).

Les actinobactéries du sol ont révélé leur large activité antifongique. Ils sont très utilisés pour protéger plusieurs plantes contre divers pathogènes fongiques transmis par le sol. Les actinobactéries en tant qu'agents de lutte biologique produisent des urauchimycines qui font partie de la classe des antimycines, un ensemble d'antifongiques bien identifiés, qui agissent en inhibant le flux d'électrons dans la chaîne respiratoire mitochondriale d'un champignon phytopathogène (Gomes et al., 2018).

De plus, des biofongicides tels que MYCOSTOP® sont produits par des actinobactéries pour lutter contre les agents phytopathogènes (*Fusarium*, *Alternaria*, *Phytophthora* et *Pythium*) qui provoquent la fonte des semis et des maladies des racines (Gomes et al., 2018).

Les actinobactéries sont des bactéries saprophytes capables de dégrader la matière organique dans le sol et d'utiliser des molécules plus complexes pour leur croissance (Lechevalier et Lechevalier, 1970). Ceci leur permet de s'adapter et de coloniser différents milieux rhizosphériques. Cette caractéristique est essentielle dans la lutte biologique. Ainsi, les actinobactéries peuvent agir par différents mécanismes d'action comme l'antibiose, la compétition nutritionnelle ou spatiale ou encore le parasitisme (Errakhi, 2008). La plupart des études ont utilisé des streptomycètes comme agents potentiels de lutte biologique contre les champignons pathogènes (Tahvonen et Avikainen, 1987; Yuan et Crawford, 1995; Berg et al., 2000; Xiao et al., 2002).

Cependant et par rapport aux *Streptomyces* les informations sur le potentiel d'autres genres d'*Actinomycetales* est encore relativement faible (tableau IV). Le parasitisme des mycéliums de champignons par les actinobactéries a été démontré par plusieurs travaux (Yuan et Crawford, 1995 ; Tréjo-Estrada et al., 1998; El-Tarabily et Sivasithamparam, 2006).

Plusieurs enzymes chitinolytiques ont été identifiées chez certaines espèces d'actinobactéries dont *Streptomyces antibioticus*, *Streptomyces lividans* (Miyashita et al., 1991), *Streptomyces lydicus* (Mahadevan et Crawford, 1997), *Streptomyces plicatus* (AbdAllah, 2001) et *Streptomyces halsteii*AJ-7 (Joo, 2005). La capacité des actinobactéries à s'adapter à différentes conditions rhizosphériques, leur capacité à produire des antibiotiques et des enzymes lytiques, leur permet d'être parmi les meilleurs agents antagonistes (Sabaou et al., 1983). Les actinobactéries peuvent agir aussi par compétition nutritionnelle et spatiale contre les microorganismes phytopathogènes (Getha et al., 2005).

Tableau IV: Le bio-contrôle des maladies fongiques par les actinobactéries non-*Streptomyces* (El-Tarabily et Sivasithamparam, 2006).

Antagoniste	Pathogène	Plante	Maladie
<i>Actinoplane</i> ssp.	<i>Pythium ultimum</i>	betterave	Fonte des semis
<i>Actinoplanes missouriensis</i>	<i>Phytophthora megasperma f. sp. glycinea</i>	soja	Pourridié
<i>Actinoplanes philippinensis</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i>	concombre	fonte des semis
<i>Micromonospora</i> sp.	<i>Gaeumannomyces graminis var. tritici</i>	blé	Piétin
<i>Nocardia globerula</i>	<i>Helminthosporium solani</i>	Pomme de terre	tache argentée
<i>Nocardioides</i> sp.	<i>Gaeumannomyces graminis var. tritici</i>	blé	Piétin
<i>Nocardioides</i> sp.	<i>Phytophthora fragariae var. rubi</i>	framboise	Pourridié
<i>Streptosporangium albidum</i>	<i>Phytophthora coloratum</i>	carottes	Cavité pythienne

III.2. *Streptomyces* agent de biocontrôle

Les actinobactéries sont connus pour leurs capacités métaboliques, en particulier les espèces du genre *Streptomyces* qui produisent des milliers d'antibiotiques. Ils semblent être de bons candidats comme agents de lutte biologique (Aouar et al., 2019).

Ils produisent également une grande variété de métabolites secondaires bioactifs, tels que des molécules antifongiques, antiviraux, antitumoraux, antihypertensives et immunosuppressives. Enfin, les streptomycètes possèdent un nombre élevé d'enzymes hydrolytiques. Une telle pléthore d'enzymes, d'antibiotiques et de métabolites secondaires en font de redoutables concurrents dans les milieux naturels ainsi que des organismes très attractifs à des fins biotechnologiques (Bubici, 2018).

Le genre *Streptomyces* a fait l'objet de nombreuses recherches comme antagoniste en vue d'une éventuelle utilisation comme agent de contrôle biologique de certaines maladies phytopathogènes. En effet, plusieurs espèces de *Streptomyces* ont été utilisées pour lutter contre les phytopathogènes. Parmi Ces agents de biocontrôle *Streptomyces palmae* PC 12 qui possède un fort potentiel d'inhibition de la croissance du *Pyricularia* sp. (Chaiharn et al., 2020).

D'autres études ont montrés également que *Streptomyces M4* présente une activité antifongique à large spectre contre *Alternaria mali*, *Alternaria alternata*, *Alternaria brassicicola*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium moniliforme*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Cercospora beticola*, *Botrytis cineria*, et *Cladosporium herbarum* (Sharma et al., 2020).

L'application de *Streptomyces* sp., comme agent de lutte biologique a été étudié contre certains champignons phytopathogènes transmis par le sol tels que *Rhizoctonia solani* et *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici*. En 2020, Abbasi et ces collègues ont testé l'activité antifongique de 106 souches de *Streptomyces* sélectionnées parmi une collection de cultures microbiennes ABRIICC (Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran Culture collection) contre *Phytophthora capsici* l'agent causal de la brûlure du poivre. Parmi les souches étudiées, quatre souches ont montré une inhibition de croissance supérieure à 50% contre *Phytophthora capsici* sur milieu PDA. La combinaison de deux *S. vinaceusdrappus* SS14 avec *S. rochei* IT20 a significativement inhibé la germination mycélienne de l'agent pathogène. Cette nouvelle combinaison a réduit considérablement la gravité de la brûlure causée par *Phytophthora capsici* (Abbasi et al., 2020).

La rhizosphère du palmier dattier en tant que biotope caractérisé par un accroissement considérable des populations microbiennes suite à l'abondance des substrats énergétiques a fait l'objet d'un isolement d'une souche d'actinobactérie *Streptomyces griseus* Lac1 par **Aouar et al.**, pour l'évaluation du pouvoir antagoniste *in vitro* vis-à-vis sept champignons phytopathogènes (*Fusarium culmorum*, *Botrytis cinerea*, *Botrytis fabae*, *Bipolaris sorokiniana*, *Verticillium dahliae*, *Drechslerates*, *Fusarium oxysporum*). Les résultats montrent que la souche Lac1 est dotée d'une activité antifongique, elle a inhibé de façon plus ou moins importante la totalité des champignons testés (*B. cinerea* et *B. sorokiniana* sont les plus sensibles) (**Aouar et al.**, 2019).

De plus, les travaux d'**Amini** portant sur 112 isolats de *Streptomyces* ont montré l'activité Antifongique de 5 souches contre *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceris* l'agent causal de la flétrissement du pois chiche (**Amini et al.**, 2016).

Une étude a été réalisée par **SOUAGUI et al.** (**Souagui, 2015 ; Souagui et al., 2017**) sur l'évaluation de l'activité antifongique de souches d'actinobactéries vis-à-vis de champignons phytopathogènes à savoir : *Fusarium culmorum*; *Botrytis cinerea*; *Fusarium oxysporum*; *Penicillium expensum*; *Fusarium glabrum*; *Fusarium multifarum*; *Fusarium sporotrichoides*. Un total de 68 isolats d'actinobactéries poussant sur différents milieux d'isolement additionnés d'agents sélectifs ont été isolés à partir de sols arides du Sahara algérien (2 échantillons de Ghardaïa, 1 de Djelfa et 1 échantillon de Boussaâda). 12 isolats ont montré une activité antifongique sur au moins un des germes phytopathogènes testés. Parmi ces isolats, la souche *Streptomyces* sp. BS05 s'est révélée être doter d'une activité antifongique intéressante, elle a inhibé de façon plus ou moins importante la totalité des champignons phytopathogènes testés.

La souche *Streptomyces* sp. BS30 présente une meilleure activité contre les champignons du genre *Aspergillus*, en comparaison avec l'activité notée vis-à-vis des champignons phytopathogènes. Les souches appartenant au genre *Streptomyces* montrent plus d'activité comparativement aux autres genres d'actinobactéries (**Souagui, 2015**).

Les Streptomycètes produisent des sidérophores pour le contrôle de *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* dans des conditions de terrain malades du flétrissement sur pois chiche (**Gopalakrishnan et al.**, 2011).

Conclusion

Conclusion

L'objectif principal de la présente synthèse bibliographique est de montrer l'intérêt des actinobactéries dans le contrôle des phytopathologies des plantes. Les actinobactéries sont des bactéries à Gram-positif, caractérisés par un génome à teneur élevée en GC%. La plupart des membres de ce groupe sont saprophytes, le sol est leur principal réservoir et sont abondants dans la rhizosphère. Les champignons phytopathogènes sont des espèces de champignons parasites qui provoquent des maladies cryptogamiques chez les plantes.

La première partie a été consacrée au groupe des actinobactéries, aux caractéristiques, classification et l'écologie de ces microorganismes source de produits naturels (antibiotiques, antifongiques, insecticides...etc), ainsi que leurs rôles en amélioration de la qualité des sols agricoles.

Dans la deuxième partie, évoquées certaines des phytopathologies de quelques plantes (exp: fusariose, alternariose, mildiou) ainsi que les champignons phytopathogènes responsables de ces maladies. Citant également la lutte biologique et son intérêt dans le contrôle des phytopathologies comme alternative à l'utilisation des pesticides ; et les mécanismes d'action d'un agent de lutte biologique (antibiose, compétition, parasitisme...etc).

Dernièrement les actinobactéries et la lutte biologique choisissant d'évoquer l'agent de biocontrôle *Streptomyces* qui est le plus intéressant des genres d'*Actinobacteria*.

En perspective, ce serait judicieux de compléter et d'exploiter ces données théoriques en réalisant des études sur le terrain avec des tests pratiques. Notamment, la recherche d'éventuelles nouvelles souches d'actinobactéries et déceler des espèces à activités antifongiques intéressantes contre divers champignons phytopathogènes qui sont à l'origine de dégâts et de pertes économiques considérables pour notre agriculture locale. Ainsi que l'étude des différents mécanismes d'action de ces souches : production de phytohormones, production de sidérophores, solubilisation du phosphate, induction du système de la résistance de la plante.

References

A

- **Abd-Allah E.F. (2001).** *Streptomyces plicatus* a model biocontrol agent. *Folia Microbiol.* (46). 309-314.
- **Abbasi, S. Safaie, N. Sadeghi, A. Shamsbakhsh, M. (2020).** Tissue-specific synergistic bio-priming of pepper by two *Streptomyces* species against *Phytophthora capsici*. *PLoS ONE.* (15).1-18.
- **AbdElgawad, H. Saleh, AM. Al Jaouni, S. Selim, S. Hassan, M.O. Wadaan, M.A.M. Shuikan, A.M. Mohamed, H.S. Hozzein, W.N. (2019).** Utilization of actinobacteria to enhance the production and quality of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) fruits in a semi-arid environment. *Science of the Total Environment.* (665). 690–697.
- **Ahmed, E. Holmström, S.J.M. (2014).** Siderophores in environmental research: roles and applications. *Microbial Biotechnology.* (7). 196-208.
- **Ait Barka, E. Vatsa, P. Sanchez, L. Gaveau-Vaillant, N. Jacquard, C. Klenk, HP. Clément, C. Ouhdouch, Y. Van Wezel, GP. (2016).** Taxonomy, Physiology, and Natural Products of *Actinobacteria*. *Microbiology and molecular biology reviews.* (80).1-43.
- **Amini , J. Agapoor, Z. Ashengroph, M. (2016).** Evaluation of *Streptomyces* spp. against *Fusarium oxysporum f. sp. ciceris* for the management of chickpea wilt. *journal of plant protection research.*(56). 258- 264.
- **Anandan, R. Dharumadurai, D. Manogaran, G.P. (2016).** An Introduction to Actinobacteria. *Actinobacteria - Basics and Biotechnological Applications.*4-37.
- **Aouar, L. (2012).** Isolement et identification des actinomycètes antagonistes des microorganismes phytopathogènes. Thèse de Doctorat en Sciences. Université Mentouri-Constantine.48 p.
- **Aouar, L. (2012).** Isolement et identification des actinomycètes antagonistes des microorganismes phytopathogènes. Thèse de Doctorat en Sciences. Université Mentouri-Constantine.76 p.
- **Aouar, L. Lerat, S. Ouffroukh, A. Boulahrouf, A. Beaulieu, C. (2012).** Taxonomic identification of rhizospheric actinobacteria isolated from Algerian semi-arid soil exhibiting antagonistic activities against plant fungal pathogens. *Canadian Journal of Plant Pathology.* (34).165–176.

- **Aouar, L. Boukelloul, I. Benadjila, A. Medjoudj, H. Zaabat, M. (2019).** *Streptomyces griseus LAC1* : biocontrôle et propriétés promotrices de la croissance des plantes. *Revue des Bioressources*. (9). 27 -37.

B

- **Bellahcene M., Fortas Z., Fernandez F. and Michel-Nicole M. (2005).** Vegetative compatibility of *Verticillium dahlia* isolated from olive trees (*Olea europea* L). *African Journal of Biotechnology*. (4), 963-967.
- **Belyagoubi, L. 2014.** Antibiotiques produits par des bactéries (actinomycètes et bactéries lactiques) issus de différents écosystèmes naturels Algériens. Thèse de Doctorat en Biologie. Université Aboubakr Belkaïd-Tlemcen.9p.
- **Belosokhov, A.F. Belov, G.L. Chudinova, E.M. Kokaeva, L.YU. Elansky, S.N. (2017).** *Alternaria* spp. and *Colletotrichum coccodes* in potato leaves with early blight symptoms. *PAGV -Special Report*. (18). 181-190.
- **Berg, G. Kurze ,S. Buchner,A.Wellington, E.M.Smalla ,K.(2000).** Successful strategies for the selection of new strawberry-associated rhizobacteria antagonistic to *Verticillium* wilt. *Canadian Journal of Microbiology*. (46). 1128-1137.
- **Bouhassan, A. Sadiki, M. Tivoli, B. (2004).** Evaluation of a collection of faba bean (*Vicia fabae* L.) genotypes originating from the Maghreb for resistance to chocolate spot (*Botrytis fabae*) by assessment in the field and laboratory. *Euphytica*. (135). 55-62.
- **Bubici, G. (2018).** *Streptomyces* spp. as biocontrol agents against *Fusarium* species. *CAB Reviews*. (13). 1-15.
- **Brimner , A. Boland, G.J. (2003).** A review of the non-target effects of fungi used to biologically control of plant diseases. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. (100) .3-16.
- **Brun, S. Madrid, H. Van Den Ende, B.G. Andersen, B. Marinach-Patrice, C. Mazier, D. De Hoog, G.S. (2013).** Multilocus phylogeny and MALDI-TOF analysis of the plant pathogenic species *Alternaria dauci* and relatives. *Fungal biology*. (117). 32 -40.

C

- **Chaiharn, M. Theantana, T. Pathom-aree, W. (2020).** Evaluation of Biocontrol Activities of *Streptomyces* spp. against Rice Blast Disease Fungi. *Pathogens*. (9).1-16.

- **Chater, K. (1999).** David Hopwood and the emergence of *Streptomyces* genetics. *International Microbiology*. (2).61-68.
- **Chaudhary, H. Soni,B. Shrivastava ,A. Shrivastava ,S (2013).** Diversity and Versatility of Actinomycetes and its Role in Antibiotic Production. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. (3). 83-94.
- **Copping, L.G. Menn, J.J. (2000).** Biopesticides: a review of their action, applications and efficacy. *Pest Management Science*. (56) .651-676.

D

- **Donadio, S., Sosio, M., Lancini, G. (2002).** Impact of the first *Streptomyces* genome sequence on the discovery and production of bioactive substances. *Applied microbiology and biotechnology*. (60).377-380.
- **Dossa, S. B. J. Togbe, E.C. Pernaci, M. Agbossou, E. K. Ahohuendo, B.C. (2019).** Effet des facteurs de l'environnement sur les *Fusarium* pathogènes des plantes cultivées. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. (13).493-502.
- **Drago H. (2015).**Métabolisme secondaire de *Streptomyces ambofaciens* : exploration génomique et étude du groupe de gènes dirigeant la synthèse du sphydrofurane. Thèse de Doctorat en sciences de la vie et de la santé. Université paris-sud.45-46 p.

E

- **El-Tarabily, K.A. Sivasithamparam, K. (2006).** Non-*Streptomyces* actinomycetes as biocontrol agents of soil-borne fungal plant pathogens and as plant growth promoters. *Soil Biology and Biochemistry*. (38). 1505-1520.
- **Errakhi R. (2008).** Contribution d'actinomycètes (Actinobactéries) à la lutte biologique contre *Sclerotium rolfsii* et rôle de l'acide oxalique dans l'induction des mécanismes de défense. Thèse de Doctorat. Université Cadi Ayyad, Marrakech Maroc.

F

- **Ferrocino, I. Chitarra, W. Pugliese, M. Gilardi, G. Gullino, ML. Garibaldi, A. (2013).** Effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on disease severity of *Fusarium oxysporum f.sp. lactucae* on lettuce plants. *Applied Soil Ecology*. (72).1-6.

G

- **Gangneux, J.P. El Cheikh, J. Herbrecht, R. Yakoub-Agha, I. Quiniou, J.B. Caillot, D. Michallet, M. (2018).** Systemic Antifungal Prophylaxis in Patients Hospitalized in Hematology Units in France: The AFHEM Cross-Sectional Observational Study. *Infectious diseases and therapy.* (7). 309-325.
- **Garrity,G.M. Bell,J.A. Lilburn,T.G.(2004).**Taxonomic outline of the prokaryotes. *Bergey's Manuel of Sytematic Bacteriology.* (4).1-399.
- **Getha, K.Vikineswary,S.Wong, W.H.Seki, T.Ward, A.Goodfellow ,M. (2005).** Evaluation of *Streptomyces* sp. strain g10 for suppression of *Fusarium* wilt and rhizosphere colonization in pot-grown banana plantlets. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology.* (32).24-32.
- **Gomes,E.B. Dias,L.R. Miranda,R.C. .(2018).** *Actinomycetes* bioactive compounds: Biological control of fungi and phytopathogenic insect. *African journal of biotechnology.* (17). 552-559.
- **Gopalakrishnan, S. Pande, S. Sharma, M. Humayun, P. Kiran, B.K. Sandeep, D. Vidya, M.S. Deepthi, K. Rupela, O. (2011).** Evaluation of actinomycete isolates obtained from herbal vermicompost for the biological control of *Fusarium* wilt of chickpea. *Crop Protection.* (30). 1070-1078.
- **Gnancadja, LS. Tonon, DHE. Faton, EMO. Douro, KKO. Dannon, E. Akeogninou, A. (2015).** Efficacité de l'agent antagoniste *Trichoderma harzianum* sur *Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici* agent pathogène de la tomate. *International Journal of Biological and Chemical Sciences.* (9). 770-782.
- **Goodfellow, M .Kampfer, P .Busse, H.J. Trujillo, M.E. Suzuki. Ludwig, W .B. (2012).** Road map of the phylum Actinobacteria. *Bergey's Manuel of Systematic Bacteriology.*1-28.

H

- **Hasani,A. Kariminik,A. Issazadeh,K.(2014).** Streptomycetes: Characteristics and Their Antimicrobial Activities. *International journal of Advanced Biological and Biomedical Research.* (2). 63-75.
- **Helluy S. and Holmes J.C. (2005).** Parasitic manipulation: further considerations. *Behavioural Processes.* (68).205-210.

- **Hopwood, D.A. (2003).** *Streptomyces* genes: from Waksman to Sanger. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology volume. (30).468-471.
- **Hopwood, D.A. (1973).** Genetics of the Actinomycetales. Society for Applied Bacteriology symposium series. (2).131-153.

J

- **Jijakly M.H. (2003).** La lutte biologique en phytopathologie. Phytopathology. De Boeck et presse agronomique. Bruxelles. 289-317.
- **Joo G.J. (2005).** Purification and characterization of an extracellular chitinase from the antifungal biocontrol agent *Streptomyces halstedii*. Biotechnology letters. (27) 1483-1486.

K

- **Karimou, I. Zakari Moussa, O. Adamou, I. Adamou, H. Halilou, H. Adam, T. Adamou, B.(2018).** Historique Et Perspectives De La Recherche Sur Le Mildiou Du Mil (*Sclerospora graminicola* (Sacc.) Schroet.) Au Niger: Revue De La Littérature. Journal of Agriculture and Veterinary Science. (11). 01-08.
- **Kouidhi. B, Ben Gaied.M, Mhadhebi.L, Bakhrouf. A, Bouraoui.A. (2010).** Les pompes à efflux en mycologie médicale : mécanismes moléculaires et perspectives thérapeutiques. Journal de Mycologie Médicale. (20). 304-314.

L

- **Lechevalier, M.P. Lechevalier, H. (1970).** Chemical composition as a criterion in the classification of aerobic actinomycetes. International journal of Systematic Bacteriology. (20), 435-443.
- **Lewin, G.R. Carlos,C. Chevrette, M. G. Horn, H,A. McDonald, B. R. Stankey, R. J. Fox, B. G. Currie, C.R.(2016).** Evolution and Ecology of *Actinobacteria* and Their BioenergyApplications. The Annual Review of Microbiology. (70) .235-254.
- **Lin T.C., Young C. C., Ho M. J., Yeh M. S, Chou C. L., Wei Y. H., et Chang J. S. (2005).**Characterization of Floating Activity of Indigenous Diesel-Assimilating Bacterial Isolates. Journal of Bioscience and Bioengineering. (99). 466-472.
- **Logrieco, A. Moretti, A. Solfrizzo, M. (2009).** *Alternaria* toxins and plant diseases: an overview of origin, occurrence and risks. World Mycotoxin Journal. (2).129-140.

M

- **Manivasagan, P. Venkatesan, J. Sivakumar, K. Kima, S.K. (2014).** Pharmaceutically active secondary metabolites of marine actinobacteria. *Microbiological Research*. (169).262-278.
- **Mahadevan, B. Crawford, D.L. (1997).** Properties of the chitinase of the antifungal biocontrol agent *Streptomyces lydicus* WYEC108. *Enzyme and Microbial Technology*. (20).489-493.
- **Mecteau, M.R. Arul, J. Tweddell, R.J. (2008).** Effect of different salts on the development of *Fusarium solani var coeruleum*, a causal agent of potato dry rot. *Phytoprotection*. (89).1-6.
- **Miyashita K., Fujii T. and Sawada Y. (1991).** Molecular cloning and characterization of chitinase genes from *Streptomyces lividans* 66. *Journal of General Microbiology*. (137).2065-2072.
- **Milet, A. (2017).** Isolement de microorganismes à partir du sol des régions arides et sélection d'isolats à effet antagoniste sur l'agent de l'Alternariose. Thèse de Doctorat en Biotechnologies, Biologie et Environnement. Université des Frères Mentouri - Constantine. 1.31-34.
- **Mulugeta, T. Abreha, K. Tekie, H. Mulatu, B. Yesuf, M. Andreasson, E. Liljeroth, E. Alexandersson, E. (2019).** Phosphite protects against potato and tomato late blight in tropical climates and has varying toxicity depending on the *Phytophthora infestans* isolate. *Crop Protection*. (121). 139-146.

N

- **Nyankanga, R.O. Wien, H.C. Olanya, O.M. Ojiambo, P.S. (2007).** Relationship between late blight [*Phytophthora infestans*] of potato on tuber and foliage, as affected by the disease severity on foliage, cultivar resistance, and atmospheric and soil variables. *Can. J. Plant Pathol.* (29).372-387.

P

- **Philip, A.O. (2017).** Biological control of plant diseases. *Australasian Plant Pathology*. (4). DOI 10.1007.

S

- **Sabaou N., Bounaga N. and Bounaga D. (1983).** Actions antibiotique, mycolytique et parasitaire de deux actinomycètes envers *Fusarium oxysporum* f.sp. *albedinis* et autres formes spéciales. Canadian journal of Microbiology. (29).194-199.
- **Sathya, A. Vijayabharathi, R. Gopalakrishnan, S. (2017).** Plant growth-promoting actinobacteria: a new strategy for enhancing sustainable production and protection of grain legumes. 3 Biotech. (102). 2-10.
- **Scauflaire, J. Mahieu, O. Louvieaux, J. Foucart, G. Renard, F. Munaut, F. (2011).** Biodiversity of *Fusarium* species in ears and stalks of maize plants in Belgium. European Journal of Plant Pathology. (131). 59-66.
- **Sharma, M. Manhas, R.K. (2020).** Purification and characterization of salvianolic acid B from *Streptomyces* sp.M4 possessing antifungal activity against fungal phytopathogens. Microbiological Research. (237). 1-15.
- **Singh, A. Mehta S., Singh H.B. Nautiyal C.S. (2003).** Biocontrol of collar rot disease of betelvine (*Piper betle* L.) caused by *Sclerotium rolfsii* by using rhizosphere-competent *Pseudomonas fluorescens* NBRI-N6 and *P. fluorescens* NBRI-N. Current Microbiology. (47). 153-158.
- **Siou, D. (2013).** Développement épidémique de la fusariose des épis de blé et conséquences des interactions entre espèces du complexe fusarien. Thèse de Doctorat en Biologie. Université Paris-Sud 11. 10-15p.
- **Souagui, Y. (2015).** Isolement et sélection de souches d'actinomycètes productrices d'antifongiques non polyéniques. Purification et caractérisation des molécules synthétisées. Thèse de Doctorat, Université A/Mira de Bejaia.
- **Souagui, Y. Grodemange-Billard, C. Tritsch, D. Kecha, M. (2017).** Antifungal Molecules produced by a new salt-tolerant and alkaliphilic *Streptomyces* sp. *BS30* isolated from an arid soil. Proceeding of the national academy of science, India Section B: Biological Sciences. (87). 527-535.
- **Stackebrandt, E. Rainey, F.A. Ward-Rainey, N.L. (1997).** A proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria* classis nov. International Journal of Systematic Bacteriology. (47) .479-491.

T

- **Tahvonen R.T. and Avikainen H. (1987).** The biological control of seedborne *Alternaria brassicicola* of cruciferous plants with a powdery preparation of *Streptomyces* sp. *Journal of Agricultural Science in Finland.* (59). 199-208.
- **Trejo-Estrada S.R., Paszczynski A. Crawford D.L. (1998).** Antibiotics and enzymes produced by the biocontrol agent *Streptomyces violaceusniger* YCED-9. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology.* (21).81-90.
- **Tao, H. Zhang, Y. Deng, Z. Liu, T. (2019).** Strategies for Enhancing the Yield of the Potent Insecticide Spinosad in Actinomycetes. *Biotechnology journal.* (14). DOI: 10.1002.

U

- **Ursan, M. Boiu-sicuia, O.A. Voaides, C. Stan, V. Bubueanu, C. Cornea, C.P. (2018).** The potential of new *Streptomyces* isolates as biocontrol agents against *Fusarium* spp. *Agriculture for Life, Life for Agriculture.* (1).594- 600.

V

- **Valueva T.A. and Mosolov V.V. (2004).** Role of inhibitors of proteolytic enzymes in plant defense against phytopathogenic microorganisms. *Biochemistry.* (69) .1305-1309.
- **Van Der Does, H.C. Rep, M. (2017).** Adaptation to the Host Environment by Plant-Pathogenic Fungi. *Annual Review of Phytopathology.* (55). 427-450.
- **Ventura, M., Canchaya, C., Tauch, A., Chandra, G., Fitzgerald, G.F., Chater, K.F., van Sinderen. D. (2007).** Genomics of *Actinobacteria*: tracing the evolutionary history of an ancient phylum. *Microbiology and Molecular Biology Reviews.* (71).495–548.

X

- **Xiao, K. Kinkel, L.L. Samac, D.A. (2002).** Biological control of *Phytophthora* root rots on alfalfa and soybean with *Streptomyces*. *Biological Control.* (23).285-295.

Y

- **Yuan W.M. and Crawford D.L. (1995).** Characterization of *Streptomyces lydicus* WYEC 108 as a potential biocontrol agent against fungal root and seed rots. *Applied and Environmental Microbiology.* (61). 3119-3128.