UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE
ÉCOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE – ED469
INSTITUT DE SCIENCES EXACTES ET APPLIQUÉES – EA7484

THÈSE DE DOCTORAT

présentée à l'Université de la Nouvelle-Calédonie par

Julie Dijoux

en vue d'obtenir le grade de

Docteur *ès* sciences
Biologie des Organismes, Aspects Moléculaires

Discipline : Biochimie et Biologie Moléculaire
Spécialité : Métagénomique et Écologie Microbienne

Étude de la structure et dynamique du microbiome de métallophytes néo-calédoniennes : vers une meilleure compréhension des phénotypes d'hyperaccumulation du Ni chez *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*

soutenue le 5 décembre 2025, devant le jury composé de :

Rapporteurs

Damien BLAUDEZ, Professeur des Universités — LIEC — Université de Lorraine
Sylvain Bourgerie, Maître de Conférences HDR — P2E — Université d'Orléans

Examinateur

Fabian Carriconde, Chargé de Recherche HDR — Institut Agronomique Calédonien

Présidente

Isabelle Schalk, Directrice de Recherche — CNRS — Université de Strasbourg

Directrices

Valérie Burtet-Sarramegna, Professeure des Universités — ISEA — Université de la Nouvelle-Calédonie
Linda Guentas, Maîtresse de Conférences HDR — ISEA — Université de la Nouvelle-Calédonie

“C’est le temps que tu as perdu pour ta rose qui fait ta rose si importante.”

Antoine de Saint-Exupéry

Remerciements

J'aimerais dans un premier temps remercier messieurs Sylvain Bourgerie et Damien Blaudez d'avoir accepté d'évaluer mes travaux de thèse et émis des avis favorables à ma soutenance — dont j'espère avoir été à la hauteur de leurs espérances. Merci aussi à Fabian Carriconde et Isabelle Schalk d'avoir accepté d'examiner à leur tour mes travaux. Mon expérience doctorale n'aura pas pu mieux se conclure qu'avec un jury aussi bienveillant ; merci à vous pour ce bel échange scientifique !

Le doctorat *— "diplôme national de niveau bac + 8 qui sanctionne une période de formation à la recherche et par la recherche et qui comporte la réalisation individuelle ou collective de travaux scientifiques originaux", INSEE.*

Mon doctorat *— "Une longue errance dans les méandres de la science, où adversité rime avec dextérité", Docteur Julie Sandra Véronique Dijoux (eh eh eh !).*

J'aimerais adresser mes premiers remerciements à Valérie, mon papa de la science, mon roc dans cette aventure des plus rocambolesque qu'est le doctorat. Merci de m'avoir fait confiance pour mener à bien — je l'espère — ce travail de recherche. Apprendre le métier de chercheur à tes côtés fut une expérience remarquable en tout point. Heureusement que tu m'as switché de sujet de stage à temps, hein ! Merci aussi à ma maman de la science Linda (Lindo pour la com'). Merci de m'avoir apporté ton savoir et ton soutien dans cette longue épopée. Toi et papa avez été des parents de la science remarquables ; ne divorcez jamais svp. Encore désolée pour le pneu, mais promis j'avais pas vu le bidule par terre ! Un grand merci aussi à ma première partenaire de labo, Sarah, ça n'aurait jamais été aussi cool sans toi. Merci d'avoir les mêmes références de vieille peau, les mêmes gôuts pour la musique (Muse for ever and ever) et le même humour borderline (le meilleur) que moi. Petite pensée à nos virées graines/jurassic park. Valériiiiiiie, la deuxième Val de l'équipe ! Plein de bisous, je suis désolée pour tous ces autoclaves ! Mais comme ça tu penseras à moi les premières semaines de janvier 2026... Merci à toi pour ta présence et ta gentillesse. Alizée, ma giiiiiirl riverplot ! Je suis trop contente de t'avoir rencontrée, tu vas me manquer, ton riverplot sera encadré dans mon futur bureau pour ne jamais t'oublier <3. Ah et... je suis désolée que ton chouchou ait quitté la star'ac... Merci d'être les personnes que vous êtes les filles — aka mes morues préférées. Sans vous, tout ce travail n'aurait pas eu la même saveur (et n'aurait pas été aussi

rose, qu'on se l'écrive!).

Je tiens aussi à remercier Bruno, Yvon, Clarisse et Alex. Merci de m'avoir accompagné au cours de ces 5 années. Merci Bruno pour ton humour et ta gentillesse. J'ai adoré toutes ces petites conversations aux coins d'une porte de bureau ou encore cette virée repérage au site du Mont Mou. Une pensée à toi Yvon, tu auras à jamais les plus beaux gels PCR. Un grand merci à Clarisse et Alex, mes collègues de galère en bioinfo ; merci à vous deux pour ces échanges qui furent une petite éclaircie dans la brume épaisse de mes pensées.

Une pensée à Océane, Céphas, Adrien, Chaïa et Léna, qui ont eux aussi, exploré le microbiome de *Psychotria gabriellae*, *P. semperflorens* et *Geissois pruinosa*. Merci à vous les gars!! Et Océ, on se cale un WE dès que je rentre, c'est OBLI-GA-TOIRE!!

Je ne serais pas arrivée au bout de mon expérience doctorale sans le soutien de mon université, l'Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC). Merci à ses membres qui m'ont accompagnée de près ou de loin dans mon parcours. Un IMMENNNNNNSE merci à Corine pour sa bienveillance et son accompagnement sans faille (tous les doctorants de l'ISEA t'adorent!). Merci au service des résidences notamment Sonia et Jean-Yves. Une pensée aussi pour Soané, Léo et Claude, pour leur bonne humeur! Quentin, je ne sais pas si tu te souviens de ma personne et je ne pense pas que tu liras un jour ces remerciements, mais je tiens à marquer noir sur blanc que tu m'as sauvée la mise plusieurs fois avec le HPC. Un énorme merci à toi! Merci aussi à Camille du service RH. Enfin, désolé pour toi Nicolas (aka Jezzz, d'après les dires) de te faire filmer ma soutenance un vendredi soir à 18h sans te proposer un diaporama dossier de notre chère Sarah. Promis, il y aura de la pizza à la fin et Thibaut sera présent!

Je voudrais aussi remercier, bien évidemment, l'équipe de l'Institut de Sciences Exactes et Appliquées (ISEA) & co. Travailler dans un institut pluridisciplinaire fut une expérience très enrichissante. Une pensée particulière pour Claire à qui je ne cèderai jamais, AU GRAND JAMAIS, Shawn! Un IMMENSE merci à toi Christine, que je surnommerai toujours affectueusement Orange, pour ton soutien mais aussi pour tes conseils toujours justes et pertinents. Tu es la meilleure! Merci aussi aux différents chercheurs de l'institut pour tous les moments de partages autour d'un café/thé/cookie à parler de tout et de rien, spécialement France, Nazha, Loïc, Tania, Joris, Cyril, Michael et Thomaaaaaaaaaaaaaaaas!!!!!!!!!!

À mes chers confrères doctorants/post-doctorants, mes gueux de la science, un immense merci à vous. Cette expérience n'aurait jamais été la même sans vous! Notamment, à mes Paulines, Cynthia, mes girrrrrrls mangrove, Sarah, Leyla, Naïna (aka Néma, Néna et j'en passe), Noéline et Océ Hoane, ma scalpeuse de poisson préférée Nono, monsieur « Je suis Dr en pharmacie mais je n'aime pas les gens donc je fais un doctorat » (aka Cédric), les

frères métabo Wawa et mon ritalo-viet préféré Vicenteee, notre rock sucker préféré J-Bouille (qui nous as régalés avec toutes ses péripéties) mais aussi, Clara notre experte en enfant mort et Marie notre experte en caca de crevette. Merci aussi aux doctorants de l'Institut Pasteur de Nouvelle-Calédonie (IPNC) ; notamment Grégoire, mon modèle d'excellence, ma staaaar. Enfin, une dédicace spéciale à Romance/Roamne ou tout simplement Romane et Victoire/Fondation RG ou tout simplement Rodrigue – **ma Hilona de l'aventure** – pour leur amitié et « leur expertise Linux ». Je suis heureuse de vous avoir écrasé aux fléchettes plus d'une fois. Cœur sur vous.

Merci aussi à la team du 1881 et de la Résidence Michel pour ces moments épiques. À jamais gravés dans ma mémoire : nos rondes de quartiers, l'anniversaire de chef et les « ya des volent qui verres »!

Merci à mes amies d'enfance qui m'ont apporté leur soutien sans même comprendre, pour certaine, ce que je faisais de ma vie. Non Déborah, je ne travaille pas sur les fonds marins, et non Mélanie je ne travaille pas non plus sur les algues. Cœur sur vous deux, ainsi que sur ma petite Bouze, mon Popo d'Chat et ma Patate. Merci aussi à Alexia (la seule à comprendre ce que je fais, heureusement que tu es là toi) et mon petit Asticot.

Merci à ma famille, spécialement ma chère mère, ma vieille pétoule, mon Fan de Nouilles, mon papou, et ma mère-grand, merci à vous de m'avoir toujours soutenue quelles que soient mes entreprises périlleuses — pas d'inquiétude, je reviendrais toujours à la maison. Mille mercis à vous.

P.S. : mes plus plates excuses aux presonnes que je n'ai pas citées, n'hésitez pas à me réclamer un cookie à l'avenir pour réparer cet afront. Un grand merci à vous aussi!

Pour toi, Pêche...

Table des matières

Liste des tableaux **xvii**

Liste des figures **xxi**

Avant-propos **3**

Introduction générale **5**

I État de l'art **15**

I.1 Métaux, métalloïdes, métaux lourds et éléments traces métalliques 17

I.1.1 Concepts et définitions 17

I.1.2 Origine des métaux dans les sols 18

I.1.3 D'éléments nutritifs essentiels à composés phytotoxiques 19

I.1.3.1 Rôle des métaux chez les végétaux 19

I.1.3.2 Phytotoxicité des métaux 22

I.1.4 Paramètres édaphiques jouant sur la mobilité et la biodisponibilité . . . 25

I.2 Les sols métallifères 31

I.2.1 Qu'est-ce qu'un sol métallifère ? 31

I.2.1.1 Genèse d'un gîte métallifère 31

I.2.1.2 Des roches ultramafiques aux latérites nickélifères 33

I.2.2 Espèces végétales associées aux sols métallifères 34

I.2.2.1 Diversité et classification des plantes métallophytes 34

I.2.2.2 Mécanismes adaptatifs développés par les métallophytes 34

I.2.2.3 Seuils d'hyperaccumulation 35

I.3 L'hyperaccumulation : un trait évolutif rare 37

I.3.1 Origine du trait d'hyperaccumulation 37

I.3.2 Distribution des hyperaccumulateurs 38

I.3.3 Exemples d'espèces modèles pour l'étude de l'hyperaccumulation du Ni 40

I.3.3.1 *Pycnandra acuminata* 42

I.3.3.2 *Alyssum* / *Odontarrhena* 42

I.3.3.3 *Thlaspi* / *Noccaea* 43

I.3.3.4 *Phyllanthus* 45

I.3.3.5 Autres genres 45
I.4 Mécanismes d'adaptation des plantes au stress métallique 45
I.4.1 Les exsudats racinaires : la première ligne de défense 46
I.4.2 Voies d'entrée et devenir des métaux dans les cellules végétales 47
I.4.2.1 Mécanismes d'entrée 47
I.4.2.2 Transport inter- et intracellulaire, et compartimentation 48
I.4.2.3 Voies d'export et d'élimination des ions métalliques 50
I.4.2.4 Aspects physiologiques et moléculaires de l'hyperaccumulation du Ni 50
I.4.3 Voies de signalisation et de détoxification impliquées dans la réponse au stress métallique chez les plantes 57
I.4.3.1 Voie de signalisation dépendante du Ca^{2+} 57
I.4.3.2 Voie de signalisation des MAPK 58
I.4.3.3 Voie de signalisation des ERO 58
I.4.3.4 Régulation des ERO par les systèmes antioxydants 59
I.4.3.5 Voie de signalisation des polyamines 59
I.4.3.6 Voies de signalisation hormonale 61
I.4.3.7 Voie de détoxification du méthylglyoxal 62
I.4.3.8 Signalisation croisée et réponse adaptative 64
I.4.4 Modifications post-traductionnelles impliquées dans la réponse au stress métallique 67
I.5 Rôle du microbiome dans l'adaptation au stress métallique 69
I.5.1 Concepts et définitions 69
I.5.2 Les associations plantes-microorganismes 72
I.5.2.1 Ecosystèmes microbiens associés aux plantes 72
I.5.2.2 Composition du microbiote bactérien et fongique 72
I.5.2.3 Archétypes d'interactions plante-microorganismes 74
I.5.2.4 Modes de transmission et établissement du microbiome des plantes 74
I.5.2.5 Dynamique des interactions plantes-microorganismes 78
I.5.3 Effets promoteurs de la croissance des plantes 79
I.5.3.1 Synthèse de phytohormones 79
I.5.3.2 Acquisition d'éléments nutritifs 80
I.5.3.3 Protection contre les phytopathogènes et ravageurs 83
I.5.3.4 Recrutement de microorganismes bénéfiques 84
I.5.3.5 Mécanismes microbiens d'atténuation du stress métallique . . 85
I.5.4 Impacts des microorganismes sur la biodisponibilité des métaux 85

I.5.4.1 Mécanismes de séquestration et de solubilisation des métaux dans le sol . . . 86
I.5.4.2 Mécanisme de biosorption . . . 89
I.5.4.3 Mécanisme de bioaccumulation . . . 89
I.5.4.4 Mécanismes de réduction . . . 90
I.5.5 Impact du microbiome sur les phénotypes d'exclusion, d'accumulation et d'hyperaccumulation chez les plantes . . . 90
I.6 Les métallophytes et leur microbiome au service de l'Homme . . . 92
I.6.1 Les procédés de phytoremédiation . . . 92
I.6.2 Les procédés de bioremédiation . . . 94
I.6.3 Recyclage des métaux et valorisation industrielle . . . 95
I.7 Le contexte néo-calédonien . . . 97
I.7.1 Généralités . . . 97
I.7.2 Les sols néo-calédoniens . . . 98
I.7.2.1 Généralités et diversité pédologique de la Grande-Terre . . . 98
I.7.2.2 Les massifs ultramafiques . . . 99
I.7.3 Diversité floristique des massifs ultramafiques . . . 99
I.7.4 Diversité microbiennes des massifs ultramafiques . . . 101
I.7.5 L'exploitation minière en Nouvelle-Calédonie . . . 102
I.7.5.1 L'ascension du "Roi Nick" . . . 102
I.7.5.2 Les actions mises en place pour préserver la biodiversité . . . 104
I.7.6 Les espèces hyperaccumulatrices de Ni : une ressource locale encore sous-exploitée . . . 105

II Présentation et caractérisation des espèces et sites d'étude 109
II.1 Choix des espèces étudiées . . . 111
II.2 Présentation des espèces étudiées . . . 113
II.2.1 Généralités sur le genre *Psychotria* . . . 113
II.2.2 Généralités sur le genre *Geissois* . . . 114
II.3 Mécanismes d'hyperaccumulation du Ni chez *P. gabriellae* et *G. pruinosa* . . . 115
II.3.1 Teneur et distribution en/du Ni dans les organes et tissus . . . 115
II.3.2 Molécules impliquées dans la chélation et le transport du Ni . . . 120
II.4 Sites étudiés dans le cadre de la thèse . . . 120
II.4.1 Présentation des sites . . . 120
II.4.2 Caractéristiques chimiques des sites d'étude . . . 123
II.4.2.1 Caractérisation chimique des sols . . . 123
II.4.2.2 Caractérisation chimique des feuilles . . . 126
II.4.2.3 Structuration globale des sites et des espèces associées . . . 127

II.4.2.4 Calcul des facteurs de bioconcentration 129

Partie 1 : approche "culture indépendante" **131**

III Communautés microbiennes associées au couple *Psychotria* **133**

III.1 Présentation du chapitre 135
III.1.1 Ancrage théorique 135
III.1.2 Travaux préliminaires 135
III.1.3 Le cas du couple *Geissois* 136
III.1.4 Contributions expérimentales et analytiques 137
III.2 Background 141
III.3 Methods 142
III.3.1 Sampling and sample conditioning 142
III.3.2 DNA extraction 144
III.3.3 Library preparation and sequencing 145
III.3.4 Bioinformatic pipeline 145
III.3.4.1 Pre-processing 145
III.3.4.2 DADA2 workflow 145
III.3.4.3 Correcting, filtering, and normalising data 145
III.3.5 Statistical analysis 146
III.3.5.1 Alpha diversity 146
III.3.5.2 Beta diversity 146
III.3.5.3 ASV distributions 146
III.3.5.4 Linear discriminant analysis effect size 147
III.3.5.5 Co-occurrence networks 147
III.4 Results 148
III.4.1 Alpha diversity 148
III.4.2 Beta diversity 150
III.4.3 Structure of Bacterial Communities at Class Level 150
III.4.3.1 Structure of bacterial communities of Pg (Ni-HA) 151
III.4.3.2 Structure of bacterial communities of Ps (nA) 152
III.4.3.3 Inter-species comparison at the compartment level 153
III.4.4 Structure of fungal communities at class level 153
III.4.4.1 Structure of fungal communities of Pg (Ni-HA) 153
III.4.4.2 Structure of fungal communities of Ps (nA) 154
III.4.4.3 Inter-species comparison at compartment level 155
III.4.5 ASV distributions 156
III.4.6 Specific taxonomic biomarkers of *Psychotria* spp. at genus level 157

III.4.7 Co-occurrence networks between specific microbiotas of *Psychotria* spp. 158
III.5 Discussion . . . 162
III.5.1 How are metallophyte microbiotas structured? . . . 162
III.5.1.1 Diversity of microbial communities in *Psychotria* spp. . . . 162
III.5.1.2 Composition of microbial communities in *Psychotria* spp. . . . 164
III.5.1.3 Structure of microbial communities in *Psychotria* spp. . . . 165
III.5.2 Is there a distinct microbial signature associated with plants exclusion and hyperaccumulation phenotypes? . . . 166
III.5.2.1 Common biomarkers that may explain adaptation to ultramafic constraints . . . 170
III.5.2.2 Specific biomarkers that may explain Ni-HA phenotype . . . 170
III.5.2.3 Specific biomarkers that may explain Ni-exclusion phenotype . 171
III.6 Conclusions . . . 172
III.7 Supplementary information . . . 173
III.7.1 Acknowledgments . . . 173
III.7.2 Authors' contribution . . . 173
III.7.3 Funding . . . 173
III.7.4 Data availability . . . 174
III.8 Résultats complémentaires du chapitre . . . 175
III.8.1 Prédiction des guildes écologiques avec FUNGuild . . . 175
III.8.2 Prédiction des voies métaboliques bactériennes avec MetaCyc . . . 177
III.9 Conclusions et perspectives du chapitre . . . 181

Partie 2 : Approche "culture dépendante" **185**

IV Vers la valorisation du microbiote cultivable des métallophytes néo-calédoniennes 187
IV.1 Présentation du chapitre . . . 189
IV.1.1 Ancrages théoriques . . . 189
IV.1.2 Travaux préliminaires . . . 190
IV.1.3 Contributions expérimentales et analytiques . . . 190
IV.2 Introduction . . . 195
IV.3 Materials and Methods . . . 198
IV.3.1 Sampling Sites, Plant and Soil Sample Collections . . . 198
IV.3.1.1 Isolation of Bacterial Strains . . . 199
IV.3.1.2 Isolation of Fungal Strains . . . 200
IV.3.2 Screening for Metal-Resistant Microorganisms . . . 200
IV.3.3 DNA Extraction, Sequencing, and Taxonomic Assignment . . . 200
IV.3.4 Selection of Metal-Resistant Plant-Beneficial Microorganisms . . . 202

IV.3.4.1 Plant-Growth-Promoting Assays Carried on Bacterial Strains . . 202
IV.3.4.2 Plant-Growth-Promoting Assays Carried on Fungal Strains . . . 203
IV.3.5 Assays of Biofilm Formation and EPS production with or without metals 205
IV.3.6 Visualisation of the data 205
IV.4 Results 205
IV.4.1 Isolation, Selection, and Identification of Metal-Resistant Microorganisms 205
IV.4.1.1 Metal-Resistant Bacteria 205
IV.4.1.2 Metal-Resistant Fungi 207
IV.4.2 Plant-Growth-Promoting Traits of Metal-Resistant Microorganisms . . . 209
IV.4.2.1 PGP traits, EPS production, and biofilm formation of Metal-Resistant Bacteria 209
IV.4.2.2 PGP traits of Metal-Resistant Fungi 212
IV.5 Discussion 214
IV.5.1 Beneficial Bacterial Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA) 215
IV.5.2 Beneficial Fungal Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA) 218
IV.5.3 Potential of Multi-Microbial Interactions for Enhancing Phytomanagement Strategies 221
IV.6 Conclusion 222
IV.7 Supplementary information 222
IV.7.1 Acknowledgments and Funding 222
IV.7.2 Authors' contribution 223
IV.7.3 Data availability 223
IV.8 Résultats complémentaires du chapitre 225
IV.8.1 Étude du souchier bactérien de *Geissois racemosa* 225
IV.8.2 Essai de bioaccumulation des métaux par la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01 226
IV.8.3 Essai de chélation des métaux par les exopolymères de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01 229
IV.9 Conclusions et perspectives du chapitre 230

Discussion générale et perspectives **233**

Annexes **247**

A Annexe du CHAPITRE II **249**
A.1 Matériels et méthodes 249
A.1.1 Stratégie d'échantillonnage 249

A.1.2 Mesures de pH . . . 249
A.1.3 Mesures des éléments . . . 249
A.1.3.1 Mesures dans les échantillons de sols . . . 250
A.1.3.2 Mesures dans les échantillons de feuilles . . . 250
A.1.4 Traitements des données et analyses statistiques . . . 251
A.2 Résultats des tests statistiques . . . 253
A.3 Matrices de corrélation complémentaires . . . 262

B Annexes du CHAPITRE III 265
B.1 Pipeline bioinformatique . . . 265
B.2 Annexes de l'article . . . 265
B.2.1 Additional file 1 . . . 265
B.2.2 Additional file 2 . . . 266
B.2.3 Additional file 3 . . . 269
B.2.4 Additional file 4 . . . 269
B.2.5 Additional file 5 . . . 269
B.2.6 Additional file 6 . . . 272
B.2.7 Additional file 7 . . . 274
B.3 Résultats complémentaires du CHAPITRE III . . . 275

C Annexes du CHAPITRE IV 283
C.1 Associations mycorhiziennes . . . 283
C.2 Annexes de l'article . . . 285
C.2.1 Supporting Information S1 . . . 285
C.2.1.1 Supplementary tables . . . 285
C.2.1.2 Supplementary text . . . 285
C.2.2 Supporting Information S2 . . . 287
C.2.3 Supporting Information S3 . . . 289
C.3 Résultats complémentaires du CHAPITRE IV . . . 310
C.3.1 Résultats des tests effectués sur les souches *Bacillus* sp. . . . 310
C.3.2 Identification des bactéries au MALDI-TOF . . . 311
C.3.3 Protocole d'extraction des protéines bactériennes . . . 311

Bibliographie 313

Contribution à la recherche, à la formation et à la vulgarisation 371

Résumé – Abstract 376

Liste des tableaux

CHAPITRE I.

État de l'art **15**

I.1 Concentrations en métaux et métalloïdes dans des plantes entières communes 20

I.2 Seuils statistiques d'hyperaccumulation déterminés pour le Mn, Co, Ni, Zn, As et Se 37

I.3 Liste non exhaustive des principales familles et genres d'hyperaccumulateurs de métaux et leur localité 39

I.4 Principaux ligands impliqués dans la chélation du Ni chez plusieurs espèces hyperaccumulatrices de Ni 54

I.5 Exemples de transporteurs métalliques ayant une affinité pour le Ni et ayant été analysés par transgénèse 55

I.6 Présentation des différentes techniques omiques 71

I.7 Exemples d'espèces hyperaccumulatrices pouvant être utilisées en phytoremédiation, d'après la littérature 93

I.8 Description des techniques de bioremédiation 94

I.9 Endémicité de la flore néo-calédonienne selon les unités édaphiques 100

CHAPITRE II.

Présentation et caractérisation des espèces et sites d'étude **109**

II.1 Espèces néo-calédoniennes de *Psychotria* présentant des phénotypes d'hyperaccumulation de Ni et Mn 113

II.2 Espèces néo-calédoniennes de *Geissois* présentant des phénotypes d'hyperaccumulation de Ni, Mn et Co 114

II.3 Concentrations en Ni dans différents organes de *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* 115

II.4 Coordonnées géographiques (degrés décimaux) des sites d'étude 121

II.5 Utilisation des différents sites en fonction des objectifs de recherche du projet de thèse 121

II.6 Éléments totaux et extractibles des sols 124

II.7 Différences notables entre les caractérisations réalisées au cours de l'ANR et celles de la présente étude . . . 125
II.8 Éléments totaux des feuilles . . . 127
II.9 Facteurs de bioconcentration (BCF) du Ni, Mn, Cu et Co des espèces associées aux substrats ultramafiques du Mont Koghi . . . 129

CHAPITRE III.

Communautés microbiennes associées au couple *Psychotria* 133

III.1 Alpha diversity indices for bacterial communities . . . 148
III.2 Alpha diversity indices for fungal communities . . . 149
III.3 Overview of LEfSe analysis results . . . 158
III.4 Graph network properties . . . 160
III.5 Summary of microbial biomarkers identified using the LEfSe method at the genus level, present in the co-occurrence networks of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA). . . . 161
III.6 Overview of the effects on plant growth and adaptation to nickel stress, as well as nickel tolerance, of genera identified as biomarkers in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) (non-exhaustive listing). . . . 167
III.7 Overview of the effects on plant growth and adaptation to nickel stress, as well as nickel tolerance, of genera identified as biomarkers in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) or *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) (non-exhaustive listing) 168

CHAPITRE IV.

Vers la valorisation du microbiote cultivable des métallophytes néo-calédoniennes 187

IV.1 Contribution à la création et à la caractérisation des souchiers fongiques et bactériens, ainsi qu'à la sélection des microorganismes résistants aux ETM . . 191
IV.2 Polymerase Chain Reaction (PCR) programs for the 16S rRNA gene amplification (Bacteria) and the 5.8S ribosomal gene, ITS1, and ITS2 regions amplification (Fungi) . . . 201
IV.3 Number of isolated bacterial strains placed in the collection . . . 206
IV.4 Number of fungal strains . . . 207
IV.5 Plant-growth-promoting traits of metal-resistant bacterial strains . . . 210
IV.6 Biofilm formation and EPS production capacities of MR-PGP bacterial strains . 212
IV.7 Plant-growth-promoting traits of metal-resistant fungal strains . . . 213
IV.8 Résultats de l'essai de bioaccumulation par la biomasse bactérienne de la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01 . . . 228

IV.9 Résultats de l'essai de chélation par les exopolymères bactériens de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01 230

ANNEXE A.

Annexe du CHAPITRE II **249**

A.1 Résultats des tests de Wilcoxon par comparaisons deux à deux sur les concentrations élémentaires des sols 253

A.2 Résultats des tests de Wilcoxon par comparaisons deux à deux sur les concentrations élémentaires des feuilles 260

A.3 Résultats de l'ANOVA et du test de Tukey pour le C dans les échantillons de feuilles 261

ANNEXE B.

Annexes du CHAPITRE III **265**

B.1 Examples of alpha diversity indices reported in the literature for bacterial communities 272

B.2 Examples of alpha diversity indices reported in the literature for fungal communities 273

B.3 Détail des voies métaboliques associées aux catégories de la figure III.11 275

ANNEXE C.

Annexes du CHAPITRE IV **283**

C.1 Aperçu des paramètres de mycorhization des racines de *Geissois pruinosa* et *Psychotria gabriellae* 283

C.2 Metal concentrations used in the study for the screening of metal-resistant microorganisms 285

C.3 Bacterial and fungal strains used as positive controls in the study 285

C.4 Results of the identification of cultivable metal-resistant bacteria by 16S rRNA gene sequencing 287

C.5 Results of the identification of cultivable metal-resistant fungi by sequencing of the 5.8S ribosomal gene and the ITS1 and ITS2 regions 288

C.6 Discriminative features (biomarkers) identified by linear discriminant analysis (LDA) effect size (LEfSe), as performed by Dijoux et al. (2025) 289

C.7 Examples of bacterial strains with metal resistance and/or plant-growth-promoting (PGP) properties, and their potential applications 290

C.8 Examples of fungal strains with metal resistance and/or plant-growth-promoting (PGP) properties, and their potential applications 305

C.9 Résultats des tests de résistance aux métaux, de production d'EPS et de formation de biofilm chez les souches de *Bacillus* sp. isolées à partir de *Geissois pruinosa* et *Psychotria gabriellae* 310
C.10 Résultats de l'identification des bactéries cultivables tolérantes aux métaux par séquençage du gène de l'ADNr 16S et analyse au MALDI-TOF MS 311

Liste des figures

Introduction générale **5**

1 Schéma global de la thèse 11

CHAPITRE I.

État de l'art **15**

I.1 Croissance des plantes en fonction des concentrations en éléments essentiels dans leurs tissus 22

I.2 Processus biochimiques et moléculaires responsables du stress oxydatif . . . 24

I.3 Transfert de l'eau à courte et longues distance chez des plantes soumises à un stress métallique. 26

I.4 Mobilité et disponibilité des métaux dans le système sol-plante 27

I.5 Diagrammes de Pourbaix du Ni 28

I.6 Interaction entre les particules du sol et les ions métalliques 28

I.7 Influence du complexe racines-microorganismes sur le devenir des métaux dans la rhizosphère 31

I.8 Cycle global des roches et des gîtes métallifères associés 32

I.9 Types de profils latéritiques nickélifères 33

I.10 Schéma conceptuel illustrant la réponse des plantes à un stress métallique, les mécanismes d'exclusion et les mécanismes d'accumulation et d'hyperaccumulation. 35

I.11 Histogrammes montrant la distribution des concentrations en Ni dans les échantillons obtenus par XRF et ICP-AES 36

I.12 Carte de répartition mondiale des hyperaccumulateurs 38

I.13 Distribution des espèces hyperaccumulatrices de Ni, Zn, Cd, Pb, As, Se et Tl au sein de la famille des Brassicacées 40

I.14 Distribution phylogénétique des hyperaccumulateurs de Ni selon la classification APG III 41

I.15 Localisation du Ni chez *Pycnandra accuminata* 43

I.16 Habitat de l'espèce *Odontarrhena muralis* et localisation du Ni dans les tissus 44

I.17 Localisation du Ni chez *Noccaea caerulescens* 44

I.18 Habitats des espèces *Phyllanthus balgooyi* et *Phyllanthus rufuschaneyi*, et localisation du Ni dans leurs tissus 45
I.19 Transporteurs majeurs impliqués dans l'influx et l'efflux d'ions métalliques à l'échelle d'une cellule végétale 49
I.20 Modèle conceptuel de l'hyperaccumulation du Ni chez les plantes hyperaccumulatrices 52
I.21 Rôle des polyamines dans la tolérance au stress métallique chez les plantes . 60
I.22 Schéma du rôle du méthylglyoxal et de la glyoxalase dans la résistance des plantes au stress métallique 63
I.23 Schéma illustrant les voies de signalisation activées par le stress métallique chez les plantes et les interconnexions entre les réseaux d'interactions plante-microorganismes-métaux 66
I.24 Les interactions microbiennes au sein du microbiome des plantes 70
I.25 Diversité des microorganismes bactériens et fongiques associés aux plantes . 73
I.26 Colonisation de la plante par les microorganismes et assemblage du phytobiome 75
I.27 Étape de formation d'un biofilm 77
I.28 Dynamique du continuum d'interactions plante-microorganismes 78
I.29 Effets bénéfiques du microbiome sur la nutrition, la croissance, la défense et l'adaptation aux stress abiotiques des plantes 80
I.30 Mécanismes d'absorption du fer par les sidérophores chez les bactéries 82
I.31 Mécanismes d'absorption du fer par les sidérophores chez les champignons . 82
I.32 Mécanismes de résistance aux métaux développés par les bactéries 86
I.33 Mécanismes de résistance aux métaux développés par les champignons . . . 87
I.34 Ensemble des mécanismes d'interactions entre le biofilm bactérien et les polluants environnementaux 87
I.35 Rôles clés de glomaline dans le sol 88
I.36 Mécanismes d'action du microbiome sur les phénotypes d'exclusion, d'accumulation et d'hyperaccumulation de la plante hôte 91
I.37 La filière de l'agromine 96
I.38 Exemple de procédé d'écocatalyse 96
I.39 Archipel de la Nouvelle-Calédonie 97
I.40 Modèle géodynamique de la formation de la Grande-Terre selon Cluzel et al. (2012) 98
I.41 Répartition des massifs ultramafiques de Nouvelle-Calédonie 99
I.42 Aperçu de quelques exploitations minières à ciel ouvert de Nouvelle-Calédonie 103
I.43 Schéma d'une verse à stériles 105

CHAPITRE II.

Présentation et caractérisation des espèces et sites d'étude **109**

II.1 Présentation des espèces étudiées dans le cadre de la thèse 112
II.2 Cartographies μXRF synchrotron d'éléments dans des sections fraîches de tiges et de pétioles de *Psychotria gabriellae* 116
II.3 Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des portions de feuilles de *Psychotria gabriellae* 117
II.4 Cartographies élémentaires du K, Ca, Ni et Zn obtenues par μXRF synchrotron dans des sections fraîches de feuilles de *Psychotria gabriellae* 118
II.5 Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des sections fraîches de pétioles de *Geissois pruinosa* 118
II.6 Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des portions de feuilles de *Geissois pruinosa* 119
II.7 Localisation des sites d'étude et espèces associées 122
II.8 Analyse en composantes principales (ACP) et matrices de corrélation des échantillons de sol 128
II.9 Analyse en composantes principales (ACP) et matrices de corrélation des échantillons de feuille 129

CHAPITRE III.

Communautés microbiennes associées au couple *Psychotria* **133**

III.1 Overview of the integrated approach applied to the specific microbiotas of Pg (Ni-HA) and Ps (nA). 143
III.2 Location of New Caledonia and its main island, "Grande Terre", and the study area 143
III.3 Cleveland diagram of alpha diversity indices for bacterial communities 148
III.4 Cleveland diagram of alpha diversity indices for fungal communities 150
III.5 Relative abundances of the 20 most abundant bacterial taxa at the class level 151
III.6 Relative abundances of the 20 most represented fungal taxa at the class level . 154
III.7 Venn diagrams of microbial ASV distribution 157
III.8 Co-occurrence networks of significant positive correlations between specific microorganisms 159
III.9 Summary diagram of the results obtained 167
III.10 Abondances relatives des guildes écologiques prédites des communautés fongiques associées à *Psychotria gabriellae, P. semperflorens* et au sol *bulk soil* 176
III.11 Abondances relatives des voies métaboliques prédites des communautés bactériennes associées à *Psychotria gabriellae* (Pg), *P. semperflorens* (Ps) et au *bulk soil* (Bs). 179

III.12 Stratégie d'échantillonnage employée pour la comparaison de l'impact des désinfections sur les analyses de séquençage amplicon du 16S ARNr (V3-V4) . 183

CHAPITRE IV.

Vers la valorisation du microbiote cultivable des métallophytes néo-calédoniennes 187

IV.1 Location of the study areas on the main island of New Caledonia, "Grande-Terre" 198
IV.2 Taxonomic and host plant distribution of selected metal-resistant bacterial strains 207
IV.3 Taxonomic and host plant distribution of selected metal-resistant fungal strains 208
IV.4 Heatmap illustrating the percentage of MR-PGP bacterial strains 211
IV.5 Heatmap illustrating the percentage of MR-PGP fungal strains 214
IV.6 Résultats des tests de résistance effectués sur le souchier bactérien de *G. racemosa* 226
IV.7 Pourcentage de métal assimilé par gramme de biomasse bactérienne de la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01 229

Discussion générale et perspectives 233

1 Schéma global des résultats, perspectives et portée des travaux de la thèse . . 235

ANNEXE A.

Annexe du CHAPITRE II 249

A.1 Schéma illustrant la stratégie d'échantillonnage mise en œuvre pour la caractérisation des sols et des compartiments foliaires sur les sites d'étude 249
A.2 Matrices de corrélation des éléments mesurés dans les échantillons de sols et de feuilles associés aux espèces *Psychotria* 262
A.3 Matrices de corrélation des éléments mesurés dans les échantillons de sols et de feuilles associés aux espèces *Geissois* 263

ANNEXE B.

Annexes du CHAPITRE III 265

B.1 Vue comparative des pipelines bioinformatiques utilisés par le prestataire (CD-HIT-OTU) et dans nos analyses (DADA2) 265
B.2 Relative abundances of the most abundant bacterial (a) and fungal (b) taxa at the phylum level of *Psychotria gabrieallae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs) 267
B.3 Relative abundances of the most abundant bacterial (a) and fungal (b) taxa at the genus level of *Psychotria gabrieallae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs) 268

B.4 The merge fusion of bacterial and fungal samples 269
B.5 Dendrogram of hierarchical clustering of samples based on ASV composition (bacterial samples) 270
B.6 Dendrogram of hierarchical clustering of samples based on ASV composition (fungal samples) 271
B.7 Venn diagrams of core distribution of bacterial ASVs and core distribution of fungal ASVs 274

ANNEXE C.

Annexes du CHAPITRE IV **283**

C.1 Vues microscopiques d'arbuscules et de vésicules de champignons mycorhiziens à arbuscules dans les racines de *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* 283
C.2 Photographies microscopiques de différentes spores de champignons mycorhiziens à arbuscules retrouvées dans le sol rhizosphérique de *Geissois pruinosa* 284

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée à l'Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), au sein de l'Institut de Sciences Exactes et Appliquées (ISEA), et a été codirigée par le Pr Valérie Burtet-Sarramegna et le Dr Linda Guentas (MCF, HDR). Ces travaux s'inscrivent dans le thème B de recherche de l'équipe d'accueil ISEA : "Mécanismes/Interactions, préservation et restauration" ; ainsi que dans l'axe de recherche "valorisation du capital naturel (biodiversité, mines et environnement)" du CRESICA (Consortium pour la Recherche, l'Enseignement supérieur et l'Innovation en Nouvelle-Calédonie). Ces travaux ont pu être réalisés grâce à l'obtention d'une bourse de thèse de l'École doctorale du Pacifique (ED 469). Ils ont également bénéficié du soutien des projets financés suivants :

- projets **"Pacific Nickelator"** (N°1795) et **"MATRRISS"** (N°2330), accordés par le Fonds Pacifique ;
- projet **"Pacific Nickelator 2"**, accordé par le PIURN (Pacific Island Universities Research Network) ;
- projet **Au fil de l'eau : "DEPOLEAU : La biosorption comme outil de dépollution des effluents contaminés par des ETM"**, accordé par le CRESICA.

Ce manuscrit est bilingue et se présente sous format de thèse par articles. Les sections relatives à des articles publiés ou en cours de soumission, ainsi que leurs annexes, sont rédigées en anglais ; le reste du manuscrit est en français.

Introduction générale

Contexte et problématique de l'étude

La Nouvelle-Calédonie est un archipel français du Pacifique Sud qui se distingue par une biodiversité exceptionnelle et un fort taux d'endémisme, avec en moyenne 75% d'espèces de la flore endémiques à l'ensemble de l'archipel (Jaffré et al., 2009). Ces écosystèmes terrestres uniques sont fortement menacés par de nombreuses pressions : changement climatique, espèces envahissantes, feux, urbanisation, exploitation minière — pour n'en citer que quelques-unes. Ainsi, la Nouvelle-Calédonie remplit pleinement les critères caractéristiques de "*hotspot*" de biodiversité mondiale, puisqu'il s'agit d'une zone géographique limitée, abritant de nombreuses espèces endémiques, sur lesquelles pèsent plusieurs menaces (Myers, 1988). Cette richesse, notamment floristique, s'explique en partie par la présence de sols ultramafiques, en particulier des latérites de type nickélifères, qui couvrent près d'un tiers de l'île principale, la "Grande-Terre" (Sevin et al., 2020). Ces sols se caractérisent également par de faibles concentrations en éléments nutritifs essentiels, un faible ratio calcium/magnésium (Ca/Mg), et surtout par une forte teneur en éléments traces métalliques (ETM) tels que le nickel (Ni), le cobalt (Co), le chrome (Cr) et le manganèse (Mn). Associées à l'insularité, ces contraintes édaphiques ont favorisé l'émergence d'une flore originale, hautement endémique (jusqu'à 90% d'endémicité floristique sur ces types de sols), comportant de nombreuses espèces végétales adaptées au stress métallique (Isnard et al., 2016). Ces dernières — que l'on qualifie de métallophytes — mettent en œuvre différents mécanismes adaptatifs vis-à-vis des métaux. Parmi elles, certaines les excluent, notamment en les piégeant dans leur rhizosphère (ces espèces végétales sont qualifiées d'"*excluders*"), tandis que d'autres les accumulent dans leurs tissus aériens, phénomène allant parfois jusqu'à l'hyperaccumulation (Baker, 1981). L'hyperaccumulation est définie par des seuils qui diffèrent d'une espèce métallique à l'autre (van der Ent et al., 2012). Concernant le Ni, une plante est considérée comme hyperaccumulatrice lorsqu'elle est capable de contenir des concentrations de Ni supérieures à 1 000 ppm (0,1% de son poids sec) dans ses parties aériennes (van der Ent et al., 2012).

Depuis leur découverte en 1948, les plantes hyperaccumulatrices de métaux n'ont cessé de susciter un intérêt croissant en recherche, notamment pour leur potentielle utilisation en phytoremédiation (Rascio et Navari-Izzo, 2011). Parmi les régions du monde où ces espèces sont particulièrement diversifiées, la Nouvelle-Calédonie se distingue par la forte présence d'hyperaccumulateurs de Ni, dont des espèces endémiques qualifiées d'hypernickélophores (plus de 10 000 ppm de Ni dans leurs parties aériennes) ; certaines pouvant concentrer jusqu'à 20% de Ni en masse sèche, dont le célèbre arbre à sève bleue : *Pycnandra accuminata*

(Jaffré et al., 1976; Whiting et al., 2004).

Au-delà de leur valeur biologique, les écosystèmes ultramafiques néo-calédoniens représentent un patrimoine écologique et sociétal majeur (Bonvallot et al., 2012). Ils sont néanmoins fragilisés par une exploitation minière soutenue, centrée sur l'extraction du Ni, ressource stratégique dont l'archipel détient près de 25% des réserves mondiales (Bailly, 2020). Pour limiter les impacts environnementaux liés à l'exploitation minière, des mesures de réhabilitation, notamment par revégétalisation, ont été mises en œuvre (L'Huillier et al., 2010). Celles-ci reposent en particulier sur la réutilisation du *topsoil* — la couche superficielle du sol, riche en graines et en microorganismes — ainsi que sur l'utilisation de plantes indigènes ou endémiques. Parmi celles-ci, plusieurs espèces endémiques ont été identifiées comme candidates à la revégétalisation, en raison de leur adaptabilité et de leur taux de survie sous contrainte édaphique. Toutefois, les stratégies actuelles intègrent encore peu les espèces hyperaccumulatrices, alors que certaines zones à revégétaliser restent riches en ETM. L'utilisation de ces plantes, sur de telles zones, pourrait permettre de développer localement des approches d'agromine (van der Ent et al., 2021). En effet, certaines espèces telles que *Geissois pruinosa* et *Psychotria gabriellae* ont déjà montré un intérêt pour des développements en écocatalyse (Losfeld et al., 2015b; Grison et Escande, 2016). Cependant, le déploiement opérationnel de telles stratégies nécessite de nombreuses optimisations, passant notamment par (i) une meilleure compréhension préalable des mécanismes d'hyperaccumulation du Ni par les plantes et (ii) l'étude des stratégies d'établissement et de croissance des espèces hyperaccumulatrices locales sur substrats ultramafiques. Cela implique donc également d'optimiser la germination de leurs graines, la survie des plantules, ainsi que leur capacité à extraire et accumuler le Ni.

En Nouvelle-Calédonie, afin de mieux comprendre les mécanismes d'hyperaccumulation du Ni, la recherche s'est principalement concentrée sur les réponses physiologiques des plantes, en particulier les mécanismes de chélation, de transport et de séquestration du Ni (Callahan et al., 2012; Merlot et al., 2014; García de la Torre et al., 2020). Or, la plante est en constante interaction avec son écosystème. Elle est notamment en étroite collaboration avec des microorganismes qui lui sont intimement associés (Trivedi et al., 2020). Ces interactions plante-microorganismes jouent un rôle crucial dans le devenir des métaux dans le sol et dans la plante (Rajkumar et al., 2012). De plus, les microorganismes présents dans les écosystèmes ultramafiques disposent eux-mêmes de mécanismes de résistance aux métaux et peuvent contribuer, dans une certaine mesure, aux phénotypes d'hyperaccumulation ou d'exclusion des ETM par les plantes (Thijs et al., 2017). Cette contribution peut s'exercer via divers processus, tels que la modification de la spéciation et de la biodisponibilité des métaux dans le sol, ou encore l'induction de gènes de résistance chez la plante (Trivedi et al., 2020). Les

études menées jusqu'à présent sur les microorganismes associés aux hyperaccumulateurs néo-calédoniens se sont principalement concentrées sur les mycorhizes (Amir et al., 2008). Aucune étude approfondie n'a, à ce jour, exploré l'ensemble du microbiote associé aux espèces hyperaccumulatrices de Ni en Nouvelle-Calédonie, en prenant en compte la plante dans son entièreté (holobionte), des parties racinaires aux parties aériennes. Cependant, les interactions plante-microorganismes sont décrites comme un levier stratégique pour la restauration écologique en contexte minier, ainsi que pour la phytoextraction assistée par bioaugmentation (Lebeau et al., 2008; Benizri et al., 2020). En effet, les microorganismes associés à ces plantes présentent des propriétés stimulantes de la croissance des plantes, communément appelées effets promoteurs de la croissance des plantes (effets PGP, pour *Plant-Growth Promoting*) (Thijs et al., 2017).

De plus, parce qu'elles sont naturellement associées à des microorganismes eux-mêmes adaptés à de fortes concentrations métalliques, les plantes hyperaccumulatrices constituent potentiellement des réservoirs privilégiés de microorganismes métallo-résistants. En effet, la décomposition de leurs feuilles mortes enrichit localement le sol en ETM, favorisant ainsi le développement de microorganismes adaptés (Schlegel et al., 1991; Wilson et Agnew, 1992). Pour exploiter pleinement ce potentiel, il est crucial de sélectionner, à partir de plantes hyperaccumulatrices, des espèces microbiennes cultivables capables de stabiliser les métaux dans le sol ou de favoriser leur phytoextraction, afin de limiter leur dispersion en aval des massifs ultramafiques. Enfin, une fois isolés, ces microorganismes présentant des propriétés intéressantes — telles que la promotion de la croissance des plantes et/ou la résistance aux métaux — peuvent être utilisés pour développer des procédés innovants et efficaces. Ces applications incluent la conception de biofertilisants favorisant la revégétalisation, la phytoextraction ou la phytostabilisation, ainsi que la mise au point de biofiltres à base de biomasse ou de produits microbiens capables de chélater les ETM résiduels dans les eaux de consommation. Ainsi, l'isolement de microorganismes cultivables à partir d'espèces végétales hyperaccumulatrices et leur caractérisation constituent une première étape clef vers le développement de solutions prometteuses pour limiter le transfert des ETM dans la chaîne alimentaire et aux populations locales.

En effet, outre la restauration des environnements dégradés, une préoccupation majeure dans un contexte d'environnement naturellement riche en ETM reste leurs effets potentiels sur la santé humaine. Ainsi le projet METEXPO (Cordier et al., 2018), axé sur l'exposition humaine aux métaux et l'imprégnation métallique de la population néo-calédonienne, a mis en exergue une imprégnation au Ni et au Cr respectivement plus élevée de près de 20% et 2%, en comparaison de celles relevées en France métropolitaine. Les principales voies d'exposition relevées sont les poussières, l'alimentation et l'eau. Cette situation souligne l'importance de

développer des approches complémentaires de décontamination, notamment via des procédés de bioremédiation (Priyadarshanee et Das, 2021; Priyadarshini et al., 2021). Dans cette perspective, les microorganismes indigènes des sols ultramafiques pourraient constituer une ressource précieuse pour concevoir des solutions locales et durables — fondées sur la nature — visant la décontamination des eaux ou des écosystèmes contaminés par les ETM, ainsi que la limitation de leur diffusion dans l'environnement.

Ces travaux de thèse, qui portent plus particulièrement sur l'étude de deux espèces hyperaccumulatrices de Ni endémiques de Nouvelle-Calédonie — *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* — visent à (i) mieux comprendre le rôle des microorganismes dans l'adaptation des plantes à la contrainte ultramafique et dans leur phénotype d'hyperaccumulation du Ni, et (ii) explorer le potentiel de ces microorganismes pour leur utilisation dans des stratégies locales de bioremédiation, notamment celles axées sur les interactions plante-microorganismes-métaux.

Conception générale et articulation des axes de recherche

Une approche comparative a été utilisée afin de répondre à la problématique posée. Ainsi, le microbiome d'une espèce hyperaccumulatrice de Ni (Ni-HA) a été comparé à celui d'une espèce non-accumulatrice (nA) appartenant au même genre taxonomique. Deux couples de genres différents ont été étudiés. Le premier couple, du genre *Psychotria*, associe l'espèce hyperaccumulatrice de Ni, *P. gabriellae*, à l'espèce non-accumulatrice *P. semperflorens*. Ces deux espèces présentent la particularité de coexister en sympatrie sur des sols ultramafiques, tout en exprimant des comportements physiologiques différents vis-à-vis du Ni. Cette configuration constitue un modèle idéal pour explorer l'effet du phénotype adaptatif dans un contexte édaphique commun. Le second couple, du genre *Geissois*, associe l'espèce hyperaccumulatrice *G. pruinosa* et l'espèce non-accumulatrice *G. racemosa*. Contrairement au couple *Psychotria*, ces deux espèces n'évoluent pas sur les mêmes types de sols : *G. pruinosa* colonise des sols ultramafiques, tandis que *G. racemosa* se développe sur des sols de type volcano-sédimentaire. Cette configuration permet de (i) tester l'effet combiné du phénotype végétal et des conditions édaphiques, et (ii) évaluer dans quelle mesure le recrutement microbien est influencé par le sol, le comportement d'hyperaccumulation du Ni ou leur interaction. La comparaison croisée de ces deux couples d'espèces permet de distinguer les effets relatifs du phénotype végétal, de l'environnement édaphique et de leurs interactions sur la structuration du microbiome associé.

Le microbiome de ces différentes espèces a été caractérisé via une méthode "culture-indépendante", le métabarcodage (ou séquençage d'amplicons). Cette approche de métagénomique ciblée a permis de décrire les communautés bactériennes et fongiques associées aux espèces végétales étudiées, et ce à l'échelle de plusieurs compartiments : le sol à distance de la plante (ou "*bulk soil*"), le sol rhizosphérique, les racines, les feuilles et les fruits. En parallèle, une méthode "culture-dépendante" a permis d'isoler les microorganismes bactériens et fongiques cultivables à partir des sols rhizosphériques, des racines et des feuilles de chacune des espèces végétales étudiées. Ces souches microbiennes ont ensuite été sélectionnées selon un ensemble de critères, allant de la résistance aux métaux aux effets promoteurs de la croissance des plantes. Une approche des mécanismes de résistance aux métaux des bactéries a été entreprise par évaluation de leur capacité à produire des exopolysaccharides et à former un biofilm, en présence ou en absence de métaux, chez les souches bactériennes répondant positivement à l'ensemble des critères de sélection (résistance aux ETM et effets PGP).

Le descriptif détaillé des objectifs et des questions scientifiques de chaque axe, ainsi que le schéma global des travaux de thèse sont présentés ci-après.

Axe 1 – Caractériser les associations sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique

- Objectif 1 : Déterminer si les plantes hyperaccumulatrices de Ni recrutent un microbiote spécifique (i.e., par rapport aux non-accumulatrices).
- Objectif 2 : Identifier la capacité de ce microbiote particulier à conférer aux plantes des avantages favorisant leur développement sur substrats ultramafiques.
- Objectif 3 : Évaluer la potentielle contribution de ce microbiote au phénotype d'hyperaccumulation du Ni.

Ce premier axe, via une méthode de culture dite "indépendante", vise à répondre aux questions suivantes :
⇝ ***Les plantes hyperaccumulatrices de Ni recrutent-elles un microbiote particulier en comparaison de celles présentant un phénotype de non-accumulation ?***
⇝ ***Existe-t-il des cortèges microbiens spécifiques aux phénotypes d'exclusion et d'hyperaccumulation du Ni ?***
⇝ ***Ces cortèges microbiens sont-ils associés à des compartiments végétaux particuliers (e.g., racines et feuilles) ?***
⇝ ***Le microbiote recruté pourrait-il favoriser la croissance sur substrats ultramafiques et/ou influencer les phénotypes d'exclusion et/ou d'hyperaccumulation du Ni ?***

Axe 2 – Isoler des microorganismes d'intérêt pour des stratégies locales de revégétalisation, bioaugmentation et/ou bioremédiation

- Objectif 1 : Évaluer si les microbiotes cultivables associés aux espèces étudiées présentent des résistances aux ETM.
- Objectif 2 : Caractériser les traits des microorganismes cultivables pouvant favoriser la croissance des plantes.

Ce second axe, via une méthode de culture dite "dépendante", vise à répondre à la question suivante :
⇝ ***Pouvons-nous valoriser les microorganismes associés à des espèces végétales néocalédoniennes d'intérêt, et par quels leviers (revégétalisation, bioaugmentation et/ou bioremédiation) ?***

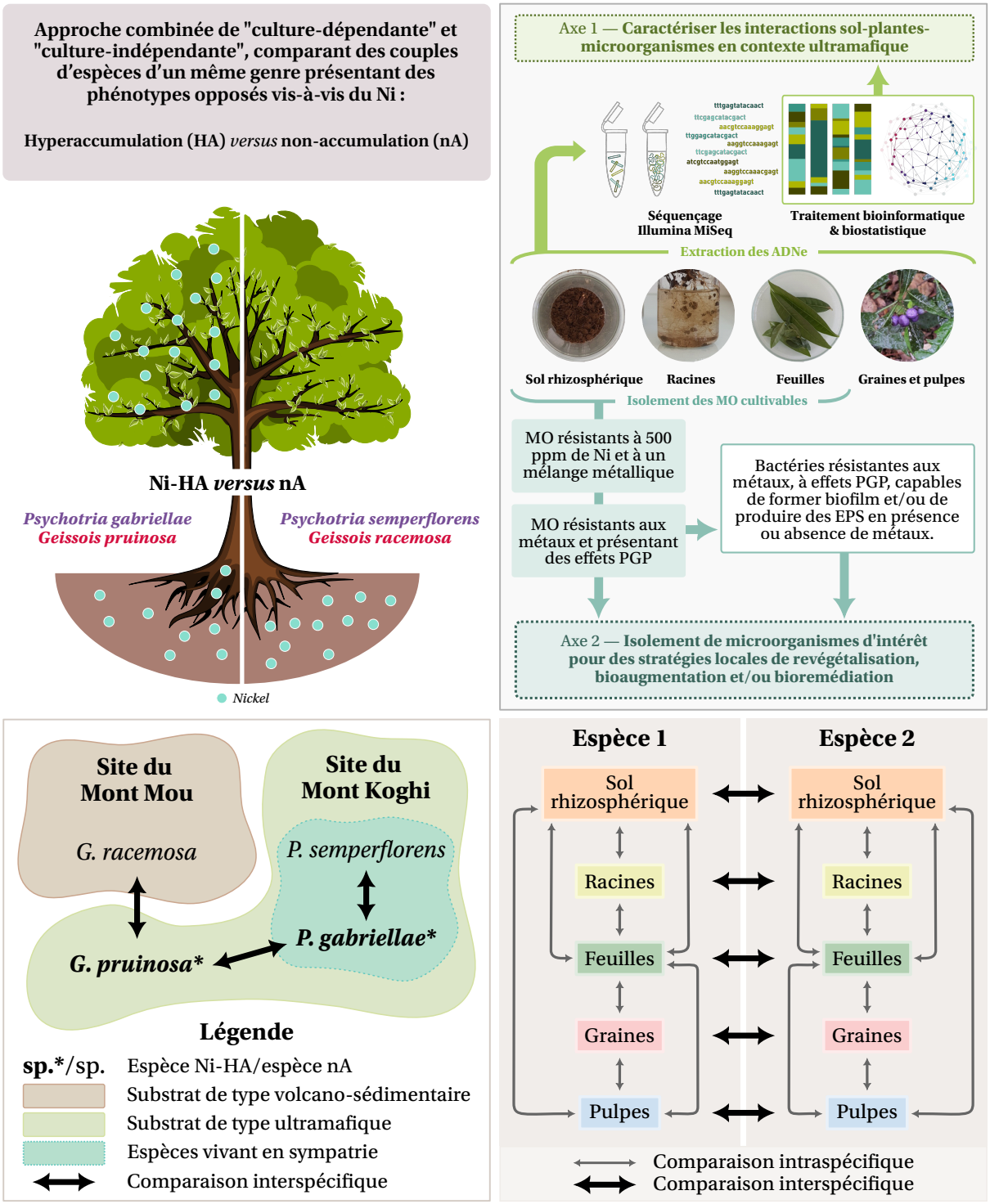


Figure 1 – **Schéma global de la thèse.**

*Légende : **MO** = microorganismes ; **ppm** = partie par million ; **PGP** = plant-growth promoting ; **EPS** = exopolysaccharide.*

Organisation globale du manuscrit

Ce manuscrit est composé de 4 chapitres :

- Le **CHAPITRE I — État de l'art.** Ce chapitre présente la genèse des sols métallifères et les différents mécanismes adaptatifs mise en œuvre par la flore qui y est associée. Il inclut une présentation du phénotype d'hyperaccumulation, avec un focus sur les espèces principalement étudiées pour l'hyperaccumulation du Ni. Les principaux mécanismes d'adaptation des plantes et de leur microbiome face au stress métallique sont également exposés. Le chapitre explore ensuite l'utilisation potentielle des métallophytes et des microorganismes associés dans différents domaines, notamment la phytoremédiation, la bioremédiation et l'industrie verte. Il se conclut par une présentation du contexte néo-calédonien.
- Le **CHAPITRE II — Présentation et caractérisation des espèces et sites d'étude.** Ce chapitre pose le cadre biologique et expérimental dans lequel s'inscrivent les travaux de la thèse. Il présente successivement les espèces végétales étudiées et les sites d'étude associés.

Partie 1 : approche "culture-indépendante"

- Le **CHAPITRE III — Communautés microbiennes associées au couple *Psychotria*.** Ce chapitre présente la structure des communautés microbiennes associées à l'espèce hyperaccumulatrice de Ni, *P. gabriellae*, et à l'espèce non-accumulatrice associée, *P. semperflorens*. L'analyse porte sur plusieurs compartiments : le sol rhizosphérique, les racines, les feuilles, les pulpes de fruits et les graines. Elle met en évidence la structure des cortèges bactériens et fongiques associés au couple *Psychotria*, en particulier les signatures microbiennes propres à chacune des deux espèces. Ces travaux ont été publiés en mai 2025 dans le journal *Microbiome* du groupe Springer Nature (Dijoux et al., 2025). Ce chapitre se conclut par la présentation de résultats complémentaires, non inclus dans l'article, suivie d'une conclusion et de perspectives spécifiques aux travaux présentés.

Partie 2 : approche "culture-dépendante"

- Le **CHAPITRE IV — Vers la valorisation du microbiote cultivable des métallophytes néo-calédoniennes.** Ce chapitre expose les travaux réalisés sur le microbiote fongique et bactérien cultivable des quatre espèces étudiées : les deux hyperaccumulatrices de Ni, *P. gabriellae* et *G. pruinosa*, ainsi que les deux espèces non-accumulatrices, *P. semperflorens* et *G. racemosa*. Il présente notamment l'isolement et la sélection de

souches microbiennes résistantes aux métaux et possédant des traits favorisant la croissance des plantes. Ce chapitre inclut également les tests de production d'exopolysaccharides et de formation de biofilm effectués sur une sélection de bactéries d'intérêt. Ces travaux font l'objet d'un article à soumettre au journal *Environmental Microbiology* du groupe Wiley. Ce chapitre se conclut par la présentation de résultats complémentaires, non inclus dans l'article, suivie d'une conclusion et de perspectives spécifiques aux travaux présentés.

Ce manuscrit se conclut par une discussion générale qui met en perspective l'apport de ces travaux à la compréhension du rôle du microbiome dans les phénotypes d'hyperaccumulation et d'exclusion du Ni, et aborde les perspectives, notamment applicatives, qu'ils ouvrent.

CHAPITRE I

État de l'art



" Ce qui ne peut être évité, il le faut embrasser "

William Shakespeare

Table des matières

I.1 Métaux, métalloïdes, métaux lourds et éléments traces métalliques **17**
I.1.1 Concepts et définitions 17
I.1.2 Origine des métaux dans les sols 18
I.1.3 D'éléments nutritifs essentiels à composés phytotoxiques 19
I.1.4 Paramètres édaphiques jouant sur la mobilité et la biodisponibilité . . . 25
I.2 Les sols métallifères **31**
I.2.1 Qu'est-ce qu'un sol métallifère ? 31
I.2.2 Espèces végétales associées aux sols métallifères 34
I.3 L'hyperaccumulation : un trait évolutif rare **37**
I.3.1 Origine du trait d'hyperaccumulation 37
I.3.2 Distribution des hyperaccumulateurs 38
I.3.3 Exemples d'espèces modèles pour l'étude de l'hyperaccumulation du Ni 40
I.4 Mécanismes d'adaptation des plantes au stress métallique **45**
I.4.1 Les exsudats racinaires : la première ligne de défense 46
I.4.2 Voies d'entrée et devenir des métaux dans les cellules végétales 47
I.4.3 Voies de signalisation et de détoxification impliquées dans la réponse au stress métallique chez les plantes 57
I.4.4 Modifications post-traductionnelles impliquées dans la réponse au stress métallique 67
I.5 Rôle du microbiome dans l'adaptation au stress métallique **69**
I.5.1 Concepts et définitions 69
I.5.2 Les associations plantes-microorganismes 72
I.5.3 Effets promoteurs de la croissance des plantes 79
I.5.4 Impacts des microorganismes sur la biodisponibilité des métaux 85

I.5.5 Impact du microbiome sur les phénotypes d'exclusion, d'accumulation et d'hyperaccumulation chez les plantes 90
I.6 Les métallophytes et leur microbiome au service de l'Homme **92**
I.6.1 Les procédés de phytoremédiation 92
I.6.2 Les procédés de bioremédiation 94
I.6.3 Recyclage des métaux et valorisation industrielle 95
I.7 Le contexte néo-calédonien **97**
I.7.1 Généralités 97
I.7.2 Les sols néo-calédoniens 98
I.7.3 Diversité floristique des massifs ultramafiques 99
I.7.4 Diversité microbiennes des massifs ultramafiques 101
I.7.5 L'exploitation minière en Nouvelle-Calédonie 102
I.7.6 Les espèces hyperaccumulatrices de Ni : une ressource locale encore sous-exploitée 105

I.1 Métaux, métalloïdes, métaux lourds et éléments traces métalliques

I.1.1 Concepts et définitions

Les métaux et métalloïdes • Par définition, un métal est un élément chimique caractérisé par une conductivité électrique et thermique élevée, une forte ductilité et malléabilité, ainsi qu'une réflectivité élevée (Reichelt-Brushett et Batley, 2023). Ces éléments peuvent être classés en 6 catégories : les alcalins, les alcalino-terreux, les métaux de transition, les lanthanides, les actinides et les métaux pauvres. Le terme métalloïde désigne quant à lui un élément chimique qui possède à la fois des caractéristiques des métaux et des non-métaux (Reichelt-Brushett et Batley, 2023).

Les métaux lourds • Selon la Commission Européenne, les "métaux lourds sont des éléments métalliques présentant un poids atomique élevé" qui "peuvent nuire aux organismes vivants à faibles concentrations et ont tendance à s'accumuler dans la chaîne alimentaire" [1]. Plus spécifiquement, selon la Décision 2000/532/CE de la Commission du 3 mai 2000 [2], un métal lourd désigne "tout composé d'antimoine, d'arsenic, de cadmium, de chrome (VI), de cuivre, de plomb, de mercure, de nickel, de sélénium, de tellure, de thallium et d'étain ainsi que ces métaux sous forme métallique, pour autant qu'ils soient classés comme substances dangereuses". Selon les textes, cette définition peut également inclure d'autres métaux, tels que le zinc (Zn) ; ce manque d'homogénéité reflète l'absence de consensus au sein de la communauté scientifique. En effet, Duffus (2001) recense plus d'une trentaine de définitions du terme "métaux lourds" utilisées dans la littérature scientifique depuis 1936. La première occurrence du terme dans un cadre scientifique provient de l'ouvrage *Inorganic Chemistry* de Bjerrum et al. (1936), qui définit un métal lourd comme un élément ayant une densité égale ou supérieure à 7 $g.cm^{-3}$. Au fil des années, et selon les domaines d'études, cette définition a été modifiée et enrichie, notamment par l'ajout de notions liées à l'écotoxicité. Cependant, aucun consensus n'a encore été trouvé à ce jour, comme le soulignent Ali et Khan (2018), en proposent une définition alternative excluant l'arsenic (As) et le sélénium (Se) : "métaux naturellement présents ayant un numéro atomique (Z) supérieur à 20 et une densité élémentaire supérieure à 5 $g.cm^{-3}$".

Les éléments traces métalliques (ETM) • Dans les sols, le terme "élément trace" désigne les éléments chimiques naturellement présents, et dont la teneur moyenne ne dépasse pas

1. Glossaire de la Commission Européenne accessible au lien suivant : https://ec.europa.eu/health/scientific_committees/opinions_layman/amalgams-alternatives/fr/glossaire/mno/metal-lourd.htm
2. Détail du texte disponible au lien suivant : https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32000D0532&qid=1735796107711

1 $g.kg^{-1}$. Ces éléments peuvent être essentiels ou non à la nutrition des organismes vivants. Les éléments traces métalliques (ETM ; en anglais *metal trace element*) se réfèrent spécifiquement aux éléments métalliques, qu'il s'agisse de métaux ou de métalloïdes, présents à l'état de trace dans les sols (Reichelt-Brushett et Batley, 2023). En biologie, ce terme s'applique également aux métaux et métalloïdes requis en quantités infimes pour satisfaire les besoins nutritionnels des organismes vivants. En écotoxicologie, une notion de toxicité est ajoutée à cette définition, englobant les éléments traces métalliques susceptibles de poser des problèmes environnementaux, affectant à la fois la santé humaine et la qualité des écosystèmes. Cette définition, qui recoupe certaines conceptions des "métaux lourds", conduit de plus en plus d'études à privilégier le terme "élément trace métallique" au lieu de "métal lourd" pour désigner les éléments suivants : cobalt (Co), nickel (Ni), cuivre (Cu), aluminium (Al), vanadium (V), cadmium (Cd), or (Au), chrome (Cr), manganèse (Mn), fer (Fe), zinc (Zn), molybdène (Mo), argent (Ag), mercure (Hg), étain (Sn), plomb (Pb), sélénium (Se), antimoine (Sb), bore (B) et arsenic (As) (Reichelt-Brushett et Batley, 2023).

Dans le cadre de ce manuscrit, les termes "métaux" et "éléments traces métalliques" (tous deux incluant les métaux et les métalloïdes) seront privilégiés.

I.1.2 Origine des métaux dans les sols

La présence de métaux dans les sols résulte de plusieurs facteurs que l'on peut regrouper en trois catégories : les sources d'origine lithologique, pédogénique et anthropique (Alloway, 2012). Les sources lithologiques désignent les processus naturels liés à l'altération physique et chimique des roches mères riches en métaux, ainsi qu'à des phénomènes géologiques tels que les éruptions volcaniques, qui peuvent émettre des métaux sous forme gazeuse ou particulaire. Ces éléments métalliques gazeux peuvent être absorbés par les plantes, qui les libèrent ensuite dans le sol. Par ailleurs, les poussières riches en métaux peuvent être transportées par l'atmosphère et déposées dans les sols via les précipitations, un processus connu sous le nom de dépôt atmosphérique humide. Les activités hydrothermales et l'érosion constituent également des exemples de sources lithologiques. Les sources pédogéniques, en plus d'englober les phénomènes d'altération de la roche mère, impliquent également une augmentation de la concentration de métaux dans le sol via le processus de minéralisation, qui consiste en la décomposition par les organismes vivants du sol de la matière organique — cette matière organique pouvant être plus ou moins riche en métaux. En ce qui concerne les sources d'origine anthropique, ces dernières font référence aux contaminations induites par l'utilisation de produits agrochimiques, d'engrais agricoles, d'aérosols, mais aussi par les rejets urbains et industriels (e.g., eaux usées et composés volatils). Globalement, les origines des métaux dans le sol peuvent donc être résumées selon l'équation suivante (Alloway, 2012) :

$$M_{total} = (M_{pm} + M_{atm} + M_{sed} + M_f + M_{ac} + M_{tm} + M_{om} + M_{ic}) - (M_{cr} + M_e + M_l + M_v)$$

Avec : M = métal, pm = matériau parental, atm = dépôt atmosphérique, sed = sédiment déposé, f = engrais, ac = produits chimiques agricoles, tm = matériaux technogéniques, om = matières organiques, ic = autres contaminants inorganiques, cr = enlèvement des cultures, e = érosion des sols, l = lessivage et v = volatilisation.

I.1.3 D'éléments nutritifs essentiels à composés phytotoxiques

I.1.3.1 Rôle des métaux chez les végétaux

Initialement, un élément chimique était considéré essentiel pour la plante lorsque (i) sa présence était nécessaire au cycle végétatif ou reproductif de la plante, (ii) que son action dans ce cycle ne pouvait être substituée par un autre élément, et (iii) qu'il intervenait directement dans la nutrition du végétal (Arnon et Stout, 1939). Cependant, au fil des années, la rigueur des critères attribués à l'essentialité d'un élément pour la plante est apparue de plus en plus stricte, et d'autres notions telles que le potentiel rôle dans le métabolisme des plantes ou encore l'effet bénéfique sur leur croissance ont été introduites (Asher, 1991). Selon Epstein et Bloom (2005), un élément est donc considéré comme essentiel pour le développement de la plante lorsque ce dernier entre, soit dans la composition d'une molécule intrinsèquement liée à la structure ou au métabolisme de la plante, et/ou soit, lorsqu'en cas de déficience, la plante présente des anomalies de croissance, de développement ou encore de reproduction (phénomène de carence). Les rôles de ces éléments pour la plante peuvent être classés en 5 catégories (Miller, 2014) :

- **type I** : les éléments sont liés à la structure des composés carbonés tels que les acides nucléiques et aminés ;
- **type II** : les éléments sont essentiels au transport et au stockage de l'énergie ;
- **type III** : les éléments sont liés à la structure de la paroi cellulaire ;
- **type IV** : les éléments font partie intégrante de la composition de molécules impliquées dans le métabolisme de la plante comme par exemple la chlorophylle ;
- **type V** : les éléments activent ou contrôlent des activités enzymatiques ;
- **type VI** : les éléments jouent un rôle d'osmolytes et contribuent ainsi à la régulation de l'homéostasie cellulaire.

En fonction de leur rôle, les éléments nutritifs essentiels sont nécessaires en grande quantité (macronutriments) ou en petite quantité (micronutriments) pour la plante. Plusieurs métaux et métalloïdes composent les macro- et micronutriments nécessaires aux plantes (tableau I.1).

Tableau I.1 – **Concentrations en métaux et métalloïdes dans des plantes entières communes**. Tableau repris et adapté de Miller (2014).

Élément	Type de métal/métalloïde	Concentration dans la matière sèche		Fonctions et rôles principaux dans la plante (type d'élément)
		ppm (ou %)	μmol·g^{-1}	
Macronutriments				
Potassium (K)	Métal alcalin	1%	250	Activateur enzymatique, balance osmotique (V, VI)
Calcium (Ca)	Métal alcalino-terreux	0.5%	125	Parois cellulaires, activateur enzymatique, signalisation (III, V)
Magnésium (Mg)	Métal alcalino-terreux	0.2%	80	Chlorophylle (IV, V)
Silicium (Si)	Métalloïde	0.1%	30	Parois cellulaires (III)
Micronutriments				
Nickel (Ni)	Métal de transition	0.05 ppm	0.001	Composant enzymatique (e.g., uréase) (IV)
Molybdène (Mo)	Métal de transition	0.1 ppm	0.001	Composant enzymatique (e.g., nitrogénase) (IV)
Cobalt (Co)	Métal de transition	0.1 ppm	0.002	Fixation de l'azote chez les légumineuses (IV)
Cuivre (Cu)	Métal de transition	6 ppm	0.1	Respiration et oxydoréduction (IV, V)
Zinc (Zn)	Métal de transition	20 ppm	0.3	Activateur enzymatique (IV, V)
Sodium (Na)	Métal alcalin	10 ppm	0.4	Photosynthèse en C4 chez certaines plantes (IV)
Manganèse (Mn)	Métal de transition	50 ppm	1.0	Synthèse de chlorophylle, transfert d'énergie (IV, V)
Bore (B)	Métalloïde	20 ppm	2.0	Stabilité de la paroi cellulaire (III)
Fer (Fe)	Métal de transition	100 ppm	2.0	Synthèse de chlorophylle, transfert d'énergie (IV, V)

Les métaux et métalloïdes font partie intégrante de la nutrition minérale des plantes. Parmi les macroéléments, on compte le potassium (K), le calcium (Ca), le magnésium (Mg) et le silicium (Si) :

- →» Le **potassium** est présent dans la plante sous forme d'ion K^+. Il joue un rôle primordial dans la régulation osmotique et permet l'activation de diverses enzymes impliquées dans la respiration et la photosynthèse (Taiz et Zeiger, 2002).
- →» Le **calcium**, sous la forme Ca^{2+}, participe également à l'activation enzymatique, notamment en se complexant avec la calmoduline. Le complexe Ca^{2+}-calmoduline assure la régulation de plusieurs voies métaboliques en tant que messager secondaire. En outre, les ions calciques sont impliqués dans la formation des parois cellulaires (Taiz et Zeiger, 2002).
- →» Le **magnésium** est un élément structural dans la chlorophylle (noyau porphyrinique central). Sous forme d'ion Mg^{2+}, il assure l'activation de divers enzymes impliqués dans la photosynthèse, la respiration et la synthèse de l'acide désoxyribonucléique (ADN) et de l'acide ribonucléique (ARN) (Taiz et Zeiger, 2002).
- →» Le **silicium** est disponible pour la plante sous forme d'acide silicique (H_4SiO_4). Cet élément joue un rôle dans l'intégrité structurale de la plante en formant des complexes avec les polyphénols, renforçant ainsi la paroi cellulaire. Certaines études ont montré qu'il pouvait favoriser la croissance et la fertilité des plantes, voire augmenter leur résistance et leur tolérance face aux stress biotiques et abiotiques (Ma, 2004; Liang et al., 2007; Epstein, 1999).

Parmi les microéléments, on compte le nickel (Ni), le molybdène (Mo), le cobalt (Co), le cuivre (Cu), le zinc (Zn), le sodium (Na), le manganèse (Mn), le bore (B) et le fer (Fe) :

- →» Le **nickel** est absorbé sous forme de Ni^{2+} et agit comme cofacteur de l'uréase, une enzyme qui hydrolyse l'urée en ammoniac (Eskew et al., 1983). Chez certaines espèces

végétales, il peut jouer un rôle bénéfique dans la germination (Brown et al., 1987). Il est aussi essentiel pour la biogenèse du méthane, l'acidogenèse, le métabolisme de l'hydrogène, le maintien de l'état redox, la tolérance au stress, la défense cellulaire, ainsi que pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote (*nitrogen use efficiency* en anglais) (Vatansever et al., 2016).

- **molybdène** est principalement absorbé sous forme d'ion molybdate (MoO_4^{2-}) et joue un rôle essentiel dans plusieurs réactions enzymatiques, notamment celles impliquées dans la fixation biologique de l'azote, la biosynthèse de certaines hormones, le métabolisme des purines et la détoxification des sulfites (Vatansever et al., 2016).
- **cobalt** est impliqué dans les nodules racinaires pour la fixation symbiotique de l'azote chez les légumineuses (constituant clé de la cobalamine). Sa forme assimilable par les plantes est le Co^{2+}. Ces ions peuvent également, dans une certaine mesure, se substituer à d'autres ions métalliques et assurer certaines réactions enzymatiques (Hu et al., 2021b).
- **cuivre** est absorbé principalement sous forme d'ion Cu^{2+} et agit comme cofacteur de nombreuses enzymes d'oxydoréduction, intervenant notamment dans la photosynthèse et la respiration. Il participe également à plusieurs voies métaboliques, telles que la signalisation hormonale (Vatansever et al., 2016).
- **zinc** est absorbé principalement sous forme d'ion Zn^{2+} et agit comme activateur de nombreuses enzymes, notamment l'anhydrase carbonique, qui catalyse la conversion du CO_2 en HCO_3^- (Escudero-Almanza et al., 2012). Il semble également jouer un rôle clef dans le métabolisme de l'auxine (Gate et al., 2023).
- **sodium**, sous sa forme ionique Na^+ est impliqué dans la fixation du carbone (voies C_4 et CAM (*crassulacean acid metabolism*) [3]), plus particulièrement dans la régénération du phosphoénolpyruvate (Taiz et Zeiger, 2002).
- **manganèse** est absorbé sous forme de Mn^{2+} et agit comme cofacteur d'enzymes, notamment dans le cycle de Krebs. Il peut se substituer dans certains cas à Mg^{2+} dans les réactions impliquant l'adénosine triphosphate (ATP) (Taiz et Zeiger, 2002).
- **bore** est lié aux pectines de la paroi cellulaire et est essentiel au maintien de sa rigidité. Il joue également un rôle dans la division et l'élongation cellulaire (Miller, 2014; Matoh, 1997). Sa forme assimilable est l'acide borique (H_3BO_3). Le bore intervient également dans divers processus physiologiques, tels que l'assimilation de l'azote, la

3. Il existe trois types de voies photosynthétiques chez les plantes, les voies C3, C4 et CAM. Ces voies diffèrent à la fois d'un point de vue fonctionnel et structurel, mais également en termes de leur réponse aux pressions environnementales. Les plantes en C3 réalisent la photosynthèse de manière classique, dans les cellules du mésophylle, tandis que les plantes en C4 et en CAM ont développé des mécanismes spécialisés : l'anatomie de type Kranz pour les C4 et la fixation du CO_2 pendant la nuit pour les CAM. Ces stratégies leur permettent d'optimiser l'utilisation de l'eau et de mieux résister aux stress hydrique et thermique (Roychoudhury, 2022).

polymérisation du cytosquelette, la signalisation cellulaire, la régulation du potentiel membranaire, ainsi que la synthèse de composés phénoliques (Vatansever et al., 2016).

→ Le **fer**, sous ses formes réversibles $Fe^{2+} \leftrightarrows Fe^{3+}$, est impliqué dans diverses réactions d'oxydo-réduction et joue un rôle clef dans la chaîne de transfert des électrons. Il entre dans la composition de plusieurs métalloprotéines[4] (e.g., les cytochromes c, les peroxydases et la superoxyde dismutase) et dans la structure des photosystèmes I et II (Taiz et Zeiger, 2002). Il est également impliqué dans le cycle de la fixation d'azote et la production d'hormones (Vatansever et al., 2016).

I.1.3.2 Phytotoxicité des métaux

En dépit de leurs rôles essentiels (ou non) pour les plantes, les métaux deviennent toxiques en excès (figure I.1). L'accumulation excessive de métaux dans les tissus végétaux perturbe

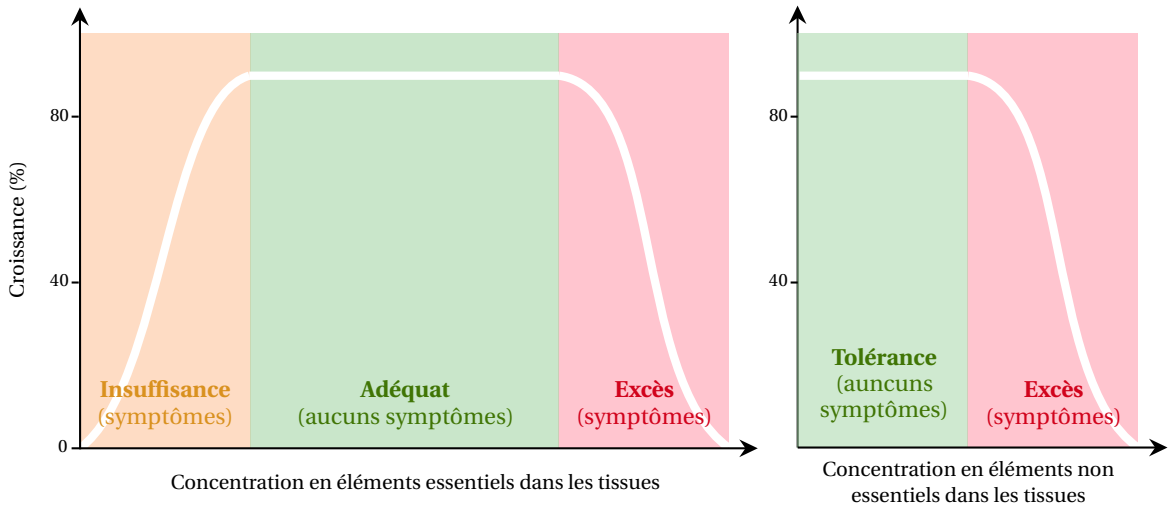


Figure I.1 – **Croissance des plantes en fonction des concentrations en éléments essentiels (à gauche) et non essentiels (à droite) dans leurs tissus**. Adaptée d'Alloway (2013).

de nombreux processus physiologiques, biochimiques et structuraux (Ghori et al., 2019). *In fine*, ces dérèglements se traduisent par :

→ des **altérations morphologiques et visuelles** : nécrose, chlorose, réduction de la croissance, sénescence prématurée et altération de la germination (Rahman et al., 2005; Sharma et Dubey, 2005; Ghori et al., 2019) ;

→ des **perturbations nutritionnelles et hydriques** : déficiences en nutriments essentiels, interférence avec l'absorption d'autres ions métalliques, voire induction de leur

4. Ce terme désigne une molécule formée d'une partie protéique, appelée apoprotéine, et d'un groupement prosthétique non protéique comportant un métal, essentiel à la fonction biologique de la protéine.

accumulation par la plante et déséquilibres hydriques (Rucińska-Sobkowiak, 2016; Rahman et al., 2005; Ghori et al., 2019) ;

- des **atteintes des structures cellulaires** : perturbations des membranes cellulaires, dommages au nucléole, dommages à l'ADN et altérations mitochondriales et chloroplastiques (Ghori et al., 2019) ;
- des **impacts sur les fonctions physiologiques** : réduction de la photosynthèse, inhibition du métabolisme de l'azote et perturbations des réactions redox (Rahman et al., 2005; Ghori et al., 2019) ;
- l'**altération des activités enzymatiques et mitotiques** : inhibition et perturbation enzymatique et inhibition de la division cellulaire (Ghori et al., 2019) ;
- un **stress oxydatif** (Hossain et al., 2012; Ghori et al., 2019).

Globalement, l'ensemble des dérèglements induits par les métaux peuvent donc être catégorisés en deux classes : les dommages directs, qui résultent d'une action sur les structures (e.g., membranes et ADN) ou processus cellulaires (e.g., activités enzymatiques et réactions redox), et les dommages indirects, qui sont quant à eux des effets secondaires ou en cascade, causés par une perturbation métabolique, nutritionnelle ou physiologique. Parmi les dommages indirects, le **stress oxydatif** et les **perturbations hydriques** sont deux effets prépondérants en cas de stress métallique.

Le stress oxydatif • En fonction du niveau d'oxydation des ions métalliques, ces derniers peuvent directement ou indirectement induire la formation d'espèces réactives de l'oxygène (ERO ; ou ROS en anglais pour *Reactive Oxygen Species*) et induire à un stress oxydatif (figure I.2). Les ERO sont par définition des molécules instables composées d'oxygène qui entrent facilement en réaction. En fonction des conditions cellulaires, les différentes ERO qui suivent peuvent être retrouvées chez les plantes : l'anion superoxyde ($O_2\bullet^-$), le radical hydroxyle (•OH), les radicaux peroxyle/alkoxyle (ROO•/RO•), le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) et l'oxygène singulet ($^1O_2$) (Saed-Moucheshi et al., 2014). Un excès d'ERO dans la cellule peut endommager l'intégrité de la cellule en endommageant l'ADN, les lipides ou encore les protéines, pouvant mener à une mort cellulaire (Hossain et al., 2012). Les premières ERO formées en réponse à un stress métallique sont l'anion superoxyde ($O_2\bullet^-$), issu d'une réduction monoélectronique, et l'oxygène singulet ($^1O_2$), produit notamment par transfert d'énergie dans les chloroplastes ou via des réactions photochimiques non enzymatiques (Hossain et al., 2012; Chowdhary et Songachan, 2025). La formation des autres ERO dépend du type d'ion métallique en excès et peut résulter de deux voies distinctes. Ainsi, les métaux qualifiés de "redox-actif" peuvent interagir avec les réactions d'oxydoréduction impliquées dans le mécanisme de Haber-Weiss et Fenton, ainsi que dans les processus de peroxydation lipidique, conduisant à la libération d'ERO' (Valko et al., 2015).

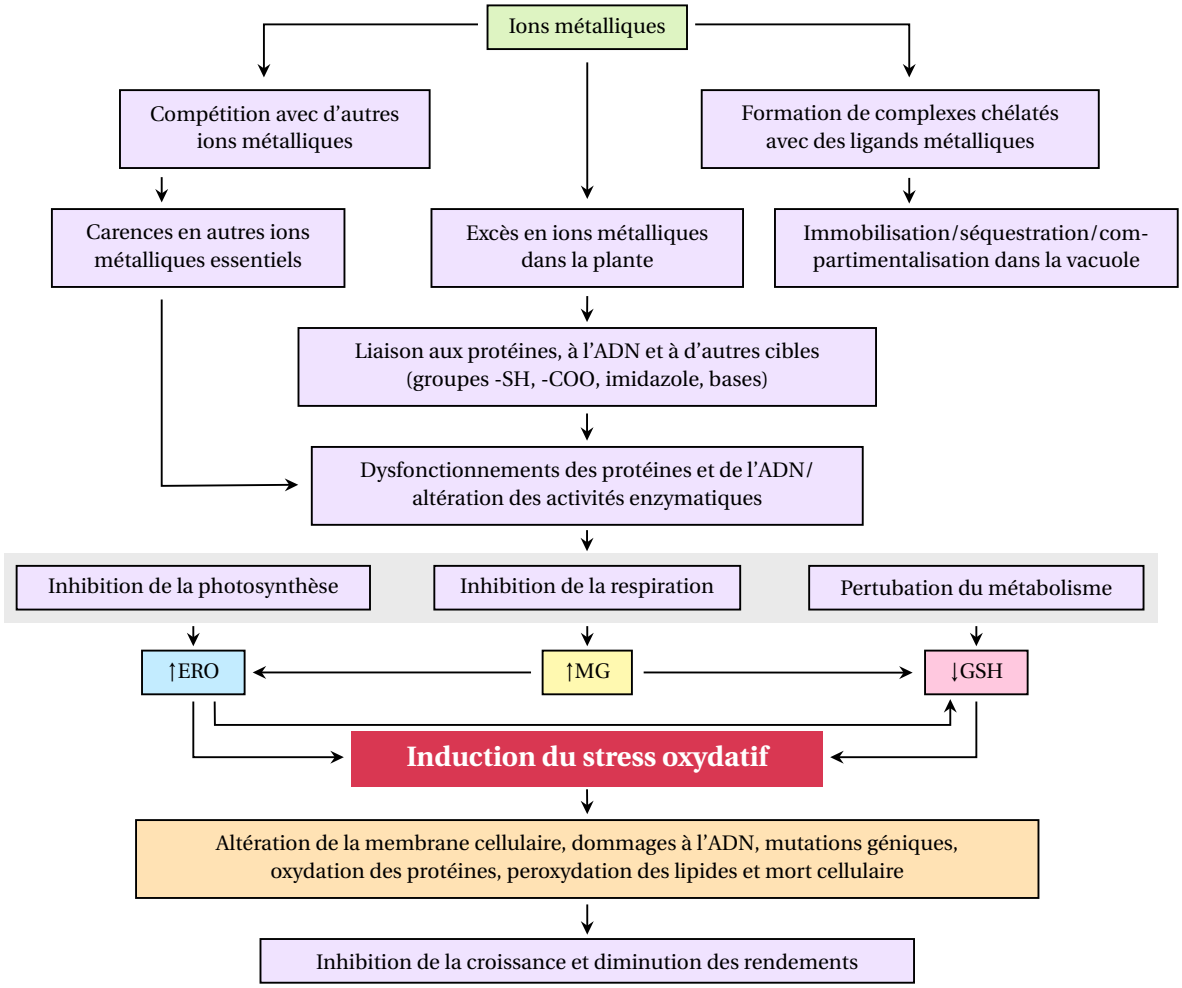


Figure I.2 – **Processus biochimiques et moléculaires responsables du stress oxydatif chez les plantes supérieures exposées à un stress métallique**. Figure adaptée de Hossain et al. (2012).

*Légende : ↑ = augmentation ; ↓ = diminution ; **ADN** = acide désoxyribonucléique ; **ERO** = espèces réactives de l'oxygène ; **MG** = méthylglyoxal ; **GSH** = glutathion.*

Mécanismes de Haber-Weiss et Fenton

$$M_{réduit} + H_2O_2 \longrightarrow M_{oxydé} + \bullet OH + OH^-$$
$$M_{oxydé} + O_2^- \bullet \longrightarrow M_{réduit} + O_2$$
$$O_2^- \bullet + H_2O_2 \longrightarrow O_2 + OH^- + \bullet OH$$

Avec M = ion métallique ; H_2O_2 = peroxyde d'hydrogène ; $\bullet OH$ = radical hydroxyle ; OH^- = ion hydroxyle ; $O_2{}^-\bullet$ = anion superoxyde ; O_2 = oxygène moléculaire.

Peroxydation lipidique

$$RH + \bullet OH \longrightarrow R\bullet + H_2O$$

$$R\bullet + O_2 \longrightarrow ROO\bullet$$
$$ROO\bullet + RH \longrightarrow ROOH + R\bullet$$
$$ROOH + M^{2+} \longrightarrow RO\bullet + OH^- + M^{3+}$$

Avec M = ion métallique ; RH = acide gras ; $R\bullet$ = radical alkyle lipidique ; $ROO\bullet$ = radical peroxyle ; $ROOH$ = hydroperoxyde lipidique ; $RO\bullet$ = radical alkoxyle.

En alternant entre plusieurs états d'oxydation, les ions métalliques facilitent donc, via ces cycles globaux, la production de radicaux hydroxyles (•OH) et peroxyle/alkoxyle (ROO•/RO•). De manière indirecte, les métaux qualifiés de "redox-inactif", vont favoriser l'accumulation d'ERO dans la cellule en inactivant le système de défense antioxydant, en déviant les électrons de la chaîne de transfert ou encore en induisant des processus de peroxydation lipidique (Valko et al., 2015).

Les perturbations hydriques • Un stress métallique peut aussi provoquer un dérèglement dans la balance hydrique de la plante. En effet, comme énoncé dans la revue de Rucińska-Sobkowiak (2016), certains métaux, qu'ils soient essentiels ou non au développement de la plante, peuvent générer une déshydratation chez diverses espèces végétales. A titre d'exemple, le Cd et le Ni induisent une déshydratation dans plusieurs organes (racines, feuilles et tiges) chez le riz (*Oryza sativa*) (Llamas et al., 2008; Moya et al., 1993). En fonction de la concentration en sels métalliques solubles dans le sol, la pression osmotique peut limiter la captation de l'eau par les racines. Cependant, d'après Rucińska-Sobkowiak (2016), il est plus probable que les phénomènes de déshydratation observés soient dus à des facteurs endogènes, tels que des changements structuraux du système racinaire. En effet, plusieurs études ont montré qu'un stress métallique peut induire une augmentation du dépérissement des racines, ainsi qu'une diminution de l'allongement racinaire et de la surface de poils racinaires (Sreekanth et al., 2013; Souza et al., 2010; Fahr et al., 2013) ; l'ensemble de ces facteurs aboutissant à une diminution de l'efficacité de captation de l'eau par le système racinaire. Enfin, le stress métallique induit également des perturbations dans les flux hydriques à courte et à longue distance. L'ensemble de ces perturbations est résumé dans la figure I.3.

I.1.4 Paramètres édaphiques jouant sur la mobilité et la biodisponibilité

Les métaux présents dans le sol peuvent se retrouver sous diverses formes, plus ou moins mobiles ou assimilables par les organismes vivants (Kim et al., 2015). La mobilité d'un métal décrit sa capacité à passer d'un compartiment à un autre du sol ; tandis que la biodisponibilité désigne sa capacité à être assimilé par les organismes vivants. Dans le cas des plantes, on parle plus précisément de phytodisponibilité (Li et al., 2022b). La mobilité et la biodisponibilité

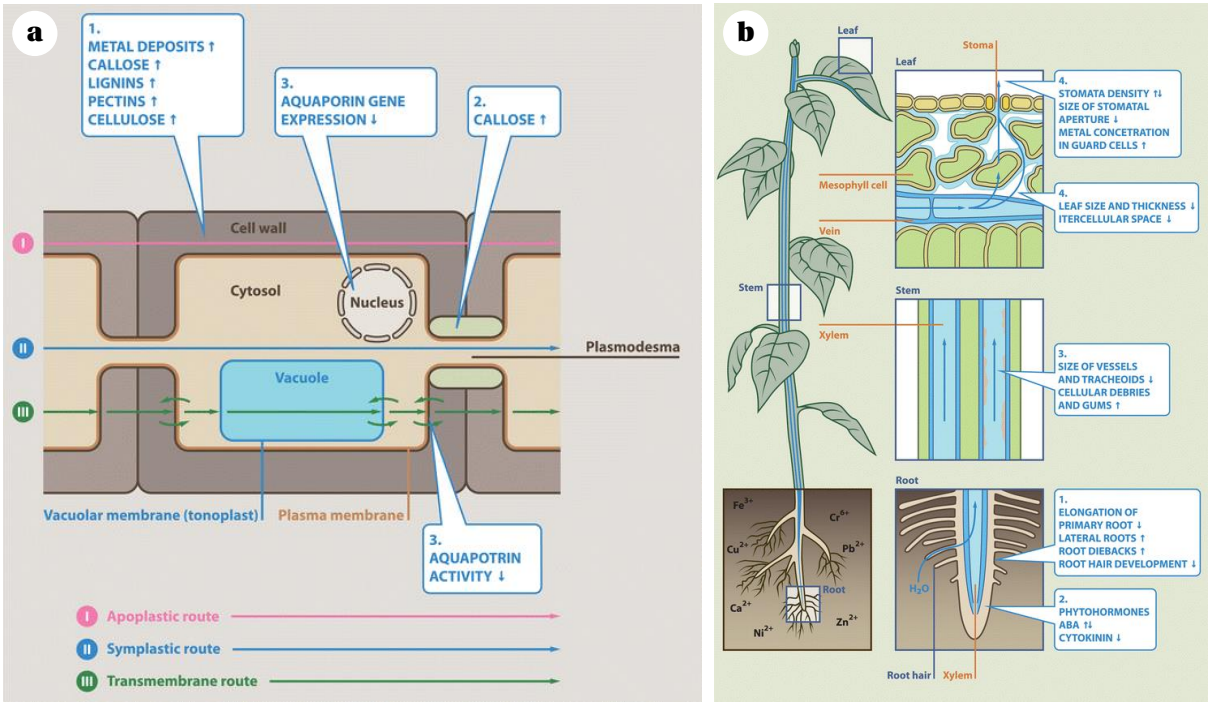


Figure I.3 – **Transfert de l'eau à courte (a) et longue (b) distance chez des plantes soumises à un stress métallique.** Figures extraites de Rucińska-Sobkowiak (2016).

*(**a.1**) L'épaississement des parois cellulaires dû à des dépôts métalliques ou à l'incrustation de certaines substances augmente la résistance de l'apoplaste à l'écoulement de l'eau. (**a.2**) Le dépôt de callose dans les parois cellulaires freine le déplacement de l'eau à la fois dans l'apoplaste et au sein du continuum vacuolaire. (**a.3**) Le transport transmembranaire est réduit en raison de l'inhibition de l'activité des aquaporines ou de modifications de l'expression des gènes codant ces protéines. (**b.1**) La diminution de l'élongation de la racine principale, la mort de racines ou la réduction des poils absorbants nuisent à la surface racinaire fonctionnelle et à l'absorption d'eau. La formation de racines latérales peut partiellement compenser ce déficit. (**b.2**) Le ralentissement de la croissance racinaire impacte la synthèse et le transport des hormones, ainsi que le fonctionnement des stomates. (**b.3**) La réduction de la taille des vaisseaux et des trachéides, associée à l'obstruction partielle des éléments du xylème par des débris cellulaires ou des gommes, diminue la conductivité hydraulique dans la racine, la tige et la nervure centrale des feuilles. (**b.4**) Une baisse de la taille des feuilles, de l'épaisseur du limbe, des espaces intercellulaires, de la densité stomatique et de l'ouverture des stomates entraîne une réduction de la transpiration. La fermeture des stomates est directement induite par les métaux ou résulte indirectement des effets précoces de leur toxicité dans les racines et les tiges.*
*Légende : ↑ = augmentation ; ↓ = diminution ; **ABA** = acide abscissique.*

des métaux, et des éléments en général, dépendent de plusieurs facteurs : leur état chimique, leur spéciation, et les conditions du sol. L'état chimique d'un élément fait référence à son degré d'oxydation, sa structure moléculaire (forme libre ou complexée) et son état physique (aqueux, solide ou gazeux). Cet état est intrinsèquement lié aux conditions du milieu, notamment le pH, le potentiel redox, la capacité d'échange cationique (CEC), les teneurs en argiles et en oxydes, la quantité et la qualité de la matière organique, la température et, enfin, l'activité biologique. La spéciation, quant à elle, désigne la répartition des différentes formes chimiques de cet élément dans l'environnement étudié. L'ensemble des états chimiques des métaux dans le système sol-plante est schématisé dans la figure I.4, tandis que les paramètres édaphiques influençant leur mobilité et leur biodisponibilité sont développés ci-après.

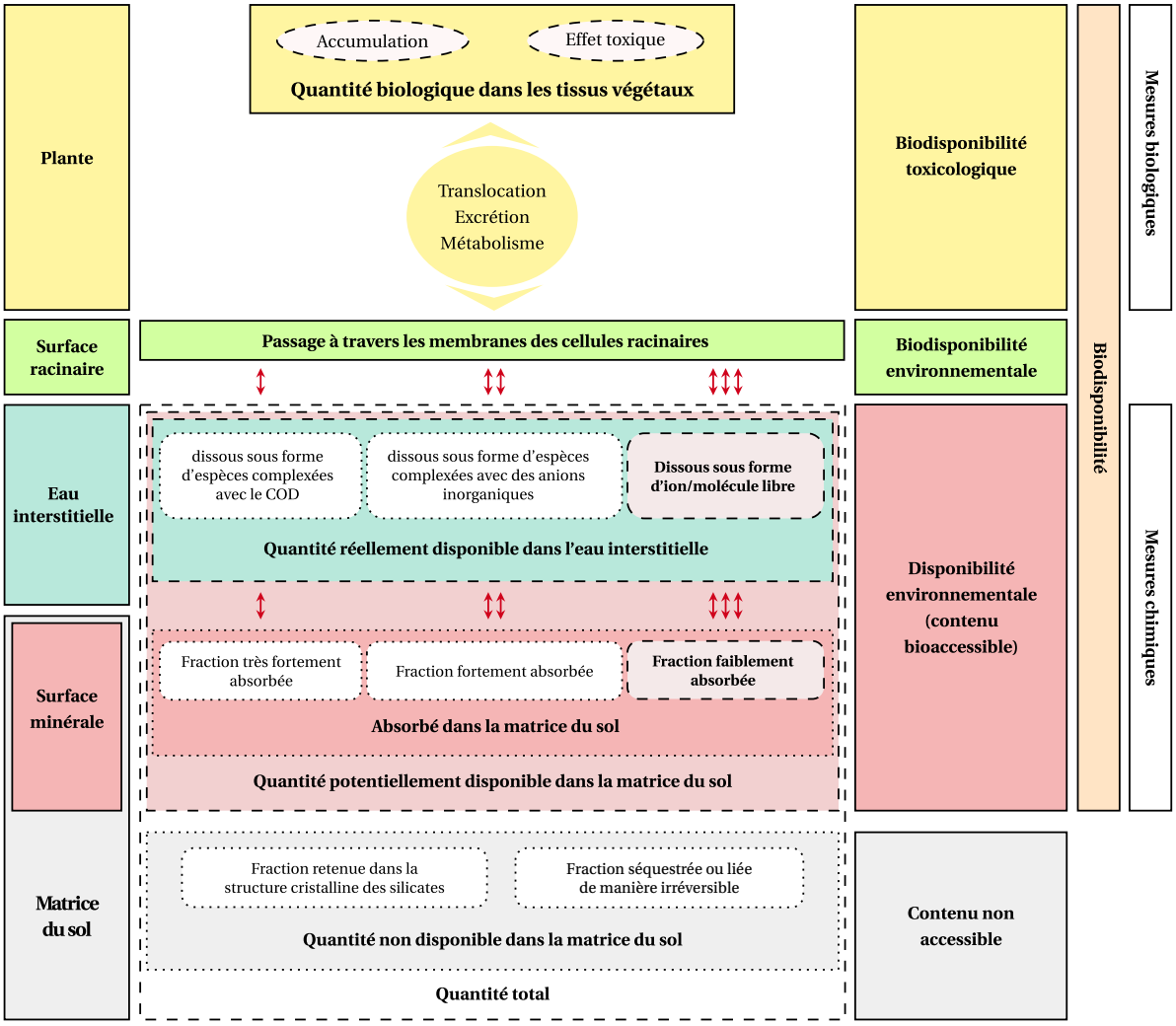


Figure I.4 – **Mobilité et disponibilité des métaux dans le système sol-plante.** Figure adaptée de Kim et al. (2015).
***COD** = carbone organique dissous.*

L'influence du pH et du potentiel redox • Ces deux paramètres sont étroitement liés et jouent un rôle prédominant dans la spéciation des métaux dans le sol (Huang et Rondinelli, 2019). Le pH influence les processus de protonation et de déprotonation des éléments, tandis que le potentiel redox régule les réactions d'oxydoréduction. La disponibilité des protons (H^+) dans le sol peut modifier le potentiel redox, tandis que la consommation ou la libération de protons au cours des réactions d'oxydoréduction influence à son tour le pH. Couplé à cela, la concentration en ions métalliques influence les équilibres de solubilité, et donc la stabilité des phases solides et des espèces métalliques en solution. À faible concentration, les métaux restent généralement sous forme dissoute, tandis qu'à forte concentration, ils ont tendance à précipiter sous forme solide lorsque leur seuil de solubilité est dépassé. Comme illustré dans la (figure I.5) pour l'exemple Ni, le pH et le potentiel redox régulent directement la disponibilité des métaux et, de manière plus générale, la chimie du sol.

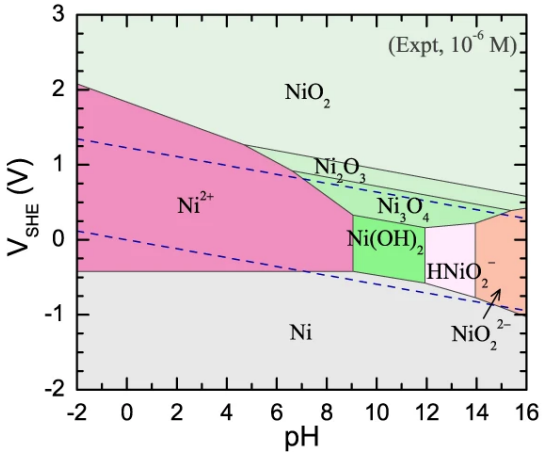


Figure I.5 – **Diagrammes de Pourbaix du Ni.** Figure extraite de Huang et Rondinelli (2019).

Les auteurs ont généré le diagramme à partir de données expérimentales (Expt) pour une concentration ionique de 10^{-6} M. La forme divalente du Ni (zone rose) correspond à la forme biodisponible, tandis que ses formes insolubles et solides (zones verte et grise) représentent des formes non biodisponibles. Les formes anioniques (zones orange et blanche) correspondent quant à elles à des espèces peu ou non biodisponibles.

La capacité d'échange cationique (CEC) • La CEC fait référence à l'ensemble des sites chargés négativement présents à la surface des particules d'argile et de matière organique du sol (Huntley, 2023). Plus la CEC est élevée, plus les cations (ions chargés positivement) présents dans le milieu peuvent se lier aux particules du sol. Les particules du sol chargées négativement, également qualifiées de colloïdes, sont ainsi capables d'attirer et de retenir certains cations métalliques. Par conséquent, en fonction de la CEC et des autres espèces chimiques présentes dans le milieu, les cations métalliques peuvent être plus ou moins retenus par les particules du sol. Cette fixation n'est cependant pas permanente, et des échanges peuvent avoir lieu (figure I.6). Par exemple, l'apport de cations tels que le potassium (K^+) peut libérer un autre cation lié, le rendant ainsi biodisponible.

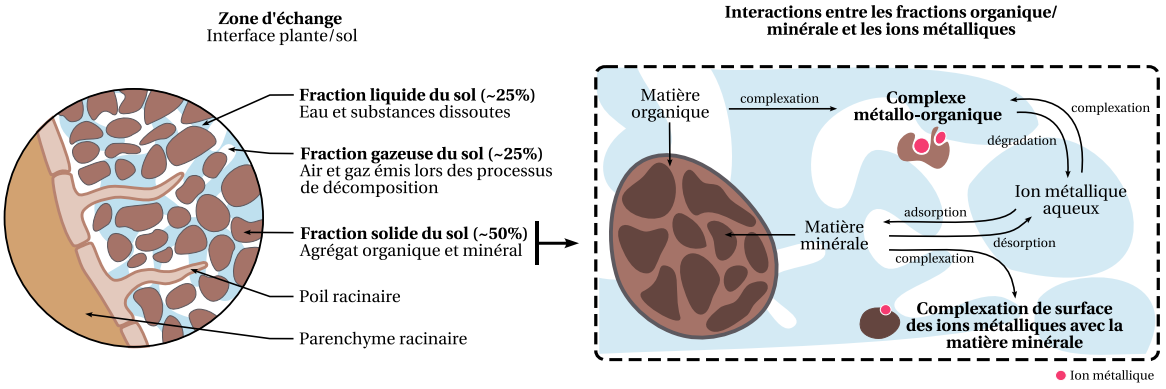


Figure I.6 – **Interaction entre les particules du sol et les ions métalliques.** Figure inspirée de Li et al. (2022b) et Huntley (2023).

Les teneurs en argiles • La structure en feuillet des minéraux argileux joue un rôle primordial sur la rétention des ions métalliques et des nutriments dans le sol. En effet, en fonction de la composition et de l'agencement des feuillets, la CEC des argiles peut être augmentée. C'est notamment le cas des argiles de type 2 :1[5], comme les smectites (Wenzel et al., 1999). Leur

5. Se réfère à une argile constituée de deux feuillets tétraédriques (tétraèdres de silice, SiO_4, entourés d'atomes d'oxygène ou parfois de groupes hydroxyles) encadrant un feuillet octaédrique (octaèdre d'aluminium, de magnésium ou de fer, entouré d'atomes d'oxygène et de groupes hydroxyles).

forte capacité de rétention est liée à plusieurs caractéristiques (Ngouana W. et Kalinichev, 2014) :

- ↠ Les **substitutions isomorphiques**, qui se réfèrent au remplacement d'un ion par un autre dans une structure minérale, sans en modifier sa structure cristalline. Ces substitutions favorisent la formation de nombreuses charges négatives.
- ↠ Les **espaces interfoliaires expansibles**, qui résultent de la compensation des charges négatives, dues aux nombreuses substitutions isomorphiques, par des cations échangeables. Leur expansibilité est liée aux liaisons relativement faibles entre les feuillets, assurées par des forces de Van der Waals et la présence de cations hydratés.
- ↠ La **surface spécifique**, qui se réfère à la surface totale (surface externe et interne des feuillets) disponible pour les interactions chimiques et physiques. Des particules de petite taille, gonflantes et peu cristallisées présentent une surface spécifique plus élevée.

Ainsi, une teneur élevée en minéraux argileux avec une forte CEC favorise la rétention d'ions métalliques dans le sol (Li et al., 2022b).

Les teneurs en oxydes • Les oxydes hydratés de Fe, Al et Mn sont des composants réactifs du sol capables de fixer les ions métalliques via des mécanismes de coprécipitation, de précipitation de surface et de diffusion particulaire (Wenzel et al., 1999). La coprécipitation fait référence à l'intégration de cations métalliques dans un minéral en formation, généralement sous forme d'oxydes ou en association avec des phases oxydées ; la précipitation de surface correspond à la formation d'une phase solide à la surface de l'oxyde préexistant ; et la diffusion particulaire désigne quant à elle les mouvements et échanges d'ions à la surface et au sein de cet oxyde. De plus, dans certaines conditions, les oxydes, notamment ceux de Mn, peuvent moduler l'oxydation de certains ions métalliques, influençant ainsi leur mobilité dans le sol (Wenzel et al., 1999). Par conséquent, en fonction de la nature et de la concentration des oxydes présents, les ions métalliques peuvent être plus ou moins mobiles (McBride, 1989).

La matière organique humifiée (MOH) • La MOH correspond à la fraction de la matière organique la plus avancée en termes de décomposition et de transformation ; c'est la fraction la plus stable de la matière organique du sol (Ukalska-Jaruga et al., 2021). Elle se compose de macromolécules organiques que l'on peut regrouper en trois grands types :

- ↠ **Les acides fulviques**, solubles dans l'eau à pH acide et basique, sont les plus actifs chimiquement en raison de leur richesse en groupements carboxyliques et phénoliques. Ils participent activement à la CEC et sont capables de se lier avec de nombreux cations métalliques (Song et al., 2023).

- →→ **Les acides humiques**, solubles dans l'eau à pH basique uniquement, sont également riches en groupements fonctionnels actifs de type carboxylique, phénolique, carbonyle et hydroxyle alcoolique. Ils présentent eux aussi une forte capacité de fixation des cations métalliques et jouent un rôle important dans la rétention de l'eau (Pandey et al., 2000).
- →→ **Les humines**, insolubles dans l'eau quel que soit le pH, sont des constituants moins réactifs présentant donc une activité chimique plus faible. Elles jouent néanmoins un rôle essentiel dans la structuration et la stabilité du sol (Ukalska-Jaruga et al., 2021).

En résumé, la MOH améliore la rétention en eau et la structure du sol, tout en constituant une réserve en nutriments à long terme. Selon sa composition, elle est capable de se complexer avec des ions métalliques via des groupements très actifs tels que les hydroxyles et les carboxyles. Par conséquent, elle influence directement la mobilité et la disponibilité des ions métalliques dans la matrice sol.

La température • Ce paramètre peut influencer de manière significative la mobilité des métaux dans le sol, notamment en modifiant leur solubilité, ce qui permet leur transfert du compartiment solide du sol vers la phase liquide (Tarradellas, 1997; McBride, 1989). Une température plus élevée peut également accroître l'activité biologique et les réactions chimiques du sol, induisant une dégradation plus rapide de la matière organique fraîche et labile en matière organique humifiée, ce qui impacte indirectement la disponibilité et la mobilité des métaux dans le sol. Enfin, la température agit sur le taux d'humidité du sol, pouvant ainsi augmenter ou réduire la mobilité des éléments métalliques en fonction des conditions hydriques.

L'activité biologique • Le système racines-microorganismes influence de manière directe et indirecte le devenir des métaux dans la rhizosphère (figure I.7) (Wenzel et al., 1999). Les exsudats racinaires, en particulier, contiennent diverses molécules susceptibles d'immobiliser, de solubiliser ou de volatiliser les métaux présents dans le sol (Ghori et al., 2019). Selon leur nature, ces composés peuvent modifier le pH à l'interface racine/sol, influençant ainsi le potentiel redox à proximité des racines et favorisant certaines réactions chimiques. Certains exsudats peuvent également précipiter, transformer, réduire ou chélater les métaux, modifiant leur spéciation. Les nouvelles formes chimiques ainsi générées, ainsi que les complexes formés, peuvent ensuite être absorbés par les plantes et/ou les microorganismes, ou bien être fixés de manière stable dans le sol. Quant aux microorganismes (e.g., bactéries et champignons), ils peuvent également produire des composés capables de fixer ou détoxifier les métaux tels que des sidérophores ou des acides organiques (Priyadarshini et al., 2021; Cetin et al., 2011).

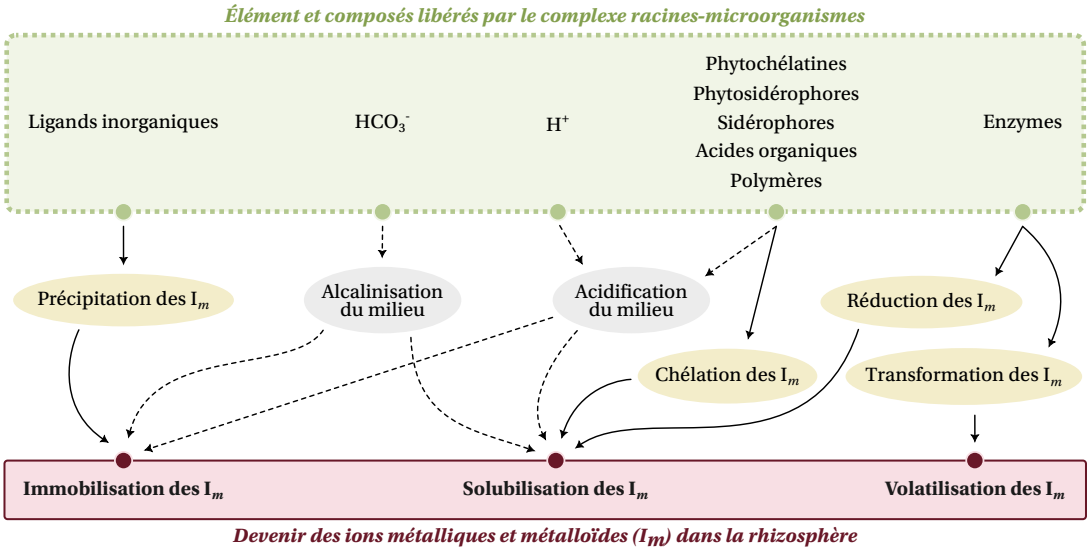


Figure I.7 – **Influence du complexe racines-microorganismes sur le devenir des métaux dans la rhizosphère.** Figure inspirée de Wenzel et al. (1999).

Légende : $\boldsymbol{I_m}$ = ions métalliques et métalloïdes ; ⟶ = interactions directes sur le devenir des I_m dans la rhizosphère ; ⇢ = interactions indirectes sur le devenir des I_m dans la rhizosphère.

I.2 Les sols métallifères

I.2.1 Qu'est-ce qu'un sol métallifère ?

Comme leur nom l'indique, les sols métallifères sont caractérisés par une richesse en métaux. Leur formation peut être due à des phénomènes naturels ou à des activités anthropiques. Ces sols peuvent être divisés en trois types : les sites primaires, secondaires et tertiaires (Baker et al., 2010). Les sites primaires, que l'on peut qualifier de gîtes métallifères, résultent de phénomènes géologiques endogènes (relevant de la dynamique interne du globe) et exogènes (relevant de processus de surface et de subsurface). Ces sites présentent une flore et une microflore adaptée à ces conditions édaphiques particulières. Les sites secondaires désignent des sites primaires ayant subi une influence anthropique due à l'exploitation de leurs richesses minérales. Ces exploitations ont modifié les conditions édaphiques (composition métallique altérée) de ces sites primaires, entraînant une modification de la flore initiale et une sélection d'espèces végétales adaptées à ces nouvelles conditions. Enfin, les sites tertiaires résultent d'un apport métallique d'origine anthropique (e.g., industrie et voitures). Ces apports peuvent être atmosphériques (e.g., poussières) ou alluviaux (sédiments riches en métaux).

I.2.1.1 Genèse d'un gîte métallifère

Comme indiqué précédemment, les gîtes métallifères sont les conséquences naturelles de processus géologiques. Selon la nature du phénomène géologique (endogène et/ou exogène)

et le lieu de leur genèse, plusieurs types de gîtes peuvent se former, comme illustré dans la figure I.8. Selon Jébrak et Marcoux (2008), la formation d'un gîte se décompose en trois étapes : (i) "la collecte des éléments et des fluides au sein de la source" ; (ii) "le transport des éléments dans un fluide à travers un réseau de failles, fractures, roches poreuses, c'est-à-dire toute discontinuité perméable, ou en surface" ; et (iii) "le dépôt situé dans un volume très restreint par rapport à la zone de source". Une fois formés, les gîtes sont soumis à divers mécanismes d'altération — chimiques, physiques et biologiques — sous l'influence du climat. Les mécanismes chimiques comportent généralement une phase d'hydratation, suivie d'hydrolyse et d'oxydation, pouvant conduire à la mise en solution de certains éléments. Les mécanismes physiques, quant à eux, incluent la fragmentation de la roche, induite par exemple par des infiltrations d'eau, la pression ou encore des cycles de gel/dégel. Les processus biologiques reposent majoritairement sur des phénomènes de minéralisation assurés par les microorganismes du sol.

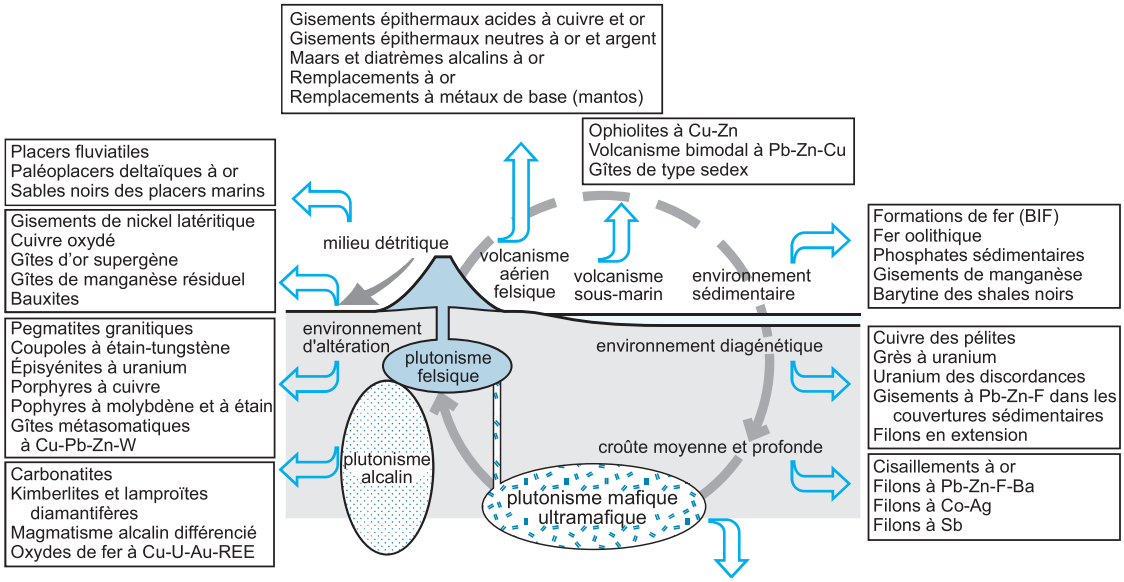


Figure I.8 – **Cycle global des roches et des gîtes métallifères associés**. Figure extraite de Jébrak et Marcoux (2008).

Les encadrés noirs regroupent les types de roches, gîtes et gisements résultant des étapes du cycle des roches. À l'instar du terme "gîte", un gisement se réfère aussi à un objet géologique présentant une concentration significative en minerai ou minéraux d'intérêt industriel. Cependant, contrairement à un gîte, le gisement reflète également une connotation économique : sa concentration minérale est considérée comme exploitable économiquement.

Dans le cas des gisements exogènes, quatre grands types d'altérations chimiques de surface peuvent être distingués selon les conditions climatiques : la podzolisation (climat froid), la bisiallitisation (climat tempéré), la monosiallitisation (climat tempéré et humide) et la latéritisation (climat chaud et humide). Ces altérations peuvent être plus ou moins prononcées en fonction du relief et du couvert végétal. Ainsi, en fonction du climat, de la nature de la roche mère, le relief, le couvert végétal et l'activité biologique, les processus d'altération peuvent conduire à l'enrichissement en métaux des horizons superficiels du sol et donner

naissance à des sols métallifères, tels que les sols cuprifères, calaminaires ou nickélifères (Jébrak et Marcoux, 2008).

I.2.1.2 Des roches ultramafiques aux latérites nickélifères

Les roches ultramafiques constituent le manteau terrestre (figure I.8) (Jébrak et Marcoux, 2008). Le manteau se compose ainsi des deux principaux groupes de roches ultramafiques : les péridotites (e.g., harzburgite, lherzolite, wehrlite et dunite) et les pyroxénites (e.g., webstérite, clinopyroxénite et orthopyroxénite). Leur transformation métamorphique aboutit entre autres à des serpentinites.

L'altération de ces roches conduit à la formation d'une diversité de sols communément appelés "sols ultramafiques". Ces sols ont en commun une teneur élevée en éléments traces métalliques, en particulier en Ni, Cr et Co, ainsi qu'un faible ratio Ca/Mg (Kierczak et al., 2021; Echevarria, 2020).

Parmi les processus pédogénétiques agissant sur ces roches, la latérisation, particulièrement active en climat tropical, conduit à la formation de latérites nickélifères. Selon les conditions climatiques, trois profils latéritiques principaux peuvent être distingués en fonction des minerais[6] formés (figure I.9) : argileux, silicaté et oxydé (Jébrak et Marcoux, 2008).

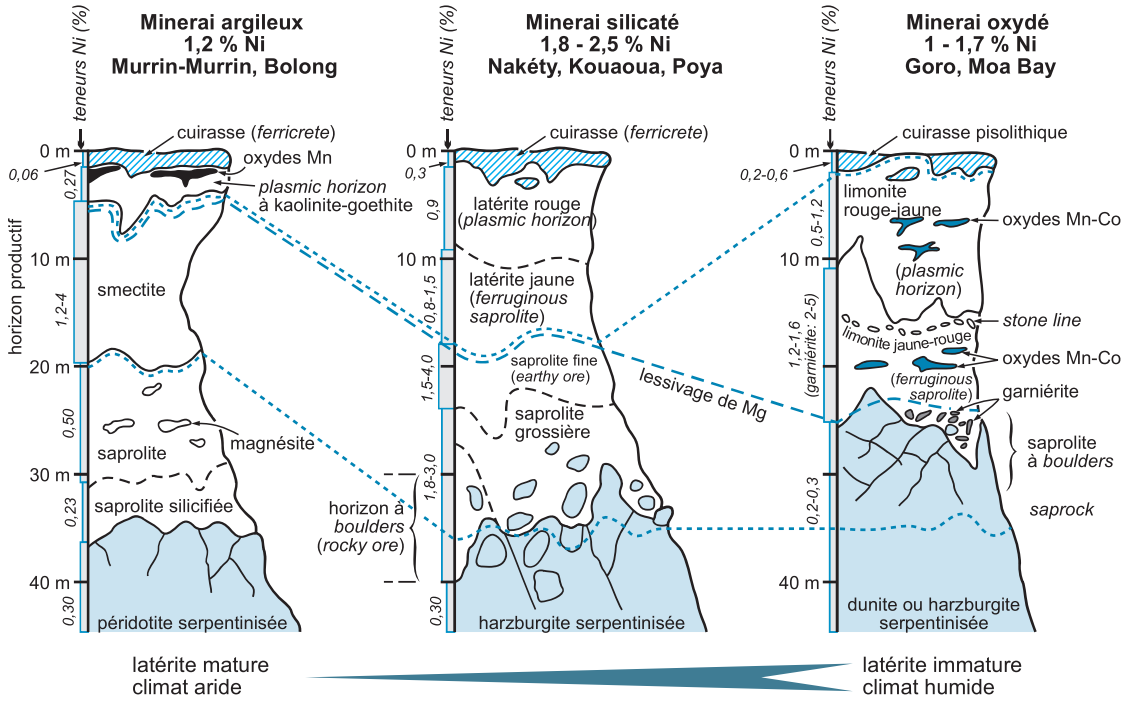


Figure I.9 – **Types de profils latéritiques nickélifères.** Figure extraite de Jébrak et Marcoux (2008).

6. Un minerai est un minéral dont l'extraction présente un intérêt économique, variable selon le marché.

I.2.2 Espèces végétales associées aux sols métallifères

Malgré leur richesse en métaux, potentiellement toxiques à fortes concentrations pour le développement et la croissance des plantes, les sols métallifères ont conduit à l'émergence d'une flore adaptée aux contraintes métalliques (Whiting et al., 2004). Cette flore présente, dans de nombreux cas, une diversité et un taux d'endémisme élevés, en particulier sur les substrats ultramafiques; comme c'est le cas en Nouvelle-Calédonie (Jaffré et al., 2009).

I.2.2.1 Diversité et classification des plantes métallophytes

Les plantes capables d'évoluer sur des sols métallifères sont désignées comme métallophytes ou espèces associées selon Lambinon et Auquier (1963). Parmi les métallophytes on distingue les métallophytes dites obligatoires (ou métallophytes strictes), des métallophytes facultatives. Les **métallophytes obligatoires** ne se développent que sur des sols métallifères et présentent une dépendance à la présence de métaux dans le sol; ces espèces végétales sont caractérisées par des mécanismes spécifiques d'adaptation aux métaux. Les **métallophytes dites facultatives** peuvent quant à elles présenter des écotypes associés à des sols non métallifères, c'est notamment le cas de l'espèce *Noccaea caerulescens* (Pollard et al., 2014). En ce qui concerne les **espèces dites associées**, qu'on peut qualifier de pseudo-métallophytes, on distingue les espèces associées dites tolérantes aux métaux des espèces associées dites non tolérantes aux métaux. Ces espèces associées ne sont pas dépendantes des métaux et présentent une large amplitude écologique (Baker et al., 2010).

I.2.2.2 Mécanismes adaptatifs développés par les métallophytes

Les mécanismes adaptatifs des plantes vis-à-vis des métaux dépendent de l'environnement (e.g., paramètres édaphiques), du type de métal (état chimique et spéciation) et du contexte génétique de l'espèce végétale concernée (e.g., présence de gènes de résistance ou de tolérance aux métaux). Globalement, on distingue deux grands types de mécanismes d'adaptation aux métaux chez les métallophytes (figure I.10) (Baker, 1981; van der Ent et al., 2012; Manara et al., 2020) :

→ L'**exclusion**, qui peut être subdivisée en trois sous-mécanismes : (i) les métaux sont immobilisés à l'interface sol-racine via des processus de précipitation ou sous l'action d'exsudats racinaires; (ii) les métaux sont séquestrés dans les cellules superficielles de la racine (e.g., rhizoderme) afin de limiter leur transfert vers les parties aériennes; et (iii) les métaux ayant atteint le cytosol sont pris en charge par des transporteurs d'efflux qui les exportent dans la rhizosphère. Les espèces végétales présentant ce type de mécanisme sont qualifiées d'**excluantes** et d'**hypertolérantes**. Chez ces espèces, la concentration en métaux dans les parties aériennes reste relativement constante, quel

que soit le niveau de métaux phytodisponibles dans le sol, jusqu'à un seuil au-delà duquel une concentration trop élevée devient létale.

→ L'**accumulation**, qui se décompose en quatre étapes : (i) une mobilisation et une absorption accrues des métaux par le système racinaire ; (ii) un transport radial vers le xylème ; (iii) une translocation active vers les tissus et organes aériens ; et (iv) une séquestration dans les parties aériennes, notamment les feuilles. Les espèces végétales mettant en œuvre ce mécanisme sont qualifiées d'**accumulatrices**. On distingue deux grands types parmi elles : les **espèces indicatrices**, pour lesquelles la concentration en métaux dans les parties aériennes est proportionnelle à celle du sol, et les **espèces hyperaccumulatrices**, chez lesquelles les concentrations mesurées dans les parties aériennes sont très largement supérieures à celles du sol.

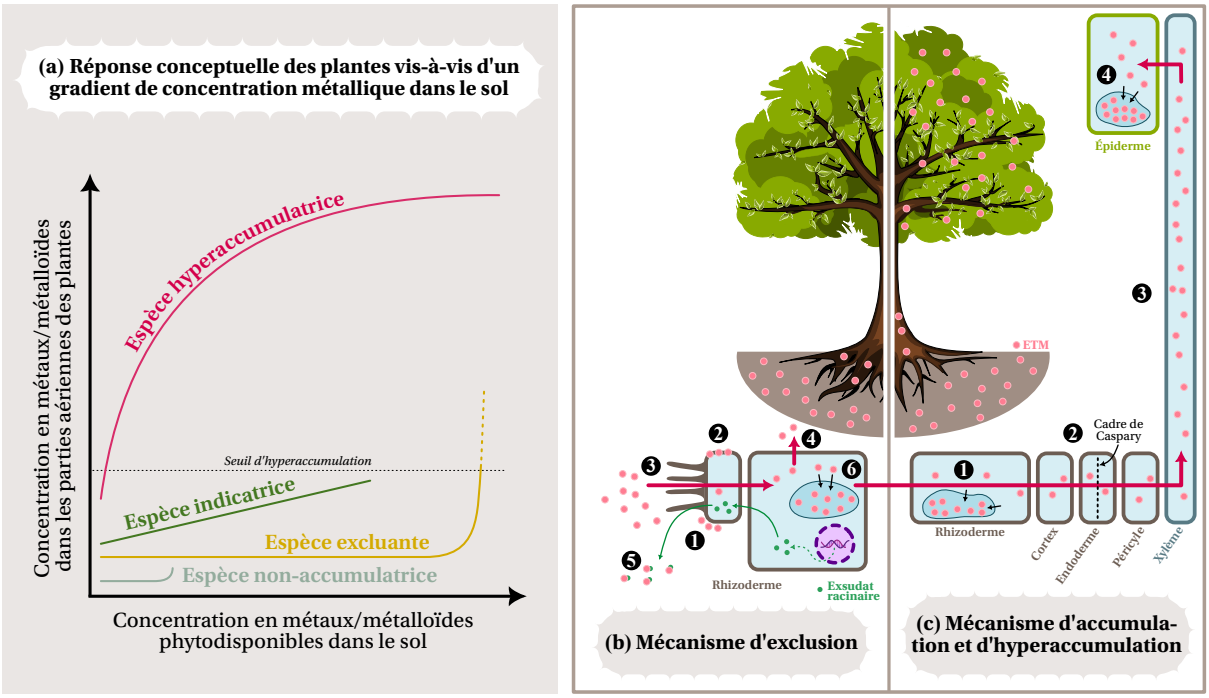


Figure I.10 – **Schéma conceptuel illustrant (a) la réponse des plantes à un stress métallique, (b) les mécanismes d'exclusion et (c) les mécanismes d'accumulation et d'hyperaccumulation.** Figure inspirée de van der Ent et al. (2012) et Belloeil (2023).

*(**b.1**) Précipitation des métaux à la surface des racines. (**b.2**) Immobilisation des métaux dans la paroi des cellules racinaires. (**b.3**) Entrée des métaux dans les cellules racinaires. (**b.4**) Efflux des métaux vers la rhizosphère. (**b.5**) Immobilisation des métaux par les exsudats racinaires. (**b.6** et **c.1**) Séquestration des métaux dans les vacuoles des cellules racinaires. (**c.2**) Transport radial des métaux vers le xylème. (**c.3**) Translocation active des métaux vers les tissus et organes aériens. (**c.3**) Séquestration des métaux dans les parties aériennes.*
*Légende : **ETM** = élément trace métallique.*

I.2.2.3 Seuils d'hyperaccumulation

Une espèce est dite hyperaccumulatrice lorsqu'elle dépasse un certain seuil de concentration métallique dans ses parties aériennes (van der Ent et al., 2012) (figure I.10). Ce seuil

est propre à chaque métal et définit généralement l'hyperaccumulation comme une concentration en métaux ou métalloïdes au moins dix fois supérieure à celle des plantes non-accumulatrices. Ces seuils, qualifiés "d'historiques", ont récemment été remis en question et réévalués par l'étude de Purwadi et al. (2023). À partir d'une base de données comprenant environ 27 000 échantillons d'herbier analysés par fluorescence X (XRF) et 1 710 échantillons analysés par spectrométrie d'émission optique avec plasma à couplage inductif (ICP-AES ; *Inductively Coupled Plasma Atomic Emission Spectroscopy* en anglais), les auteurs ont modélisé deux populations — une hyperaccumulatrice et une autre non-accumulatrice — selon un modèle de mélange gaussien. Les résultats obtenus pour le Ni sont présentés en figure I.11.

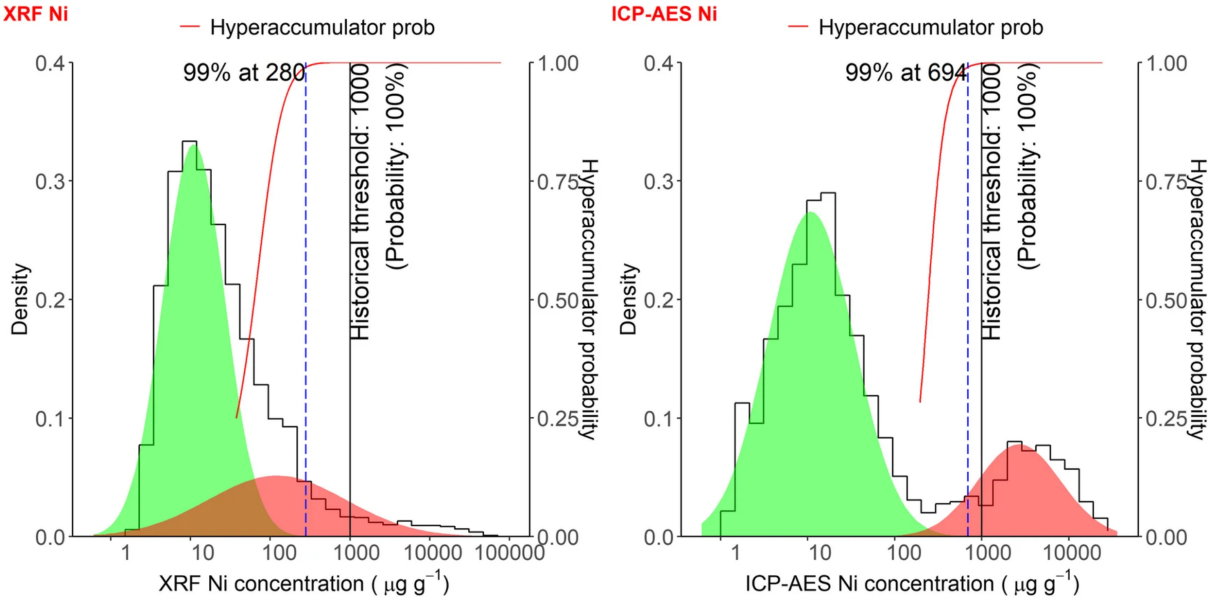


Figure I.11 – **Histogrammes montrant la distribution des concentrations en Ni dans les échantillons obtenus par XRF (à gauche) et ICP-AES (à droite).** Figure extraite de Purwadi et al. (2023).

Les histogrammes montrent la distribution des concentrations en Ni. Un modèle de mélange gaussien a été ajusté aux données, permettant d'identifier deux sous-populations : l'une correspondant aux plantes non hyperaccumulatrices (zone verte) et l'autre aux hyperaccumulatrices (zone rouge). Les lignes pointillées noires indiquent le seuil historique d'hyperaccumulation, tandis que les lignes pointillées bleues marquent la concentration à partir de laquelle une probabilité de 99% d'appartenir à la classe des hyperaccumulatrices est atteinte.

Cette analyse a permis de constater que les seuils établis historiquement se situaient dans l'extrême de la distribution gaussienne, indiquant que très peu de plantes les atteignent. Les auteurs soulignent que, bien que l'utilisation de valeurs seuils théoriques soit une méthode rudimentaire pour détecter l'hyperaccumulation, elle reste utile lorsqu'elle est correctement appliquée. Ils indiquent que des seuils actualisés (tableau I.2), fondés sur une analyse statistique rigoureuse, permettent désormais d'identifier plus précisément les véritables hyperaccumulateurs et d'harmoniser les rapports les concernant. A ce jour, les seuils historiques demeurent néanmoins la référence dans l'étude de l'hyperaccumulation.

Tableau I.2 – **Seuils statistiques d'hyperaccumulation déterminés pour le Mn, Co, Ni, Zn, As et Se par Purwadi et al. (2023).**

Élément métallique	Seuil historique ($\mu g.g^{-1}$)	Seuil statistique ($\mu g.g^{-1}$)
Manganèse (Mn)	10 000	1 210
Cobalt (Co)	300	32
Nickel (Ni)	1 000	280
Zinc (Zn)	3 000	181
Arsenic (As)	1 000	8
Sélénium (Se)	100	10

I.3 L'hyperaccumulation : un trait évolutif rare

I.3.1 Origine du trait d'hyperaccumulation

L'hyperaccumulation est un trait qualifié de rare et son origine est à ce jour toujours discutée (Manara et al., 2020). Ce trait évolutif engendre un coût important pour la plante en termes d'allocation d'énergie et de ressources (Maestri et al., 2010), suggérant donc qu'il lui assurerait un ou plusieurs avantages (Boyd et Martens, 1998). De par ce postulat, plusieurs hypothèses — non mutuellement exclusives les unes des autres — ont été émises afin d'expliquer ce phénomène :

- L'**hypothèse d'allélopathie élémentaire** : cette hypothèse repose sur un phénomène de compétition indirecte. La sénescence des feuilles riches en métaux au pied de la plante assurerait un enrichissement métallique du sol ; permettant ainsi de réduire considérablement la germination et la croissance des plantes avoisinantes non adaptées, et assurant ce faisant, un accès privilégié aux nutriments des plantes hyperaccumulatrices (Wilson et Agnew, 1992; Boyd et Jaffré, 2001; Zhang et al., 2006).
- L'**hypothèse de tolérance au métaux** : l'hyperaccumulation serait une conséquence indirecte de l'évolution de la tolérance aux métaux (Kruckeberg et al., 1993; Boyd et Martens, 1998).
- L'**hypothèse de défense élémentaire** : les taux élevés en métaux dans la plante lui confèreraient une protection contre les herbivores et les pathogènes (Boyd, 2007; Rascio et Navari-Izzo, 2011).
- L'**hypothèse de résistance vis-à-vis de la sécheresse** : la présence de métaux dans les feuilles augmenterait le potentiel osmotique et réduirait la transpiration, conférant ainsi à la plante une tolérance à la sécheresse (Boyd et Martens, 1998; Bhatia et al., 2005).
- L'**hypothèse du phénomène accidentel** : l'hyperaccumulation résulterait d'une "coïncidence évolutive" et constituerait un effet secondaire (épiphénomène) de l'évolution

d'un trait pléiotrope — c'est-à-dire un trait influençant d'autres caractères distincts (Boyd et Martens, 1998).

Ces différentes hypothèses ne s'appliquent pas uniformément à l'ensemble des phénotypes d'hyperaccumulation observés, mais peuvent, dans une certaine mesure, contribuer à expliquer la sélection de ce trait, seules ou en interaction. L'origine évolutive de l'hyperaccumulation semble ainsi résulter non pas d'un mécanisme unique, mais plutôt de la convergence de plusieurs processus adaptatifs ayant favorisé l'émergence et le maintien de ce trait complexe.

I.3.2 Distribution des hyperaccumulateurs

Depuis la découverte de la première espèce végétale hyperaccumulatrice de Ni — *Alyssum bertolonnii* — en Italie par Minguzzi et Vergnano (1948), plusieurs études ont été entreprises afin de recenser les différentes espèces hyperaccumulatrices de métaux dans le monde (Severne et Brooks, 1972; Reeves et al., 1996, 2001; Reeves, 1999, 2003; Jaffré, 1977, 1979, 1980; Jaffré et al., 1979a,b; Baker et Brooks, 1989). Plusieurs "réservoirs" d'hyperaccumulateurs ont ainsi été identifiés (figure I.12), notamment à Cuba, en Nouvelle-Calédonie et dans le bassin méditerranéen (Whiting et al., 2004).



Figure I.12 – **Carte de répartition mondiale des hyperaccumulateurs**. Figure extraite de Invernón et al. (2021).

Parmi les principaux taxons d'hyperaccumulateurs, plusieurs familles présentent des traits d'hyperaccumulation pour plusieurs métaux (tableau I.3). C'est notamment le cas pour les familles des Brassicacées, qui regroupent des hyperaccumulateurs de Cd, Ni, Pb, Tl et Zn (figure I.13), et des Astéracées, qui comptent des hyperaccumulateurs de Cu, Co et Ni.

Afin de sauvegarder cet inventaire — ainsi que les futures découvertes de nouvelles plantes hyperaccumulatrices — une équipe de chercheurs a entrepris la création d'une base de don-

Tableau I.3 – **Liste non exhaustive des principales familles et genres d'hyperaccumulateurs de métaux et leur localité**. Tableau extrait et traduit de Reeves et al. (2017).

Élément	Familles principales	Genres principaux	Régions
Arsenic (As)	*Pteridaceae*	*Pteris* et *Pityrogramma*	Chine et Asie du Sud-est
Cadium (Cd)	*Brassicaceae* et *Crassulaceae*	*Noccaea* et *Sedum*	Europe et Chine
Cuivre (Cu)	*Asteraceae*, *Commelinaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Linderniaceae*, *Malvaceae*, *Orobanchaceae* et *Polygonaceae*	*Anisopappus*, *Commelina*, *Crepidorhopalon* et *Haumaniastrum*	République démocratique du Congo et Nouvelle-Calédonie
Cobalt (Co)	*Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Linderniaceae*, *Orobanchaceae* et *Phyllanthaceae*	*Anisopappus*, *Crepidorhopalon*, *Glochidion*, *Phyllanthus* et *Persicaria*	République démocratique du Congo
Manganese (Mn)	*Myrtaceae*, *Celastraceae* et *Proteaceae*	*Gossia*, *Denhamia* et *Virotia*	Australie et Nouvelle-Caledonie
Nickel (Ni)	*Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Buxaceae*, *Cunoniaceae*, *Phyllanthaceae*, *Salicaceae* et *Violaceae*	*Alyssum*, *Buxus*, *Berkheya*, *Glochidion*, *Geissois*, *Homalium*, *Hybanthus*, *Phyllanthus*, *Leucocroton*, *Senecio* et *Xylosma*	Brésil, Cuba, Méditerranée, Nouvelle-Calédonie, Asie du Sud-est et Turquie
Plomb (Pb)	*Brassicaceae*	*Xylosma*	Europe
Terres rares*	*Gleicheniaceae*	*Dicranopteris*	Chine
Selenium (Se)	*Fabaceae*	*Astragalus* et *Stanleya*	États-Unis d'Amérique
Thallium (Tl)	*Brassicaceae*	*Biscutella* et *Iberis*	Europe
Zinc (Zn)	*Brassicaceae* et *Crassulaceae*	*Arabidopsis*, *Noccaea* et *Sedum*	Europe et Chine

**Terres rares : cérium (Ce), dysprosium (Dy), erbium (Er), europium (Eu), gadolinium (Gd), holmium (Ho), lanthane (La), lutécium (Lu), néodyme (Nd), praséodyme (Pr), samarium (Sm), scandium (Sc), terbium (Tb), thulium (Tm), ytterbium (Yb) et yttrium (Y).*

nées globales des espèces hyperaccumulatrices[7] (Reeves et al., 2017). Cette base de données a permis le recensement de 721 espèces hyperaccumulatrices, dont 70% hyperaccumulent le Ni. Ce nombre n'est pas exhaustif et est amené à évoluer dans les années à venir. C'est déjà le cas grâce au développement de techniques de détection de métaux rapides, précises[8] et non invasives, telles que la spectrométrie de fluorescence X portative (pXRF). Cette technique permet de quantifier les métaux présents dans les feuilles d'espèces végétales directement sur le terrain, offrant ainsi un gain de temps considérable pour la prospection de nouvelles espèces hyperaccumulatrices. Cette méthode a également fait ses preuves sur des feuilles d'herbier. En effet, l'étude menée par Gei et al. (2020b) sur les herbiers de Nouvelle-Calédonie a permis

7. Base de données momentanément indisponible. Anciennement disponible au lien suivant : http://hyperaccumulators.smi.uq.edu.au/collection/

8. Initialement, les prospections sur le terrain pouvaient être réalisées à l'aide de tests colorimétriques, utilisant des papiers filtres imprégnés de diméthylglyoxime pour la détection du Ni. Cette méthode, rapide mais peu précise, nécessitait une analyse complémentaire pour quantifier de manière fiable la teneur en métaux dans les tissus foliaires.

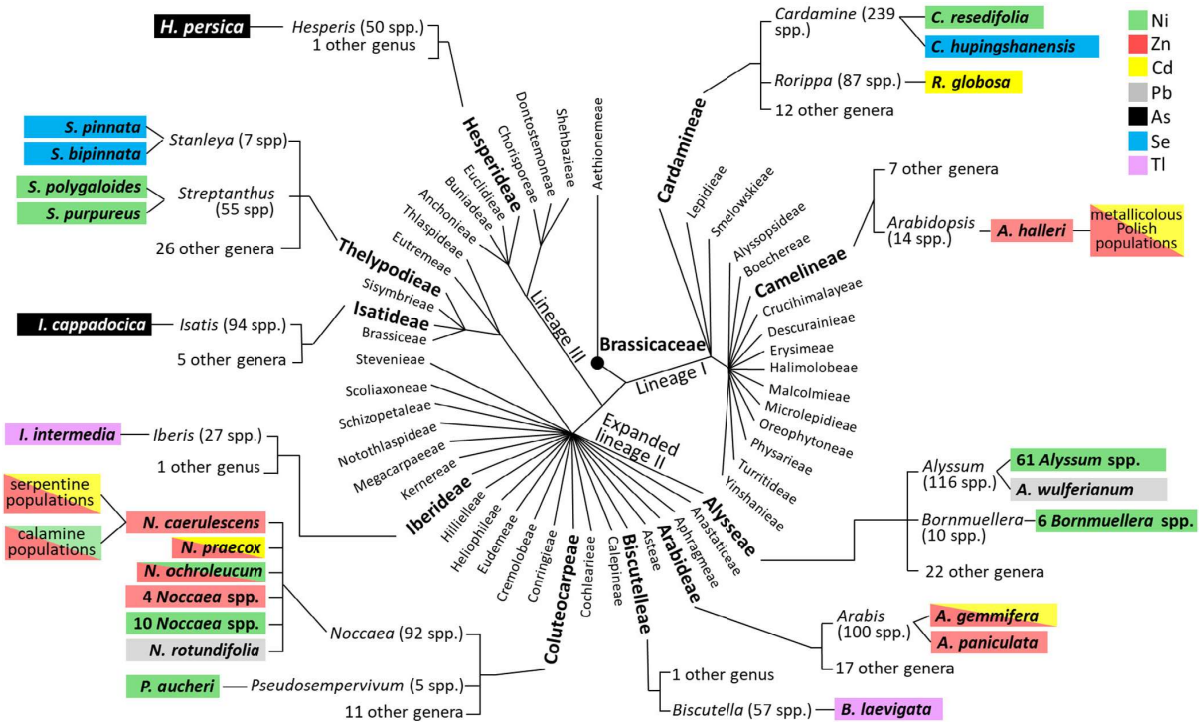


Figure I.13 – **Distribution des espèces hyperaccumulatrices de Ni, Zn, Cd, Pb, As, Se et Tl au sein de la famille des Brassicacées.** Figure extraite de Manara et al. (2020).

de recenser un total de 107 nouvelles occurrences d'espèces hyperaccumulatrices de Ni (34 taxons), Mn (63 taxons), Co (6 taxons) et Zn (4 taxons). En Amérique latine (zone néotropicale), cette méthode a permis la découverte de 30 nouvelles espèces hyperaccumulatrices de Ni, mais aussi pour la première fois dans cette région, d'espèces hyperaccumulatrices de Zn et Mn (Belloeil et al., 2021). Pour cette dernière étude, les chercheurs ont scanné 11 321 spécimens provenant des herbiers de Paris et de Cuba, ce qui représente environ 5% de la flore néotropicale. Cela laisse supposer qu'il reste encore de nombreuses espèces accumulatrices et hyperaccumulatrices de métaux à découvrir.

I.3.3 Exemples d'espèces modèles pour l'étude de l'hyperaccumulation du Ni

La grande majorité des espèces végétales hyperaccumulatrices de Ni font partie des angiospermes (Jaffré et al., 2013) ; même si certaines études ont aussi observé cette caractéristique chez une fougère du genre *Adiantum* et plusieurs bryophytes épiphytes et hépatiques associées à des hyperaccumulateurs de Ni originaires de Nouvelle-Calédonie (Brooks et al., 1990; Boyd et al., 2009). L'étude synthétique de Jaffré et al. (2013) a révélé une surreprésentation significative d'espèces hyperaccumulatrices de Ni dans les ordres des Bruxales, Oxalidales, Malpighiales, Brassicales et Oncothécacées (figure I.14). Il est intéressant de noter que parmi

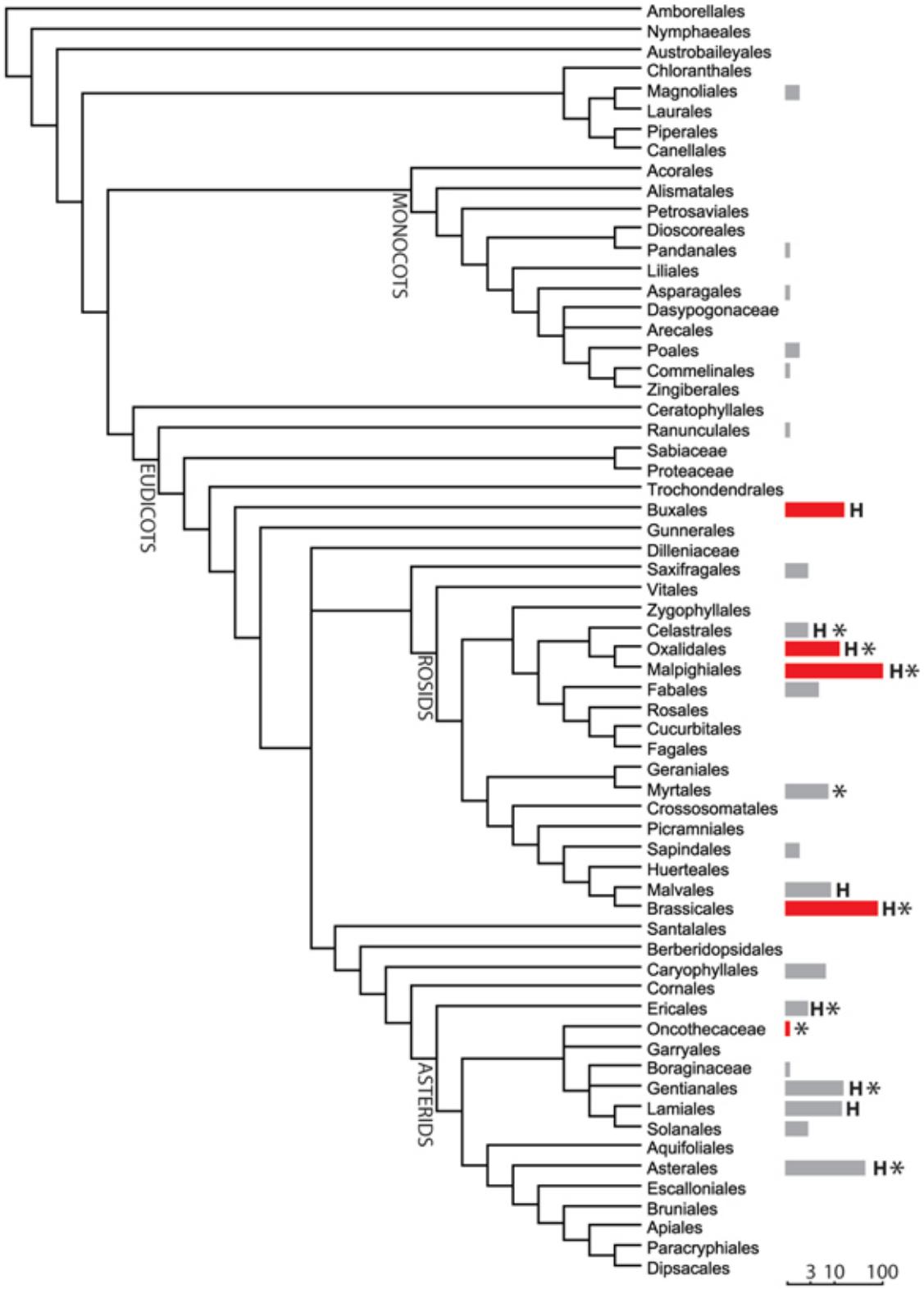


Figure I.14 – **Distribution phylogénétique des hyperaccumulateurs de Ni selon la classification APG III.** Figure extraite de Jaffré et al. (2013).

*Nombre d'hyperaccumulateurs de Ni par ordre (échelle logarithmique). Les barres rouges indiquent une surreprésentation significative par rapport à une répartition aléatoire (loi binomiale, correction de Bonferroni). H : présence d'espèces hypernickélophores (>10 000 ppm Ni). * : famille hébergeant des espèces originaires de Nouvelle-Calédonie.*

les 24 ordres connus pour posséder une ou plusieurs espèces hyperaccumulatrices, 10 présentent des espèces accumulant plus de 10 000 $\mu g.g^{-1}$ dans leurs parties aériennes : Bruxales, Celestrales, Oxalidales, Malpighiales, Malvales, Brassicales, Ericales, Gentianales, Lamiales et Asterales. Ces espèces sont qualifiées d'**hypernickélophores** (Jaffré et Schmid, 1974) et une grande proportion d'entre elles est localisée en Nouvelle-Calédonie (47 espèces selon la dernière étude de Gei et al. (2020b)), faisant de cet archipel du Pacifique Sud un véritable réservoir.

La première occurrence de telles espèces a été découverte par Jaffré et Schmid (1974) avec l'espèce *Psychotria gabriellae* (anciennement *P. douarrei*). Cette espèce, endémique de Nouvelle-Calédonie, est un arbuste de la famille des Rubiaciées, que l'on retrouve en forêt humide sur sols ultramafiques ; elle est capable d'accumuler jusqu'à 4% de Ni dans ses parties aériennes. Par la suite, les explorations menées sur la flore indigène de l'archipel ont permis de mettre en lumière d'autres hypernickélophores notables, tels que *Pycnandra accuminata* (anciennement *Sebertia acuminata*), *Geissois pruinosa*, *Hybanthus austrocaledonicus*, *Hybanthus caledonicus* ou encore *Homalium guillainii* (Jaffré et Schmid, 1974; Jaffré et al., 1976). Depuis lors, plusieurs espèces ont été étudiées afin de mieux comprendre les adaptations concourant à l'hyperaccumulation des métaux. Ci-après sont présentés quelques genres et espèces d'intérêt (dont certains endémiques de Nouvelle-Calédonie), particulièrement étudiés pour leur rôle dans l'hyperaccumulation du Ni.

I.3.3.1 *Pycnandra acuminata*

Communément appelé "l'arbre à nickel" ou "l'arbre à sève bleue", *Pycnandra acuminata* est une espèce endémique de la Nouvelle-Calédonie. Cet arbre, que l'on retrouve essentiellement dans les forêts denses et humides, est capable d'accumuler jusqu'à plus de 20% de Ni dans son latex (Jaffré et al., 1976; Sagner et al., 1998), faisant de lui l'espèce végétale connue comme étant la plus hyperaccumulatrice de Ni à ce jour. Chez cet arbre, l'accumulation se fait principalement dans les structures laticifères, présentes dans l'ensemble de la plante (figure I.15). Cette particularité le distingue de la grande majorité des hyperaccumulateurs, chez lesquels l'hyperaccumulation s'observe généralement dans les organes caducs, c'est-à-dire destinés à la sénescence.

I.3.3.2 *Alyssum* / *Odontarrhena*

Les genres *Alyssum* et *Odontarrhena* ont connu au fil des deux derniers siècles de nombreux remaniements taxonomiques (Reeves, 2024). Initialement considérés comme deux genres distincts, W.D.J. Koch définit en 1836 le taxon *Odontarrhena* comme section du genre *Alyssum*. Cependant, avec l'avènement des technologies moléculaires, l'étude de l'ADN a

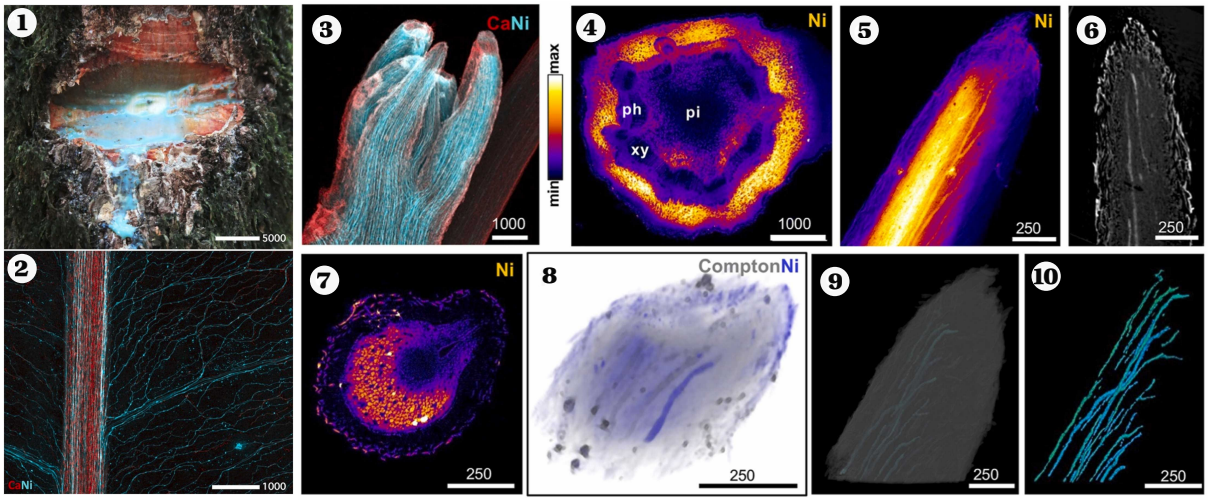


Figure I.15 – **Localisation du Ni chez *Pycnandra accuminata*.** Figures extraites de van der Ent et al. (2024).

*(**1**) Latex riche en Ni qui s'écoule du tronc suite à une blessure. (**2**) Cartographie synchrotron XRF du réseau de laticifères le long des nervures principales d'une feuille hydratée (Ca : rouge, Ni : cyan, échelle en µm). (**3**) Image composite XRF d'un apex frais et entier, montrant des laticifères fortement enrichis en Ni (Ca : rouge, Ni : cyan, échelle en µm). (**4**) Cartographie XRF 2D d'une section de tige hydratée sous l'apex, révélant un fort enrichissement en Ni dans le cortex, sans laticifères visibles individuellement (échelle en µm). (**5**) Projection XRF 2D du Ni dans un primordium foliaire (échelle en µm). (**6**) Coupe longitudinale PCI-µCT de ce primordium (échelle en µm). (**7**) Coupe transversale unique XRF-µCT montrant la distribution du Ni (échelle en µm). (**8**) Reconstruction volumique multi-coupes XRF-µCT du primordium, avec le Ni (bleu) superposé à l'image de diffusion Compton (échelle en µm). (**9–10**) Reconstructions volumiques PCI-µCT d'un primordium visualisant les laticifères chargés en Ni (bleu-vert), dans leur contexte tissulaire (gris) (**9**), puis isolés (**10**) (échelle en µm).*
*Légende : **pi** = moelle ; **ph** = phloème ; **xy** = xylème ; **µXRF** = micro-fluorescence X ; **PIXE** = émission de rayons X induite par particules ; **µCT** = microtomographie.*

permis de distinguer à nouveau ces deux taxons. *O. baldaccii* (anciennement *A. baldacci* et *A. fallacinum*), *O. haradjianii* (anciennement *A. haradjianii*), *O. lesbiaca* (anciennement *A. lesbiacum*) et *O. chalcidica* (anciennement *O. muralis* et *A. murale*) sont des exemples probants des remaniements taxonomiques réalisés sur des espèces hyperaccumulatrices de Ni appartenant à ces genres. Outre ces considérations terminologiques, ces deux genres appartenant à la famille des Brassicacées comptent un grand nombre d'hyperaccumulateurs de Ni, avec une large répartition, incluant des occurrences en Europe et en Amérique du Nord. L'espèce *O. muralis* (figure I.16) compte parmi les Brassicacées hyperaccumulatrices de Ni les plus étudiées. Elle est notamment utilisée dans la remédiation de sites dégradés ainsi que dans le développement de techniques d'agromine (Rue, 2017; Mišljenović et al., 2024).

I.3.3.3 *Thlaspi* / *Noccaea*

À l'instar du genre *Alyssum*, le genre *Thlaspi* a lui aussi subi des remaniements taxonomiques. Au total, 103 espèces de *Thlapsi sensu lato* ont été réassignées dans 12 genres par Meyer (1973) ; dont 63 dans le genre *Noccaea*. Ce genre dispose d'une large répartition géogra-

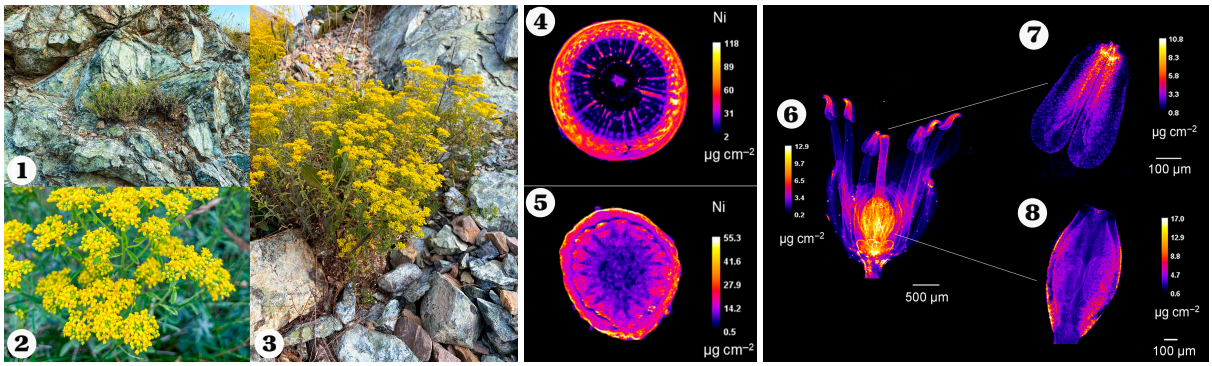


Figure I.16 – **Habitat de l'espèce *Odontarrhena muralis* et localisation du Ni dans les tissus.** Figures extraites de Mišljenović et al. (2024).

*(**1–3**) Odontarrhena muralis dans son habitat naturel sur sol ultramafique (avec affleurements de serpentinite) au Mont Divčibare (Serbie) : habitat (**1**), inflorescence (**2**) et port de la plante (**3**). (**4–8**) Cartographies élémentaires Synchrotron µXRF montrant la distribution du Ni dans des coupes transversales de tiges matures (**4**), jeunes tiges (**5**), fleurs (**6**), anthères (**7**) et ovaire (**8**).*
*Légende : **µXRF** = micro-fluorescence X.*

phique, avec un grand nombre d'individus recensés en Europe. Les espèces *N. caerulescens* (anciennement *T. caerulescens*), *N. goesingensis* (anciennement *T. goesingense*) et *N. japonica* (anciennement *T. japonicum*) font partie des taxons les plus étudiés pour leur capacité d'hyperaccumulation de Ni. L'espèce *N. caerulescens* est notamment considérée comme une espèce modèle de choix (figure I.17). En effet, cette espèce présente une variété d'écotypes capables de se développer sur différents types de sols métallifères (e.g., serpentine et calamine), et pouvant présenter des phénotypes d'hyperaccumulation non seulement pour le Ni, mais aussi pour le Cd et le Zn (Seregin et al., 2022).

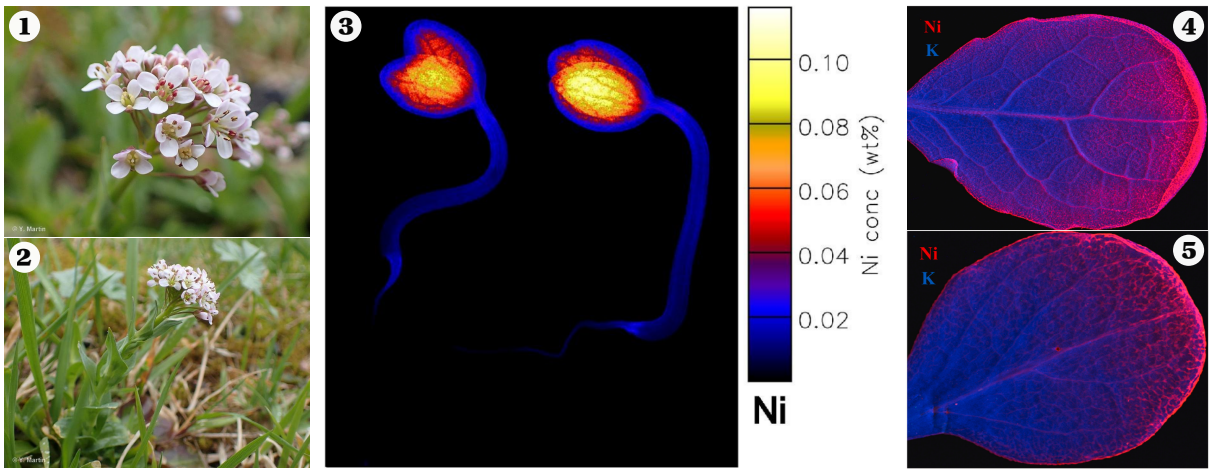


Figure I.17 – **Localisation du Ni chez *Noccaea caerulescens*.** Figures (3–5) extraites de do Nascimento et al. (2021) et van der Ent et al. (2022).

*(**1–2**) Noccaea caerulescens; crédits : Y. Martin, sous licence CC BY-NC-SA, via l'INPN — Muséum National d'Histoire Naturelle (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/109671/tab/fiche). (**3**) Cartographie µXRF de plantules vivantes montrant la distribution du Ni. (**4–5**) Cartographie µSXRF de feuilles fraîches à différents stades de maturité : (**4**) feuille âgée et (**5**) jeune feuille.*
*Légende : **µXRF** = micro-fluorescence X; **µSXRF** = micro-fluorescence X au synchrotron.*

I.3.3.4 *Phyllanthus*

Largement répandu dans le monde, ce genre comprend la seconde espèce accumulant le plus de Ni (16%), *Phyllanthus balgooyi* (Mesjasz-Przybyłowicz et al., 2015). Cette espèce accumule préférentiellement le Ni dans son phloème (figure I.18), tandis que d'autres espèces du genre *Phyllanthus*, également hyperaccumulatrices de Ni (e.g., *P. securinegioides*), l'accumulent de préférence dans l'épiderme et le mésophylle spongieux (Berazaín et al., 2007; van der Ent et al., 2017). Des différences dans la distribution du Ni sont également observées chez *P. rufuschaneyi*, qui l'accumule principalement dans les zones internervaires (figure I.18) (van der Ent et al., 2022).

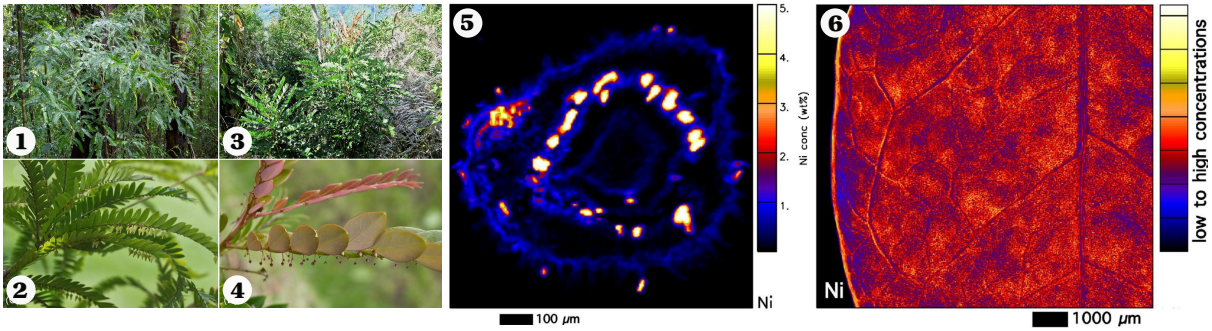


Figure I.18 – **Habitats des espèces *Phyllanthus balgooyi* et *Phyllanthus rufuschaneyi*, et localisation du Ni dans leurs tissus.** Figures extraites de van der Ent et al. (2022).
*(**1–2**) Phyllanthus balgooyi, arbre de sous-bois dans son habitat naturel au Sabah (Malaisie) (**1**) et son inflorescence (**2**). (**3–4**) Phyllanthus rufuschaneyi, arbuste de végétation secondaire dans son habitat naturel au Sabah (Malaisie) (**3**) et son inflorescence (**4**). (**5**) Cartographie élémentaire PIXE d'une section de brindille de P. balgooyi séchée par lyophilisation, montrant la répartition du Ni. (**6**) Cartographie µXRF de la partie centrale d'une feuille de P. rufuschaneyi lyophilisée, montrant la distribution du Ni.*
*Légende : **µXRF** = micro-fluorescence X; **PIXE** = émission de rayons X induite par particules.*

I.3.3.5 Autres genres

Ce descriptif n'est pas exhaustif et d'autres espèces affiliées aux genres *Psychotria*, *Buxus*, *Berkheya*, *Glochidion*, *Geissois*, *Homalium*, *Hybanthus*, *Leucocroton*, *Senecio* ou encore *Bornmuellera* sont aussi étudiées par la communauté scientifique (Boyd et al., 2008; Kachenko et al., 2009; Merlot et al., 2014; van der Ent et al., 2018; Gei et al., 2020a; Rue et al., 2020; García de la Torre et al., 2020; González Gutiérrez et al., 2023; González et al., 2024; Ly et al., 2024).

I.4 Mécanismes d'adaptation des plantes au stress métallique

Un stress est considéré comme tel lorsqu'il a un impact significatif et négatif sur le développement, la croissance et la productivité de la plante. Comme développé en section I.1.3, certains ions métalliques sont essentiels au métabolisme et à la structure des plantes. Ce-

pendant, au-delà d'un certain seuil, ces éléments deviennent toxiques et induisent un stress physiologique. Pour y faire face, certaines plantes ont développé des mécanismes spécifiques, allant de la restriction à l'accumulation contrôlée des métaux. Ces mécanismes incluent également des stratégies de détoxification, consistant à rendre les ions métalliques indisponibles au sein des tissus végétaux — par exemple via leur complexation, leur compartimentation dans des organites à faible activité métabolique ou encore leur précipitation — de manière à limiter les potentiels effets délétères sur les processus cellulaires.

I.4.1 Les exsudats racinaires : la première ligne de défense

Le premier mécanisme de défense des plantes face au stress métallique consiste à empêcher la prise en charge des ions métalliques par les cellules racinaires, en interagissant avec eux à l'interface sol-plante, dans l'apoplasme ou la paroi cellulaire des racines — on parle alors de spéciation extracellulaire (Agarwal et al., 2025). Pour ce faire, les plantes peuvent augmenter le pH de la rhizosphère, notamment via la sécrétion d'exsudats alcalins, pour favoriser la précipitation des ions métalliques à l'interface sol-plante, limitant ainsi leur entrée dans les racines. Cette restriction peut aussi avoir lieu grâce au mucilage racinaire, une couche viscoélastique présente à la surface des racines (Nazari, 2021). Le mucilage est essentiellement composé de polysaccharides et, en proportion plus faible, de protéines, minéraux et lipides. Il permet de maintenir une certaine humidité au niveau des racines grâce à la présence de polysaccharides hydrophiles, mais aussi, par ses propriétés de type "glue", d'assurer une certaine stabilité dans la structure du sol. En effet, la présence de polysaccharides de types pectines, galactomannanes et glucanes favorise l'adhésion des particules de sol à la surface des racines. Ce complexe autour des racines est capable de mobiliser les nutriments présents dans la rhizosphère, de favoriser les interactions plantes-microorganismes et d'immobiliser les ions métalliques phytodisponibles au voisinage des racines, réduisant ainsi leur disponibilité pour les racines. De manière plus large, il assure une protection contre divers stress d'origine biotique et abiotique. La composition de la paroi de l'épiderme racinaire peut également influencer la disponibilité des ions métalliques (Agarwal et al., 2025). Certains groupes fonctionnels présents dans la paroi cellulaire sont en effet capables de se lier aux ions métalliques et de les immobiliser (Chao et Chao, 2025). C'est notamment le cas des groupes carboxyles (–COOH), hydroxyles (–OH), ainsi que des amines, phosphates et thiols (Regvar et Vogel-Mikuš, 2011).

Malgré cette première ligne de défense, les ions métalliques peuvent tout de même, sous certaines conditions, pénétrer dans le système racinaire et atteindre l'intérieur des cellules. C'est notamment le cas lorsque la plante absorbe certains nutriments, tels que l'azote sous forme d'ammonium (NH_4^+) : cette absorption s'accompagne alors d'une libération de protons (H^+)

qui acidifie le milieu avoisinant, augmentant ainsi la biodisponibilité des ions métalliques présents (Zaccheo et al., 2006). La sécrétion de chélateurs exsudés, comme les acides organiques (e.g., histidine et citrate) et les phytosidérophores, capables de se complexer aux ions métalliques, peut également influencer leur biodisponibilité et favoriser leur absorption par les racines (Ghori et al., 2019; Prasad et al., 2022).

I.4.2 Voies d'entrée et devenir des métaux dans les cellules végétales

I.4.2.1 Mécanismes d'entrée

Les ions métalliques biodisponibles peuvent atteindre les cellules végétales via deux grandes voies : la voie apoplastique et la voie symplastique (Song et al., 2016). La voie apoplastique correspond au déplacement des ions à travers les parois cellulaires et les espaces intercellulaires, tandis que la voie symplastique implique leur passage à travers les membranes cellulaires via des transporteurs ou des canaux ioniques. Une fois dans le cytoplasme, les ions peuvent ensuite circuler de cellule en cellule par l'intermédiaire des plasmodesmes.

Une fois à proximité de la membrane plasmique, plusieurs mécanismes assurent l'entrée des ions métalliques dans la cellule. La première est l'endocytose, au cours de laquelle les ions sont internalisés par invagination de la membrane plasmique, formant une vésicule d'endocytose (Hübner et al., 1985). La seconde consiste en l'utilisation de transporteurs membranaires ou de canaux ioniques, selon des processus passifs — sans consommation d'énergie ni intervention d'une autre molécule — ou actifs — nécessitant de l'énergie, généralement sous forme d'ATP ou d'un gradient électrochimique (Yang et al., 2022).

D'après Yang et al. (2022), un total de 313 transporteurs liés au transport des métaux[9] , répartis en 17 familles fonctionnelles, seraient impliqués dans l'absorption, le transport et la translocation des métaux lourds chez les plantes : *ATP-binding cassette transporters* (ABC) ; *aquaporins* (AQP) ; *cation/proton exchangers* (CAX), appartenant à la famille des Ca^{2+}/*cation antiporters* (CaCA) ; *cation diffusion facilitators/metal tolerance proteins* (CDF/MTP) ; *cyclic nucleotide-gated channels* (CNGC) ; *copper transporters/copper transport proteins/cation transporters* (CTR/COPT/CT) ; *high-affinity* K^+ *transporters* (HKT) ; *heavy metal ATPases* (HMA) ; *iron-regulated transporters/zinc-iron-regulated transporter-like proteins/zinc transporters* (IRT/ZIP/ZNT) ; *low-affinity cation transporters* (LCT) ; *major facilitator superfamily transporters* (MFS) ; *multidrug and toxic compound extrusion transporters* (MATE) ; *natural resistance-associated macrophage proteins* (NRAMP) ; *oligopeptide transporters* (OPT), incluant les *yellow stripe-like transporters* (YSL) ; *phosphate transporters* (Pht) ; *plant cad-*

9. L'étude de Yang et al. (2022) s'est axée sur les "métaux lourds" selon la définition de Briffa et al. (2020). Le terme métaux dans ce paragraphe désigne donc tout particulièrement les métaux suivants : Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Mo, Ag, Cd, Sn, Pt, Au, Hg, et Pb.

mium resistance proteins (PCR) et *cell number regulators* (CNR) ; *iron-regulated transporters* (IREG) / *ferroportins*, incluant les protéines de la famille *uncharacterized protein family 0016* (UPF0016) et les transporteurs vacuolaires *Ca^{2+}-sensitive cross-complementer 1* / *vacuolar iron transporter 1* (CCC1/VIT1). Ces transporteurs possèdent généralement un domaine de liaison métallique, souvent riche en acides aminés contenant du soufre, de l'oxygène ou de l'azote, capable d'agir comme donneur d'électrons (e.g., acide glutamique (Glu), histidine (His) et méthionine (Met)). Les cations métalliques sont pris en charge par un transporteur via la formation de liaisons de coordination [10] au niveau de son domaine de liaison. En fonction de la composition de ces domaines, chaque transporteur présente une affinité plus ou moins marquée pour un ou plusieurs ions métalliques.

I.4.2.2 Transport inter- et intracellulaire, et compartimentation

Une fois dans le cytosol, les ions métalliques vont, selon leur nature et leur spéciation, interagir de diverses manières avec les organites et les molécules intracellulaires. Ces interactions induisent des cascades signalétiques au sein de la plante, menant à leur prise en charge. Cette prise en charge passe notamment par la complexation avec des ligands spécifiques, dont la nature varie selon la localisation cellulaire et le métal ciblé (Cobbett, 2000; Haydon et Cobbett, 2007). Parmi les principaux chélateurs de métaux dans la plante, on peut citer :

- des **peptides et protéines**, comme les phytochélatines (PCs), les métallothionéines (MTs) et le glutathion (GSH) (Inouhe et al., 2011; Ghori et al., 2019; Seregin et Kozhevnikova, 2023) ;
- des **acides organiques**, tels que le citrate, le malate ou la nicotianamine (Kersten et al., 1980; Callahan et al., 2012; Ghori et al., 2019) ;
- certains **acides aminés**, comme l'histidine (Kerkeb et Krämer, 2003; Ghori et al., 2019) ;
- des **composés phosphorés organiques**, comme l'acide phytique (phytates) (Inouhe et al., 2011; Liu et al., 2016) ;
- des **polysaccharides de la paroi cellulaire**, notamment les pectines riches en acides uroniques (Ghori et al., 2019) ;
- des **métabolites secondaires phénoliques**, tels que les flavonoïdes et les tanins (Zhang et al., 2023).

En fonction du complexe formé et du tissu ou de l'organe dans lequel il se trouve, l'ion métallique peut : (i) être dirigé vers un organite spécifique (e.g., les vacuoles ou les vésicules), (ii) être immobilisé dans le cytosol ou piégé dans la paroi cellulaire, ou (iii) être transporté vers d'autres tissus ou organes, notamment les parties aériennes comme les feuilles. Ces

10. Désigne une liaison covalente dans laquelle les deux électrons partagés proviennent du même atome.

mécanismes dépendent de l'affinité du complexe métal-ligand pour les transporteurs membranaires exprimés par la plante. À l'inverse, l'immobilisation dans le cytosol ou la paroi résulte principalement d'interactions directes avec des ligands ou groupements fonctionnels présents dans ces compartiments (Singh et al., 2016; Ghori et al., 2019; Yang et al., 2022; Chao et Chao, 2025). Il est également important de noter que certains transporteurs ne nécessitent pas la formation préalable d'un complexe : selon sa spéciation, un ion métallique libre peut traverser la membrane de manière passive ou active. Par ailleurs, des enzymes intracellulaires spécifiques (e.g. oxydoréductases) peuvent modifier l'état redox des ions, facilitant leur activation, leur transport ou leur détoxification. La figure I.19 illustre ces différents mécanismes ainsi que les principales familles de transporteurs impliquées dans les flux métalliques à l'échelle cellulaire (Chao et Chao, 2025).

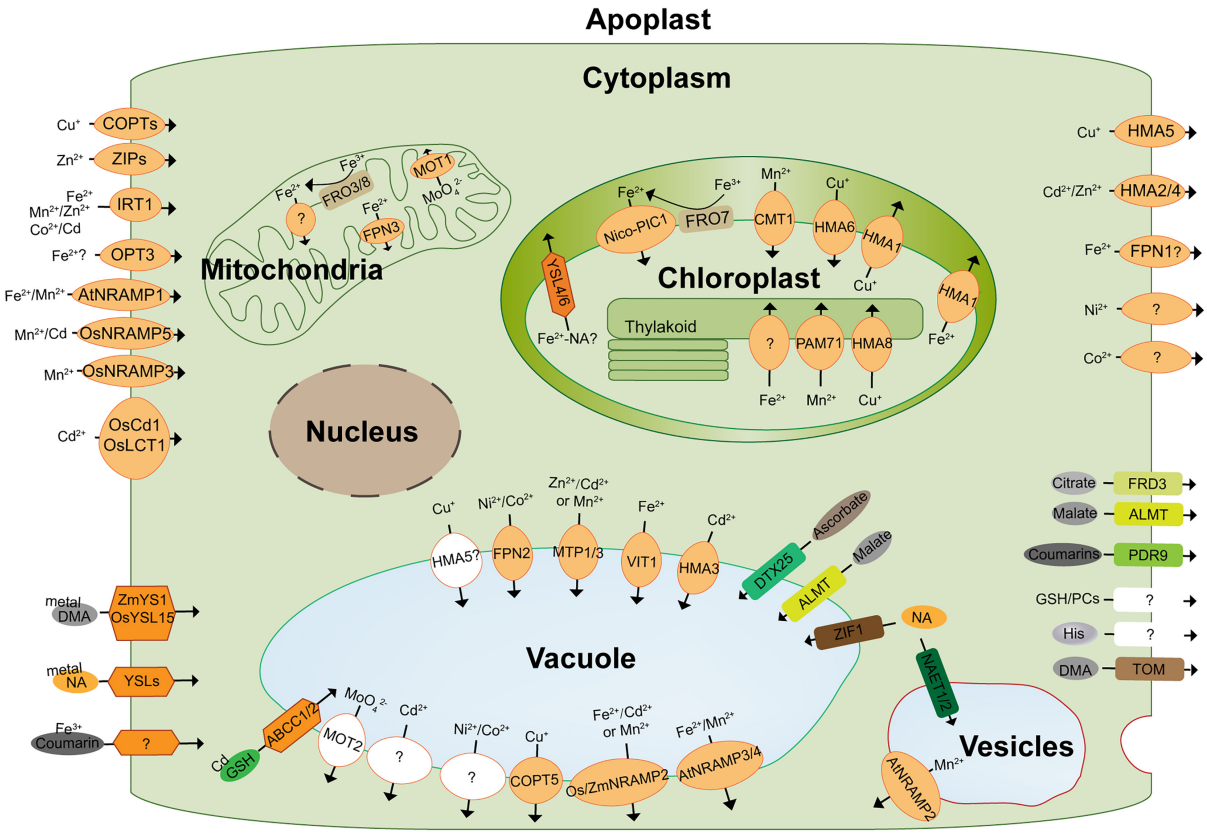


Figure I.19 – **Transporteurs majeurs impliqués dans l'influx et l'efflux d'ions métalliques à l'échelle d'une cellule végétale.** Figure extraite de Chao et Chao (2025).

Le système de transport des métaux repose sur des transporteurs membranaires assurant le transfert de métaux, de ligands et de complexes métal-ligand, représentés par différentes formes et couleurs dans l'étude. Les noms des espèces sont précisés lorsque la fonction des transporteurs varie selon l'espèce.
*Légende : **ALMT** : aluminum-activated malate transporter ; **CMT** : chloroplast manganese transporter ; **COPT** : copper transporter ; **DMA** : 2'-deoxymugineic acid ; **DTX** : detoxifying efflux carrier ; **FPN** : ferroportin 1 ; **FRD** : ferric reductase defective ; **HMA** : heavy metal P-type ATPase ; **NAET** : nicotianamine efflux transporter ; **Nico-PIC** : permease in chloroplast and nickel-cobalt transporter ; **OPT** : oligo peptide transporter ; **OsCd1** : Oryza sativa cadmium 1 ; **OsLCT1** : Oryza sativa Low-affinity cation transporter 1 ; **PAM** : photosynthesis-affected mutant ; **PDR** : pleiotropic drug resistance ; **TOM** : transporter of mugineic acid ; **ZIF** : zinc-induced facilitator ; **ZIP** : ZRT/IRT-related protein.*

I.4.2.3 Voies d'export et d'élimination des ions métalliques

En complément des mécanismes intracellulaires de détoxication, les plantes disposent de plusieurs stratégies leur permettant de limiter l'accumulation excessive d'ions métalliques et de les évacuer vers l'extérieur ou dans des structures vouées à l'abscission. On distingue principalement trois voies d'export et d'élimination des métaux :

- Les **efflux racinaires**, qui correspondent à l'exportation d'ions métalliques vers la rhizosphère, par différents mécanismes : transport actif via des transporteurs membranaires (e.g. HMA et ABC), diffusion passive de certaines formes réduites ou complexées à travers la membrane plasmique, et, dans certains cas, expulsion par exocytose (Peiter et al., 2007; Yang et al., 2022). Ces processus permettent à la plante de rejeter une partie des ions métalliques absorbés dans le milieu rhizosphérique.
- La **phytovolatilisation**, qui repose sur la transformation de certains ions métalliques (e.g., As et Hg) en formes volatiles par des réactions enzymatiques intracellulaires, suivie de leur libération dans l'atmosphère par évapotranspiration (Sakakibara et al., 2010; Raklami et al., 2022).
- La **relocalisation** et l'**élimination par sénescence**, qui consistent à diriger les métaux vers des organes caducs en phase de sénescence tels que les feuilles (Zhang et al., 2022a). Les éléments accumulés sont ainsi éliminés de la plante et retournent au sol, où ils peuvent être immobilisés ou recyclés par les communautés microbiennes.

I.4.2.4 Aspects physiologiques et moléculaires de l'hyperaccumulation du Ni

Comme développé dans les sections précédentes, les plantes mettent en œuvre des mécanismes de gestion des métaux qui varient selon le type d'ion, mais également en fonction de leur capacité génétique à répondre à un stress métallique (e.g., expression de gènes impliqués dans la résistance aux métaux). Afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'hyperaccumulation du Ni, la communauté scientifique s'est attachée à étudier les processus de transport et de détoxification mis en place chez les végétaux. Plusieurs questions clés orientent ces recherches : sous quelles formes ioniques le Ni est-il présent dans les sols et les tissus végétaux? Comment sa spéciation influence-t-elle son absorption, sa translocation et sa localisation au sein de la plante? Quelles sont les molécules (ligands et transporteurs) impliquées dans ces mécanismes?

Localisation et stockage du Ni chez les hyperaccumulateurs • Comme évoqué supra, les plantes hyperaccumulatrices séquestrent les métaux dans des compartiments cellulaires à faible activité métabolique (notamment les vacuoles et les parois cellulaires) et/ou dans des organes caducs. Cette stratégie permet de limiter la toxicité du métal tout en assurant

son stockage à long terme. La localisation du Ni varie selon les espèces, mais s'observe principalement dans les feuilles, à différents niveaux :

- ↠ Les **cellules épidermiques**, notamment dans leurs vacuoles. Exemples : *Odontarrhena muralis* (anciennement *Alyssum murale*), *O. lesbiaca* (anciennement *A. lesbiacum*), *A. bertolonii*, *Berkheya coddii*, *Hybanthus floribundus*, *Phyllanthus bagooyi*, *P. securinegioides*, *Rinorea bengalensis*, *Senecio coronatus*, *S. anomalochrous*, *Stackhousia tryonii* et *Noccaea goesingense* (Mesjasz-Przybyłowicz et al., 1994, 2001a,b; Küpper et al., 2001; Robinson et al., 2003; Bhatia et al., 2004; Bidwell et al., 2004; Smart et al., 2007; Tappero et al., 2007; van der Ent et al., 2017).
- ↠ La **cuticule**. Exemples : *B. coddii* et *S. tryonii* (Robinson et al., 2003; Bhatia et al., 2004).
- ↠ Les **trichomes**. Exemples : *O. muralis*, *O. lesbiaca* et *A. bertolonii* (Küpper et al., 2001; Smart et al., 2007; Tappero et al., 2007).
- ↠ Les **cellules du mésophylle**. Exemples : *B. coddii*, *H. floribundus* et *R. bengalensis* (Mesjasz-Przybyłowicz et al., 2001a; Bidwell et al., 2004; van der Ent et al., 2017).
- ↠ Les **cellules palissadiques**. Exemple : *H. floribundus* (Bidwell et al., 2004).
- ↠ Le **phloème**. Exemple : *P. bagooyi* et *Euphorbia helenae* (Reeves et al., 1996; Mesjasz-Przybyłowicz et al., 2015; van der Ent et al., 2017).

Les tiges et les organes reproducteurs, tels que les fleurs, les fruits et les graines, peuvent également présenter des gradients de concentration en Ni. C'est notamment le cas d'*O. muralis*, qui accumule aussi le Ni à la fois dans ses tiges, ses fleurs, ses anthères et ses ovaires (Mišljenović et al., 2024) ; de *Hybanthus floribundus* subsp. *adpressus*, qui en présente dans ses graines (Kachenko et al., 2009) ; ou encore de *Pycnandra acuminata*, qui accumule le Ni préférentiellement dans son latex (van der Ent et al., 2024). Ces différentes localisations résultent de la spéciation du Ni au sein de la plante, ainsi que de l'expression différenciée de ligands et de transporteurs spécifiques. Ces derniers assurent sa translocation depuis les racines vers les parties aériennes, et sa séquestration dans des compartiments à faible activité métabolique, contribuant ainsi à la tolérance au métal (figure I.20).

Mécanismes moléculaires impliqués dans l'hyperaccumulation du Ni • L'hyperaccumulation du Ni repose sur un réseau complexe de ligands métalliques (tableau I.4) et de transporteurs membranaires (tableau I.5) qui régulent l'absorption, la translocation et la séquestration du Ni. Ces transporteurs, dont l'affinité varie selon le métal ou complexe métallique, interviennent à tous les niveaux de la plante, de la racine aux feuilles, et conditionnent le devenir du Ni :

- ↠ **Absorption racinaire du Ni** : le Ni^{2+} est absorbé par les racines via des transporteurs initialement impliqués dans le transport du Fe^{2+} et du Zn^{2+}, principalement les familles

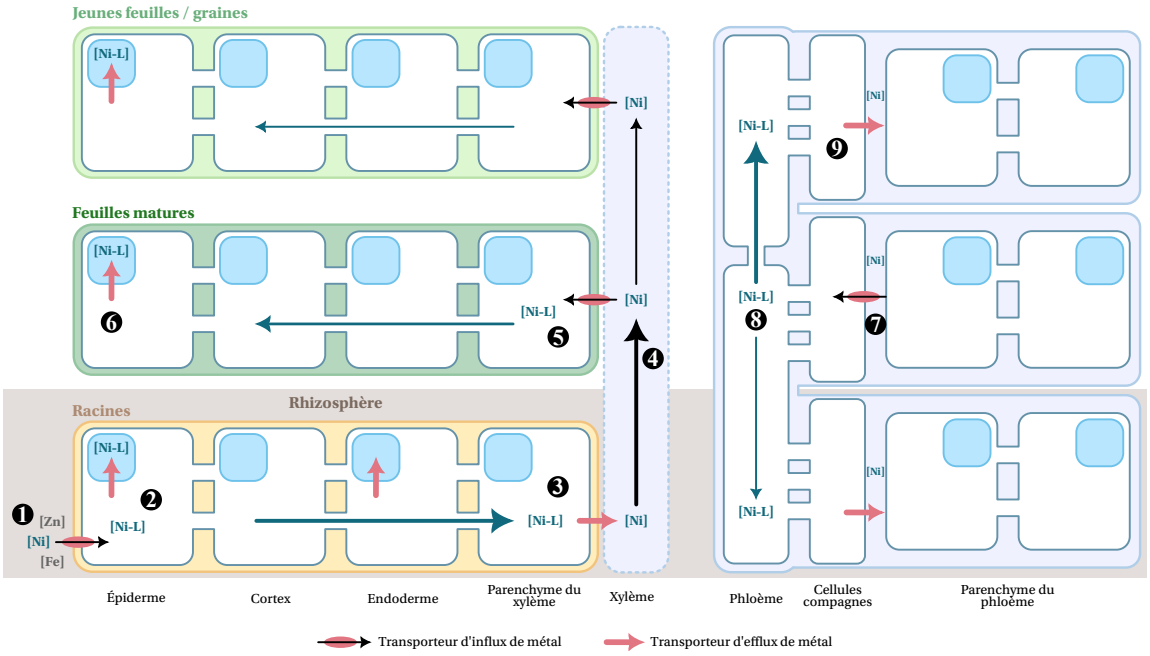


Figure I.20 – **Modèle conceptuel de l'hyperaccumulation du Ni chez les plantes hyperaccumulatrices.** Figure adaptée de Deng et al. (2017).

*(**1**) **Absorption racinaire** : le Ni est absorbé sous forme divalente (Ni^{2+}) via des systèmes de transport à faible affinité, majoritairement ceux du Fe et du Zn. (**2**) **Séquestration racinaire et transport radial** : le Ni^{2+} est rapidement chélaté ; une faible proportion de [Ni-L] est séquestrée dans les vacuoles racinaires, tandis que le reste est transféré radialement de l'épiderme au péricycle. (**3**) **Chargement dans le xylème** : le [Ni-L] est chargé dans les vaisseaux du xylème depuis les cellules du parenchyme via des transporteurs d'efflux. (**4**) **Transport par le xylème** : le Ni est transloqué — majoritairement sous forme Ni^{2+} — vers les feuilles, en particulier les plus matures, en raison d'un taux de transpiration plus élevé. (**5**) **Déchargement du xylème** : le [Ni-L] se diffuse dans les espaces apoplastiques des feuilles ; une partie y reste, tandis qu'une autre est transférée dans le symplasme foliaire. (**6**) **Séquestration dans les feuilles** : le [Ni-L] présent dans le symplasme est rapidement séquestré dans les vacuoles, notamment celles des cellules épidermiques. (**7**) **Chargement dans le phloème** : le Ni^{2+} est absorbé par les cellules compagnes du phloème via des transporteurs d'influx, puis chélaté dans le cytosol. (**8**) **Translocation via le phloème** : le [Ni-L] est transféré des cellules compagnes aux éléments criblés via les plasmodesmes. Il circule ensuite passivement dans la sève, sous l'effet de la pression osmotique. (**9**) **Déchargement du phloème** : dans les tissus puits (tissus en développement), le Ni est libéré dans l'apoplasme depuis le phloème, puis absorbé par les cellules avoisinantes. Légende : **[Ni]** = ions Ni^{2+} ; **[Fe]** = ions Fe^{2+} ; **[Zn]** = ions Zn^{2+} ; **[Ni-L]** = Ni chélaté.*

IRT et ZIP. Des études sur *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa*, *Zea mays* et *Noccaea caerulescens* ont montré l'importance des transporteurs AtZIP3, AtIRT3, AtIRT1, OsZIP6, ZmYS1, NcZIP10 et NcIRT1 (Schaaf et al., 2004; Nishida et al., 2011b, 2015; P.G. et al., 2015; Halimaa et al., 2014). La disponibilité d'autres métaux, notamment le Zn, influence également l'absorption du Ni par ces transporteurs, suggérant une régulation croisée (Nishida et al., 2015).

→ **Séquestration racinaire** : le transporteur AtIREG2, localisé au niveau du tonoplaste, participe à l'accumulation du Ni^{2+} dans les vacuoles d'*A. thaliana* (Schaaf et al., 2006). Selon Halimaa et al. (2014), le malate pourrait être impliqué dans la séquestration du Ni^{2+} dans les vacuoles racinaires en tant que ligand métallique vacuolaire. De plus, leur étude montre que la surexpression du transporteur AtALMT12 (localisé dans les

membranes plasmiques de la stèle racinaire) pourrait être impliquée dans le transport du complexe Ni-malate du cytoplasme vers les parois cellulaires.

- **Transfert radial jusqu'au cylindre central** : chez *N. caerulescens*, l'histidine empêche la séquestration racinaire et favorise le transport radial, tandis que chez *Alyssum murale* et *Leptoplax emarginata*, le Ni est majoritairement transporté sous forme de complexe Ni-malate (Montargès-Pelletier et al., 2008; Richau et al., 2009). Le transporteur HvYSL2 semble impliqué dans le transfert des complexes Ni-phytosidérophores (Araki et al., 2011).
- **Chargement dans le xylème et transport vers les parties aériennes** : l'entrée du Ni dans le xylème semble être permis par des transporteurs d'efflux Zn/Fe (Kramer et al., 1997; Assunção et al., 2001; Ghasemi et al., 2018), tandis que le transport dans les parties aériennes semble principalement être dépendant de la transpiration (Centofanti et al., 2012; Deng et al., 2016). Halimaa et al. (2014) ont émis l'hypothèse selon laquelle le transport symplastique du Ni^{2+} vers le xylème pourrait être facilité par des défensines — des protéines riches en cystéines capables de former des complexes avec les métaux. Chez *N. caerulescens*, le complexe Ni-nicotianamine (Ni-NA) est pris en charge par TcYSL3, un transporteur d'influx Fe/NA-Ni qui permet la translocation du complexe Ni-NA (Gendre et al., 2006). Un autre transporteur appartenant à la famille des YSL, BjYSL7, semble aussi participer à la translocation du Ni des racines aux parties aériennes chez *Brassica juncea* (Wang et al., 2013).
- **Translocation via le phloème** : la translocation du Ni varie selon les espèces. Chez *N. caerulescens*, les complexes Ni-malate prédominent, tandis que chez *Phyllanthus balgooyi*, ce sont les complexes Ni-citrate qui circulent majoritairement (Deng et al., 2016; van der Ent et al., 2022). Ce transport ascendant via le phloème favorise l'imprégnation des tissus jeunes et des organes reproducteurs (Deng et al., 2016).
- **Séquestration et détoxification dans les feuilles** : dans les feuilles des hyperaccumulateurs *A. murale*, *L. emarginata* et *N. caerulescens*, le malate joue un rôle majeur dans la séquestration du Ni (Montargès-Pelletier et al., 2008). Il peut complexer jusqu'à 63% du Ni chez certaines espèces (Kersten et al., 1980). D'autres ligands, tels que le citrate, l'histidine et la nicotianamine, participent également à la détoxification et à la mobilité du Ni (Krämer et al., 1996; Sagner et al., 1998; Mari et al., 2006; Montargès-Pelletier et al., 2008; Richau et al., 2009; Callahan et al., 2012; van der Ent et al., 2017; Shahzad et al., 2018). Pour ce qui est des transporteurs, TgMTP1 et PgIREG1 seraient respectivement impliqués dans l'accumulation vacuolaire du Ni dans les feuilles de *N. goesingense* (Persans et al., 2001) et de plusieurs espèces de *Psychotria* (Merlot et al., 2014; García de la Torre et al., 2020).

L'ensemble de ces mécanismes montre que l'hyperaccumulation du Ni repose sur un réseau

intégré de transporteurs membranaires et de ligands métalliques qui régule chaque étape : absorption racinaire, séquestration intracellulaire, transport xylémique et phloémien, ainsi que stockage et détoxification foliaires. Cette régulation coordonnée permet aux plantes hyperaccumulatrices de moduler la mobilité et la détoxification du Ni.

Tableau I.4 – **Principaux ligands impliqués dans la chélation du Ni chez plusieurs espèces hyperaccumulatrices de Ni.**

Ligand	**Espèce végétale**	**Références**
Acide maléique	*Psychotria gabriellae*	Callahan et al. (2012)
Acide salicylique	*Psychotria gabriellae*	Callahan et al. (2012)
Acide fumarique	*Psychotria gabriellae*	Callahan et al. (2012)
Acide férulique	*Psychotria gabriellae* et *Hybanthus austrocaledonicus strocaledonicum*	Callahan et al. (2012)
Acide malonique	*Psychotria gabriellae*	Callahan et al. (2012)
Nicotianamine	*Psychotria gabriellae, Geissois pruinosa, Geissois bradfordii, Geissois hirsuta, Homalium kanaliense, Pycnandra acuminata, Alyssum halleri* et *Noccaea caerulescens*	Vacchina et al. (2003); Mari et al. (2006); Callahan et al. (2012)
Acide citrique	*Geissois pruinosa, Geissois hirsuta, Homalium deplanchei, Hybanthus austrocaledonicus strocaledonicum, Casearia silvana* et *Homalium kanaliense*	Callahan et al. (2012)
Sérine	*Geissois bradfordii*	Callahan et al. (2012)
Acide galacturonique	*Geissois hirsuta*	Callahan et al. (2012)
Acide kétogluconique	*Homalium kanaliense*	Callahan et al. (2012)
Acide aldarique	*Pycnandra acuminata*	Callahan et al. (2008, 2012)
Malate	*Phyllanthus serpentinus*	Kersten et al. (1980)
Citrate	*Phyllanthus serpentinus, Phyllanthus balgooyi, Phyllanthus securinegioides* et *Rinorea bengalensis*	Kersten et al. (1980); van der Ent et al. (2017)
Histidine	*Alyssum lesbiacum, Noccaea caerulescens,* et *Noccaea goesingense*	Krämer et al. (1996); Persans et al. (1999); Kerkeb et Krämer (2003)

Tableau I.5 – **Transporteurs métalliques ayant une affinité pour le Ni et ayant été analysés par transgénèse (1/3).** Tableau modifié et complété de Yang et al. (2022).

Famille de gènes	**IRTs/ZNTs/ZIPs**			
Nom du gène	AtZIP3	AtIRT3	AtIRT1	OsZIP6
Numéro d'accession	AT2G32270	M35868	U27590	NP_001054742
Espèce	*Arabidopsis thaliana*	*Arabidopsis thaliana*	*Arabidopsis thaliana*	*Oryza sativa*
Spécificité du métal	Zn, Ni et Cd	Fe(II), Zn, Mn, Cd et Ni	Fe(II), Zn, Mn, Cd et Ni	Zn, Mn, Ni, Co et Fe
Répartition dans les organes	Racines	Tiges et racines	Tiges et racines	Tiges et racines
Organisation et localisation cellulaire				
Localisation subcellulaire	Chloroplastes et membranes plasmiques	Membranes plasmiques	Membranes plasmiques	Membranes plasmiques
Fonction	Transport du Zn, Ni et Cd	Tolérance au Cd/Zn et accumulation du Ni/Zn	Tolérance Cd/Zn et accumulation du Ni/Zn	Homéostasie des minéraux
Référence	Grotz et al. (1998); Milner et al. (2012); Nishida et al. (2015)	Nishida et al. (2015)	Nishida et al. (2015)	P.G. et al. (2015)

Famille de gènes	**IRTs/ZNTs/ZIPs**	**NRAMPs**		**OPTs (YSLs)**
Nom du gène	TjZNT1	TjNRAMP4	TcNRAMP3	AtYLS4
Numéro d'accession	AB206397	AB115423	MH615048	Q6R3K8
Espèce	*Thlaspi japonicum*	*Thlaspi japonicum*	*Thlapsi caerulescens*	*Arabidopsis thaliana*
Spécificité du métal	Zn, Mn, Ni et Cd	Ni	Cd et Ni	Mn et Ni
Répartition dans les organes			Racines	Tiges et racines
Organisation et localisation cellulaire				
Localisation subcellulaire			Membranes vacuolaires	Membranes vacuolaires et autres membranes internes
Fonction	Absorption du Zn et tolérance au Ni	Transport du Ni (exclut Zn/Cd/Mn)	Accumulation du Cd et exclusion du Ni	Réponse au stress métallique
Référence	Mizuno et al. (2005); Nishida et al. (2008, 2011a)	Mizuno et al. (2005)	Oomen et al. (2008); Wei et al. (2008)	Conte et al. (2013)

Légende : ***IRTs/ZIPs/ZNTs*** *= iron-regulated transporters/zinc-iron-regulated transporter-like proteins/zinc transporters;* ***AtZIP3*** *= Arabidopsis thaliana zinc-iron-regulated transporter-like protein 3;* ***AtIRT1*** *et* ***AtIRT3*** *= Arabidopsis thaliana iron-regulated transporters 1 et 3;* ***OsZIP6*** *= Oryza sativa zinc-iron-regulated transporter-like protein 6;* ***NRAMPs*** *= natural resistance-associated macrophage proteins;* ***OPTs (YSLs)*** *= oligopeptide transporters (yellow stripe-like);* ***TjZNT1*** *= Thlaspi japonicum zinc transporter 1;* ***TjNRAMP4*** *= Thlaspi japonicum natural resistance-associated macrophage protein 4;* ***TcNRAMP3*** *= Thlaspi caerulescens natural resistance-associated macrophage protein 3;* ***AtYSL4*** *= Arabidopsis thaliana yellow stripe1-like 4.*

Suite (2/3).

Famille de gènes	**OPTs (YSLs)**			
Nom du gène	AtYLS6	TcYSL3	HvYSL2	ZmYS1
Numéro d'accession	Q6R3K6	DQ268829	AB490815	Q9AY27
Espèce	*Arabidopsis thaliana*	*Thlaspi caerulescens*	*Hordeum vulgare*	*Zea mays*
Spécificité du métal	Mn et Ni	Fe et Ni-NA	Fe-PS, Zn-PS, Ni-PS, Cu-PS, Mn-PS et Co-PS	NA-Cu, Ni, Mn, Cd et Fe(III)-PS
Répartition dans les organes	Tiges et racines	Tous les tissus	Racines	Racines
Organisation et localisation cellulaire			Cellules endodermiques	
Localisation subcellulaire	Membranes vacuolaires et autres membranes internes			
Fonction	Réponse au stress métalique	Cycle NA et complexes métal-NA	Transport de complexes métal-PS	Transport du complexe Ni(II)-NA
Référence	Conte et al. (2013)	Gendre et al. (2006)	Araki et al. (2011)	Schaaf et al. (2004)

Famille de gènes	**OPTs (YSLs)**	**CAX(CaCA)**	**ABCs**	
Nom du gène	BjYSL7	AiCAX1	ARG1	AtMRP3
Numéro d'accession	EU557021		PRJNA510168	U92650
Espèce	*Brassica juncea*	*Alyssum inflatum*	*Oryza sativa*	*Arabidopsis thaliana*
Spécificité du métal	Cd et Ni	Ca et Ni	Co et Ni	Cd, Ni, As, Co et Pb
Répartition dans les organes	Racines et tiges		Racines, plantules, feuilles, panicules, et graines	
Organisation et localisation cellulaire				
Localisation subcellulaire	Membranes plasmiques		Enveloppes des chloroplastes et membranes des thylacoïdes	
Fonction	Transport du Cd et du Ni des racines vers les tiges	Tolérance au Ni	Amélioration de l'homéostasie du Co et donc de la performance photosynthétique	Accumulation du Cd
Référence	Wang et al. (2013)	Ghasemi et al. (2018)	Li et al. (2020)	Tommasini et al. (1998); Zientara et al. (2009)

*Légende : **OPTs (YSLs)** = oligopeptide transporters (yellow stripe-like) ; **AtYSL6** = Arabidopsis thaliana yellow stripe1-like 6 ; **TcYSL3** = Thlaspi caerulescens yellow stripe1-like 3 ; **HvYSL2** = Hordeum vulgare L. yellow stripe1-like 2 ; **ZmYS1** = Zea mays L. yellow stripe1 ; **NA** = nicotianamine ; **PS** = phytosidérophore ; **CAX (CaCA)** = cation/-proton exchangers (Ca^{2+}/cation antiporters) ; **ABCs** = ATP-binding cassette transporters ; **BjYSL7** = Brassica juncea yellow stripe-like 7 ; **AiCAX1** = Alyssum inflatum cation/proton exchanger 1 ; **ARG1** = albino-revertible green 1 ; **AtMRP3** = Arabidopsis thaliana multidrug resistance-associated protein 3.*

Suite et fin (3/3).

Famille de gènes	**IREG/FPN**		
Nom du gène	PgIREG1	LhavIREG1	LhavIREG2
Numéro d'accession	HE825086.1		
Espèce	*Psychotria gabriellae*	*Leucocroton havanensis*	*Leucocroton havanensis*
Spécificité du métal	Ni	Ni	Ni
Répartition dans les organes	Tissus aériens	Racines et feuilles	Racines et feuilles
Organisation et localisation cellulaire			
Localisation subcellulaire	Tonoplastes	Membranes plasmiques	Vacuoles
Fonction	Tolérance au Ni	Séquestration du Ni dans les vacuoles	Transfert du Ni des racines aux feuilles
Référence	Merlot et al. (2014); García de la Torre et al. (2020)	González et al. (2024)	González et al. (2024)

*Légende : **IREG/FPN** = iron-regulated/ferroportin ; **PgIREG1** = Psychotria gabriellae iron-regulated 1 ; **LhavIREG1** = Leucocroton havanensis iron-regulated 1 ; **LhavIREG2** = Leucocroton havanensis iron-regulated 2.*

I.4.3 Voies de signalisation et de détoxification impliquées dans la réponse au stress métallique chez les plantes

Comme tout autre stress, le stress métallique induit chez la plante l'activation d'un réseau complexe de transduction du signal et de voies de détoxification. Ce réseau comprend notamment les voies de signalisation dépendantes du calcium, les protéines kinases activées par les mitogènes (MAPK, *mitogen-activated protein kinases*), les espèces réactives de l'oxygène (ERO), les polyamines et la signalisation hormonale ; ainsi que les voies de détoxification des ERO et du méthylglyoxal. Cette signalisation croisée permet une régulation fine et coordonnée des mécanismes de défense cellulaire face au stress métallique.

I.4.3.1 Voie de signalisation dépendante du Ca^{2+}

Les ions métalliques peuvent interagir avec les canaux calciques des cellules végétales, induisant un afflux de Ca^{2+} depuis le milieu extracellulaire ou la libération de Ca^{2+} à partir des compartiments intracellulaires tels que le réticulum endoplasmique ou les vacuoles (Kumar et Trivedi, 2016). Une élévation excessive de Ca^{2+} dans le cytosol peut perturber l'homéostasie cellulaire, entraînant un déséquilibre ionique, la production d'ERO, voire, dans les cas extrêmes, l'apoptose. Une fois libérés dans le cytosol, les ions Ca^{2+} sont perçus par plusieurs capteurs (Tuteja, 2009; Kumar et Trivedi, 2016), dont :

- La **calmoduline** (CaM), qui possède quatre sites de liaison au Ca^{2+}. En fonction de son niveau de saturation (partiel ou complet), la CaM adopte différentes conformations

capables d'interagir avec diverses protéines cibles, déclenchant ainsi des voies de signalisation impliquées dans l'expression de gènes de tolérance, la régulation du métabolisme (e.g., production d'antioxydants), ou encore le maintien de l'homéostasie ionique via la modulation de pompes, de transporteurs ou de canaux ioniques.

- →» Les **protéines apparentées à la calmoduline** (CML, *calmodulin-like proteins*), qui partagent une structure similaire avec la CaM, permettent une réponse plus fine et spécifique, adaptée au type de stress et au contexte cellulaire.
- →» Les **protéines de type calcineurine B** (CBL, *calcineurin B-like proteins*), qui interagissent avec les **kinases CIPK** (*CBL-interacting protein kinases*). Ce couple modulaire joue un rôle essentiel dans la régulation de l'homéostasie ionique, notamment en modulant l'activité de transporteurs de métaux ou de canaux ioniques.
- →» Les **protéines kinases dépendantes du calcium** (CDPKs, aussi appelées CPKs pour calcium-dependent protein kinases), qui possèdent à la fois un domaine de liaison au Ca^{2+} et une activité kinase. Elles traduisent directement les variations du signal calcique en réponses adaptatives, en activant l'expression de gènes impliqués dans la tolérance au stress métallique (e.g., enzymes antioxydantes ou ligands chélateurs).

I.4.3.2 Voie de signalisation des MAPK

La voie de signalisation des MAPK est composée de trois modules principaux qui s'activent successivement par phosphorylation en cascade, à commencer par la MAP kinase kinase kinase (MAP3K), suivie de la MAP kinase kinase (MAP2K), et enfin de la MAP kinase (MAPK) (Nakagami et al., 2005). Une fois activée, la MAPK peut phosphoryler diverses protéines cytosoliques, modulant leur activité, mais aussi des facteurs de transcription dans le noyau, influençant ainsi l'expression génique (Kumar et Trivedi, 2016). Dans le contexte d'un stress métallique, l'augmentation des complexes Ca^{2+}-calmoduline (CaM) peut agir comme messager secondaire et influencer directement ou indirectement certains composants de la cascade MAPK (Virdi et al., 2015). Cette interaction contribue à une régulation fine et intégrée des réponses cellulaires au stress métallique.

I.4.3.3 Voie de signalisation des ERO

Comme discuté en section I.1.3.2, le stress métallique peut induire une production d'ERO par la plante, pouvant en forte quantité, nuire à l'intégrité cellulaire et induire une apoptose. Cependant, certaines espèces réactives de l'oxygène, telles que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), peuvent jouer un rôle dans la signalisation (Hossain et al., 2012). En effet, le H_2O_2 est l'une des ERO capables de traverser la membrane plasmique, principalement par diffusion à travers des canaux de type aquaporine, jouant ainsi un rôle direct dans la signalisation

de cellule à cellule (Ghori et al., 2019). De plus, cette ERO agit comme un messager important en modulant plusieurs voies de signalisation cellulaire, telles que les voies MAPK, Ca^{2+}-calmoduline, des protéines G et des phospholipides (Opdenakker et al., 2012). Par exemple, le H_2O_2 peut activer la voie MAPK en oxydant les résidus cystéine des MAP3K, déclenchant ainsi une cascade de phosphorylation menant à l'activation finale des MAPK. Il peut également moduler l'activité de récepteurs membranaires couplés aux protéines G, affectés par l'oxydation de certains résidus sensibles, ce qui peut influencer leur capacité à transmettre des signaux. Le H_2O_2 peut aussi activer la voie de signalisation des phospholipides via l'activation de la phospholipase C (PLC), par oxydation directe ou via d'autres intermédiaires. L'activation de la PLC induit la production de seconds messagers, dont l'inositol-1,4,5-trisphosphate (IP_3), qui participe à la libération de Ca^{2+} à partir des stocks intracellulaires (Tuteja, 2009). Enfin, le H_2O_2 peut accroître la concentration cytosolique de Ca^{2+} en activant les canaux calciques (Virdi et al., 2015).

I.4.3.4 Régulation des ERO par les systèmes antioxydants

Plusieurs systèmes antioxydants opèrent dans la cellule pour assurer la neutralisation et la détoxification des espèces réactives de l'oxygène (ERO). Ces systèmes se divisent en deux catégories : les **systèmes enzymatiques** et **non enzymatiques** (Zandi et Schnug, 2022; Sytar et al., 2012). La première catégorie regroupe des enzymes clés telles que la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), l'ascorbate péroxydase (APX), la monodéhydroascorbate réductase (MDHAR), la déhydroascorbate réductase (DHAR), la glutathione réductase (GR), la glutathione péroxydase (GPX), la péroxydase (POD) et la glutathione-S-transférase (GST). À ces enzymes s'ajoutent également les peroxyrédoxines (Prx) et les thioredoxines (Trx), qui participent à la réduction des peroxydes et au maintien du potentiel redox cellulaire (Sevilla et al., 2015). La seconde catégorie rassemble plusieurs molécules antioxydantes telles que l'acide ascorbique (AA), le glutathion (GSH), la proline, l'α-tocophérol (vitamine E), les caroténoïdes, ainsi que certains composés phénoliques comme les flavonoïdes, anthocyanines, tanins, esters d'acide hydroxycinnamique et les lignines (Zandi et Schnug, 2022).

Ces systèmes, complémentaires et souvent interconnectés, assurent ainsi une protection efficace des structures cellulaires et participent au maintien de l'équilibre redox sous conditions de stress métallique.

I.4.3.5 Voie de signalisation des polyamines

Les polyamines sont des molécules polycationiques impliquées dans de nombreux processus physiologiques de régulation, tels que la division cellulaire, la floraison ou encore la réplication de l'ADN (Hasanuzzaman et al., 2019). Elles jouent également un rôle important

dans la régulation des stress abiotiques. Dans le cas du stress métallique, trois polyamines principales sont impliquées chez les plantes : la diamine putrescine (Put), la triamine spermidine (Spd) et la tétramine spermine (Spm) (Spormann et al., 2021). La Put, la Spd et la Spm dérivent de la décarboxylation de la L-arginine ou de l'ornithine, conduisant à la formation de Put. La Spd et la Spm sont ensuite synthétisées par l'ajout séquentiel de groupements aminopropyles : la Spd est produite à partir de la Put par l'action de la spermidine synthase, puis la Spm est formée à partir de la Spd par l'action de la spermine synthase (Wang et al., 2019). Ces molécules sont connues pour interagir avec les ions métalliques et les ERO (figure I.21) (Hasanuzzaman et al., 2019; Roy et al., 2024). En raison de leur charge positive, elles peuvent former des complexes avec des cations métalliques (Ni^{2+}, Co^{2+}, Fe^{2+}, Cu^{2+} et Zn^{2+}), mais aussi se lier aux sites anioniques des enzymes, récepteurs, membranes, phospholipides et acides nucléiques. La complexation avec les cations métalliques, en particulier le Fe^{2+}, permet de prévenir leur auto-oxydation via les réactions d'Haber-Weiss et de Fenton, limitant ainsi la production d'ERO et le stress oxydatif associé. Les interactions avec les sites anioniques cellulaires contribuent également à limiter la génération localisée d'ERO. Par ailleurs, les polyamines sont aussi capables de moduler l'expression génique de plusieurs enzymes et composés antioxydants, renforçant ainsi les défenses cellulaires contre le stress oxydatif et, dans certains cas, facilitant la chélation de certains ions métalliques via la formation de complexes avec les phytochelatines, par exemple (Hasanuzzaman et al., 2019; Spormann et al., 2021).

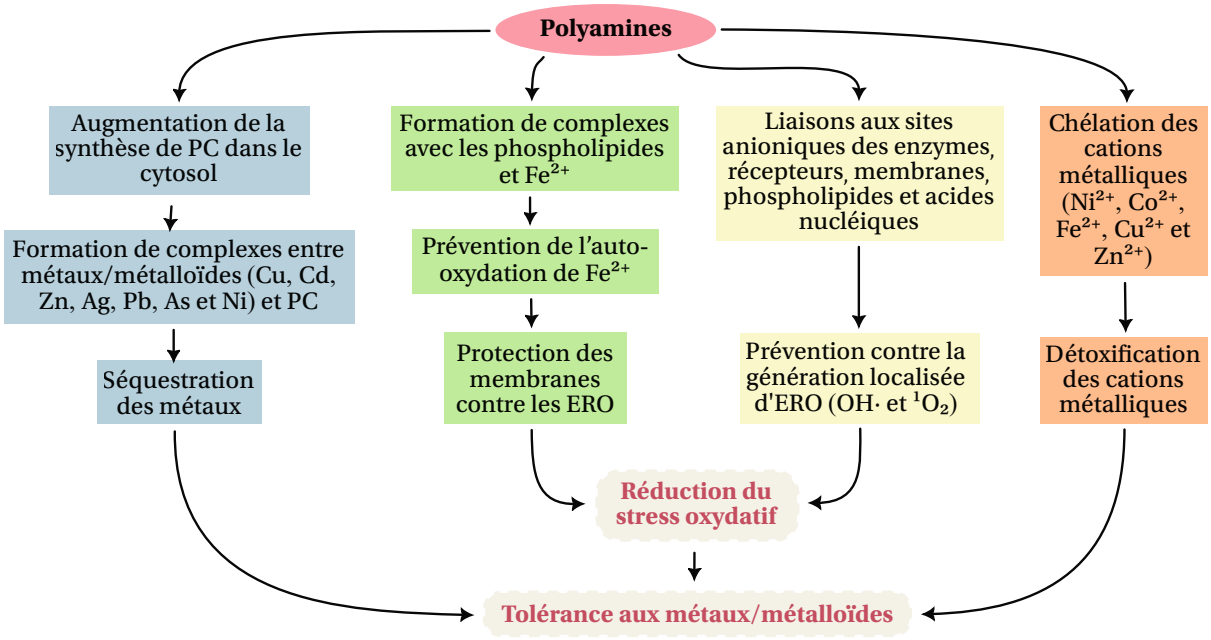


Figure I.21 – **Rôle des polyamines dans la tolérance au stress métallique chez les plantes.** Figure adaptée de Hasanuzzaman et al. (2019).

Légende : PC = phytochélatine ; ERO = espèce réactive de l'oxygène.

I.4.3.6 Voies de signalisation hormonale

Les hormones végétales jouent divers rôles chez les plantes, allant de la germination à la sénescence, tout en contribuant à la tolérance aux stress d'origine biotique et abiotique (Nadeem et al., 2016). Dans le contexte d'un stress métallique, elles participent notamment à la régulation des mécanismes de détoxification des espèces réactives de l'oxygène (ERO), du méthylglyoxal et du malondialdéhyde, ainsi qu'à la modulation de l'absorption, du transport et de l'accumulation des ions métalliques (Gangwar et al., 2014; Zheng et al., 2024). Ces effets passent en partie par l'activation de facteurs de transcription et l'induction de voies de signalisation spécifiques. Ci-après sont présentées les principales phytohormones impliquées dans la réponse des plantes au stress métallique :

- L'**acide abscissique** (ABA) est impliqué dans les réponses aux stress abiotiques, la dormance des graines et la fermeture des stomates (Choudhary et Kumari, 2021). En cas de stress métallique, cette phytohormone semble réguler la détoxification du méthylglyoxal (MG) et induire l'expression de gènes associés à la tolérance au stress (Zheng et al., 2024).
- L'**acide jasmonique** (JA), impliqué dans la floraison, la fructification, la croissance racinaire et les réponses de défense (Choudhary et Kumari, 2021), active le système antioxydant et la voie de la glyoxalase, favorisant ainsi la détoxification des ERO et du MG. Chez certaines espèces, son application exogène sous stress au Ni pourrait également favoriser la phytoextraction (Mir et al., 2018; Zheng et al., 2024).
- L'**acide salicylique** (AS), impliqué dans la défense contre les pathogènes, la régulation de la résistance systémique acquise (RSA) et la gestion des ERO (Choudhary et Kumari, 2021), stimule également l'activité antioxydante et glyoxalase en condition de stress métallique, améliorant ainsi la détoxification des ERO et du MG (Zheng et al., 2024). Chez le riz, l'application d'AS sous stress au Cd réduit l'accumulation du métal dans les pousses et sa translocation vers les grains (Wang et al., 2021).
- L'**éthylène** (ET), impliqué dans la maturation des fruits, la sénescence et les réponses aux stress, améliore la tolérance au stress métallique chez plusieurs plantes, notamment via l'activation des systèmes antioxydant et glyoxalase (Zheng et al., 2024). Chez la moutarde, l'application d'ET sous stress au Ni améliore la croissance, la photosynthèse, la concentration en nutriments, l'activité antioxydante, la voie de la glyoxalase et la production de proline (Khan et al., 2020), renforçant ainsi la tolérance globale au stress.
- Les **auxines**, notamment l'acide indole-3-acétique (AIA), sont impliquées dans l'élongation cellulaire, la dominance apicale, l'initiation racinaire et la différenciation (Choudhary et Kumari, 2021). En situation de stress métallique, l'application d'AIA peut améliorer la croissance, le métabolisme de l'azote et favoriser la phytoextraction (Gangwar et al., 2014).

- Les **cytokinines** (CK), associées à la division cellulaire, à la différenciation et à la dominance apicale (Choudhary et Kumari, 2021), contribuent à atténuer les effets du stress métallique en réduisant l'absorption des métaux, en stimulant le système antioxydant et en favorisant l'acquisition de nutriments tels que l'ammonium (Gangwar et al., 2014).
- Les **gibbérellines** (GA), impliquées dans la germination, l'allongement des tiges, l'expansion foliaire et la floraison (Choudhary et Kumari, 2021), ont montré un potentiel intéressant en stress métallique. Leur application exogène permettrait de limiter l'absorption des métaux, de réduire la peroxydation lipidique et d'améliorer l'assimilation de l'ammonium via la régulation du stress oxydatif et du système antioxydant (Gangwar et al., 2014). Elles pourraient également réduire la surproduction de MG (Zheng et al., 2024).
- Les **brassinostéroïdes** (BR), impliqués dans l'expansion cellulaire, la différenciation et la tolérance aux stress (Choudhary et Kumari, 2021), renforcent la tolérance au Cr chez le radis cultivé, notamment après application d'épibrassinolide (seul ou en coinoculation avec de la spermidine). Ce traitement améliore la croissance, stimule les activités antioxydantes (réduction du H_2O_2), augmente les teneurs en polyamines et en AIA, et diminue l'accumulation de malondialdéhyde et l'absorption de Cr (Choudhary et al., 2012).

I.4.3.7 Voie de détoxification du méthylglyoxal

Le méthylglyoxal (MG) est un coproduit de plusieurs voies métaboliques. Il possède des fonctions cétones réactives ainsi que des groupes aldéhydes, ce qui lui confère à la fois une bonne solubilité dans l'eau et dans les lipides (Zheng et al., 2024). Cette propriété lui permet de traverser les membranes cellulaires et d'accéder à divers compartiments intracellulaires. En conditions physiologiques normales, sa concentration intracellulaire est finement régulée. Toutefois, en situation de stress — notamment métallique — les niveaux de MG augmentent fortement. Cette accumulation est particulièrement délétère pour la plante, car le MG peut réagir spontanément de manière covalente avec certains groupements amines libres (e.g., arginine, lysine) présents dans les protéines, les acides nucléiques, les lipides ou d'autres macromolécules. Ces réactions, appelées glycation (dans le cas des sucres et amines) ou carbonylation (dans le cas des lipides et protéines), conduisent respectivement à la formation de produits terminaux de glycation avancée (AGE, *advanced glycation end-products*) et de produits terminaux de lipoperoxydation avancée (ALE, *advanced lipoxidation end-products*) (Li, 2022). L'accumulation de ces sous-produits stables perturbe les fonctions cellulaires et induit un stress oxydatif. Outre ses effets cytotoxiques, le méthylglyoxal intervient dans la régulation de plusieurs voies de signalisation liées à l'adaptation des plantes au stress

métallique. En effet, l'élévation de sa concentration intracellulaire déclenche différentes cascades de signalisation, que l'on peut regrouper en deux grands types de mécanismes (figure I.22) (Zheng et al., 2024) :

- ⇝ Une **modulation des voies de transduction du signal**, impliquant la régulation de l'expression génique, la traduction des protéines et l'ajustement de certaines voies métaboliques.
- ⇝ Une **modification de processus physiologiques et biochimiques**, incluant l'induction des systèmes glyoxalase et antioxydant, l'accumulation d'ERO, l'inhibition de l'activité des canaux potassiques, ainsi que l'interaction avec d'autres voies de signalisation (e.g., phytohormones).

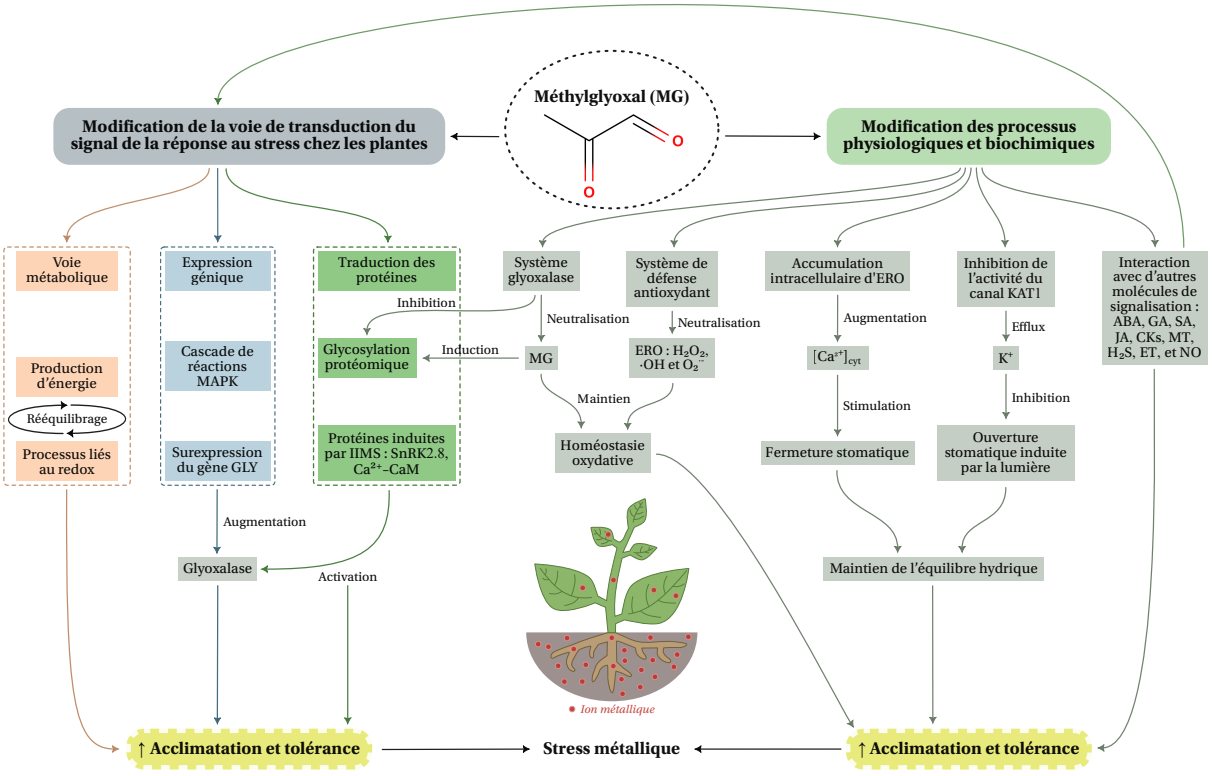


Figure I.22 – **Schéma du rôle du méthylglyoxal et de la glyoxalase dans la résistance des plantes au stress métallique.** Figure adaptée de Zheng et al. (2024).

La détoxification du méthylglyoxal (MG) repose principalement sur le système glyoxalase, qui comprend deux voies distinctes (Zheng et al., 2024) : une voie dépendante du glutathion (GSH) et une voie indépendante. Dans la première, le MG réagit spontanément avec le GSH pour former un hémithioacétal (HTA). Le GSH joue ici un double rôle : il agit d'abord comme cofacteur facilitant la formation du HTA, puis comme substrat indispensable à l'étape suivante. Cette seconde étape mobilise les enzymes glyoxalase I (GLYI) et glyoxalase II (GLYII), dont l'activité dépend de la fixation préalable d'ions métalliques divalents (e.g., Zn^{2+}, Ni^{2+},

Mn^{2+}) sur leurs sites catalytiques. Une fois activée, GLYI catalyse l'isomérisation du HTA en S-lactoylglutathion (SLG), puis GLYII hydrolyse ce dernier en D-lactate, régénérant ainsi le GSH, qui peut être recyclé dans le système. Le D-lactate est ensuite transformé en pyruvate par la D-lactate déshydrogénase, permettant son entrée dans le cycle de Krebs et sa contribution à la production d'énergie. La seconde voie, indépendante du GSH, est mobilisée lorsque les concentrations en GSH deviennent insuffisantes et que le MG s'accumule (Ghosh et al., 2016). Dans ce contexte, l'enzyme glyoxalase III (GLYIII) convertit directement le MG en D-lactate, sans intermédiaire. La régulation des concentrations intracellulaires de MG repose donc sur l'équilibre dynamique entre ces deux voies. Cependant, d'autres mécanismes alternatifs peuvent également intervenir (Zheng et al., 2024), notamment : (i) la réduction du MG en acétole ou en lactaldéhyde par des aldo-kéto réductases (AKR) et des aldose/aldéhyde réductases (ALR), et (ii) sa dégradation directe en pyruvate par l'action de l'aldéhyde déshydrogénase (ALDH).

I.4.3.8 Signalisation croisée et réponse adaptative

Les différentes voies de signalisation et de détoxification énoncées sont toutes impliquées dans la réponse au stress métallique. Néanmoins, en fonction de la concentration et de la spéciation du ou des métaux en excès, ainsi que de la génétique de la plante, certaines voies peuvent être plus ou moins favorisées. En effet, le Ca^{2+}, le H_2O_2, le MG, certaines hormones, mais aussi d'autres molécules pléiotropes (multi-fonctions) telles que l'oxyde nitrique, le sulfure d'hydrogène, la mélatonine et la proline jouent le rôle de molécules de signalisation. Ces composés sont impliqués dans plusieurs voies métaboliques :

- L'**oxyde nitrique** (NO) est une molécule gazeuse issue de plusieurs voies métaboliques : la voie réductrice (e.g., nitrate oxyde réductase), la voie oxydative (e.g., polyamines), et la voie non enzymatique (e.g., cycle de nitrification-dénitrification) (Shivaraj et al., 2019). Elle présente de nombreuses fonctions physiologiques, notamment dans la germination, le développement racinaire, la maturation, la sénescence, l'induction de l'émission d'éthylène, la fermeture des stomates, et l'expression de gènes liés à la défense et à l'apoptose (del Río et al., 2004). En cas de stress métallique, le NO favorise la détoxification des ERO et du MG, stimule la production de proline, module la peroxydation des lipides, et protège les cellules contre l'oxydation en stimulant la synthèse de GSH (Hossain et al., 2012; Zheng et al., 2024). Enfin, il peut chélater les métaux dans les cellules et le xylème (Ghori et al., 2019).
- Le **sulfure d'hydrogène** (H_2S) est une molécule gazeuse issue principalement de l'activité enzymatique des désulfhydrases à partir de la cystéine (Luo et al., 2020). Elle participe à la régulation des canaux ioniques et est impliquée dans divers processus cellulaires tels que la photosynthèse, le mouvement des stomates, la croissance, le dé-

veloppement, la germination, et la réduction de nombreux stress abiotiques (Luo et al., 2020). En cas de stress métallique, cette molécule peut favoriser la production d'antioxydants et l'activité de la glyoxalase, réduisant ainsi les teneurs en ERO et MG (Zheng et al., 2024). Le H_2S influence également la détoxification des métaux en agissant sur certains transporteurs métalliques et en favorisant la production de phytochélatines et de métallothionéines, ce qui peut réduire ou augmenter l'accumulation des métaux dans les plantes, tout en atténuant leurs effets délétères (selon le métal et le végétal considéré) (Luo et al., 2020).

- La **mélatonine** est une molécule organique dérivée du tryptophane, impliquée dans la régulation de la croissance, la germination, le développement racinaire, ainsi que dans la tolérance aux stress d'origine biotique et abiotique (Zhang et al., 2021b). Dans le cadre du stress métallique, cette molécule agit comme un puissant antioxydant, montre des effets positifs sous stress (V, Cr, Cu ou B) chez plusieurs espèces, et réduit les taux de méthylglyoxal en stimulant l'activité des enzymes GLYI et GLYII (Zheng et al., 2024; Dong, 2025). Son application chez plusieurs plantes soumises à un stress métallique diminue également la translocation des métaux des racines vers les tiges chez la pastèque, l'avoine et la tomate (Dong, 2025).
- La **proline** est un acide aminé agissant comme un osmolyte compatible, c'est-à-dire qu'elle ne perturbe pas le fonctionnement cellulaire, même à forte concentration. Sa biosynthèse chez les plantes résulte des voies du glutamate ou de l'ornithine (Ghosh et al., 2021). Cet osmolyte est principalement impliqué dans la réponse au stress abiotique, mais aussi dans la floraison, le développement de la plante et la stabilité cellulaire (e.g., molécule chaperonne) (Kaur et Asthir, 2015; Ghosh et al., 2021). En cas de stress métallique, elle peut être impliquée à la fois dans la chélation des métaux, la détoxification des ERO, et la signalisation.

Certaines de ces molécules signalétiques peuvent agir de concert ou se neutraliser, favorisant ainsi l'activation d'une ou plusieurs voies de détoxification des métaux, des ERO et du MG (Kumar et Trivedi, 2016; Ghori et al., 2019; Shivaraj et al., 2019; Hossain et al., 2012; Zheng et al., 2024). Cette orchestration fine dépend de la quantité et de la spéciation des métaux, ainsi que de la génétique de la plante. L'objectif final étant d'activer des facteurs de transcription capables de moduler la réponse de la plante au stress métallique (figure I.23).

Plusieurs facteurs de transcription ont été associés à la réponse au stress métallique, notamment le *metal-responsive transcription factor 1* (MTF-1), ainsi que les familles suivantes : WRKY, *basic leucine zipper* (bZIP), *ethylene-responsive factor* (ERF), et *myeloblastosis protein* (MYB) (Hossain et al., 2012).

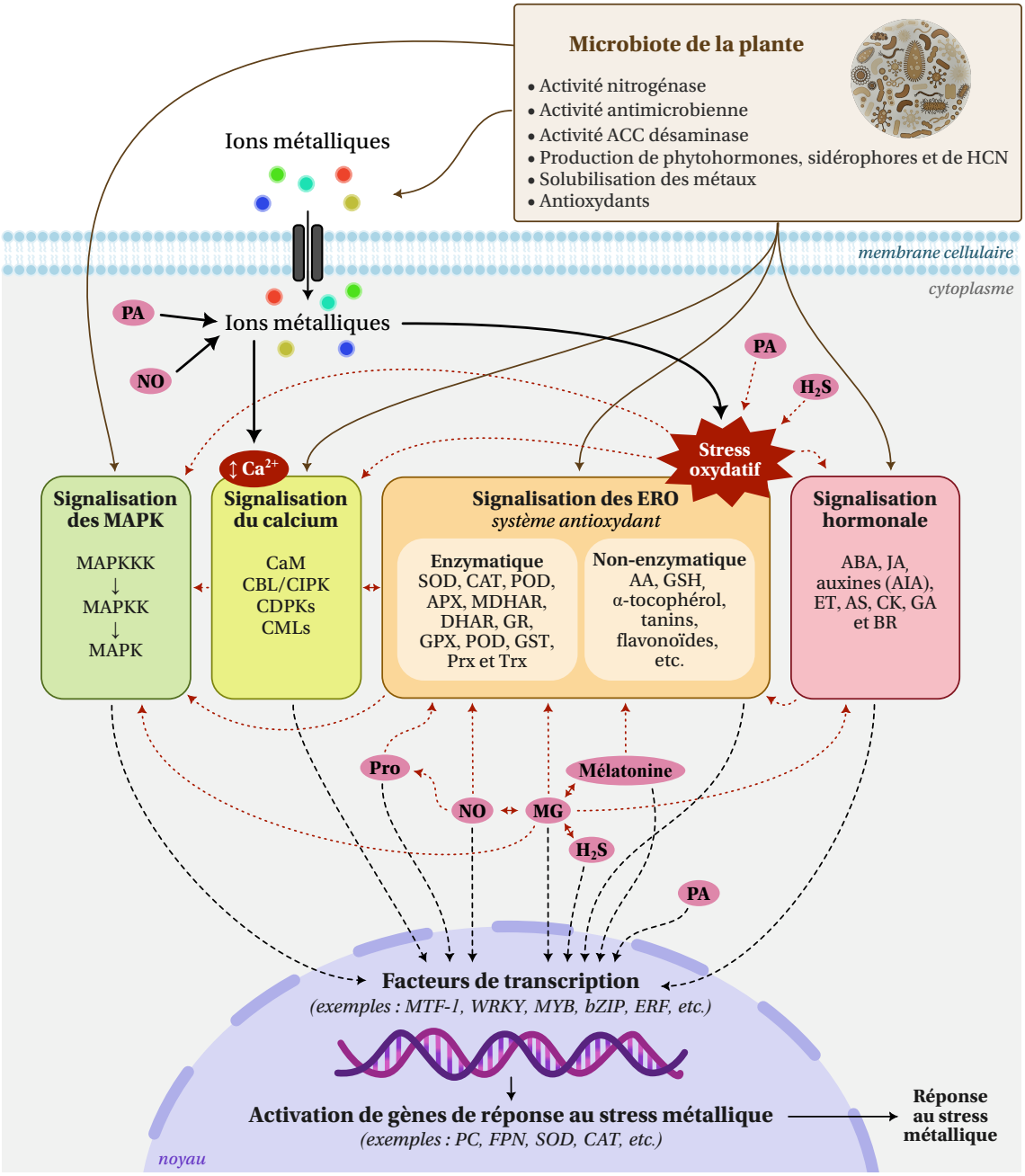


Figure I.23 – **Schéma illustrant les voies de signalisation activées par le stress métallique chez les plantes et les interconnexions entre les réseaux d'interactions plante-microorganismes-métaux.** Figure inspirée de Iqbal et al. (2024).

*Légende : **ACC** = 1-aminocyclopropane-1-carboxylate ; **HCN** = acide cyanhydrique ; **MAPK** = mitogen-activated protein kinase ; **MAPKK** = mitogen-activated protein kinase kinase ; **MAPKKK** = mitogen-activated protein kinase kinase kinase ; **CaM** = calmoduline ; **CBL** = protéines de type calcineurin B-like ; **CIPK** = kinases interagissant avec les protéines CBL ; **CDPKs** = kinases à dépendance calcique ; **CMLs** = protéines de type calmoduline ; **ERO** = espèces réactives de l'oxygène ; **SOD** = superoxyde dismutase ; **CAT** = catalase ; **POD** = peroxydase ; **APX** = ascorbate peroxydase ; **MDHAR** = monodéhydroascorbate réductase ; **DHAR** = déhydroascorbate réductase ; **GR** = glutathione réductase ; **GPX** = glutathione peroxydase ; **GST** = glutathione-S-transférase ; **AA** = acide ascorbique ; **GSH** = glutathion ; **ABA** = acide abscissique ; **JA** = acide jasmonique ; **AIA** = acide indole-3-acétique ; **ET** = éthylène ; **AS** = acide salicylique ; **CK** = cytokinines ; **GA** = gibberellines ; **BR** = brassinostéroïdes ; **PA** = polyamines ; **NO** = oxyde nitrique ; **H_2S** = sulfure d'hydrogène ; **Pro** = proline ; **MG** = méthylglyoxal ; **MTF-1** = metal-responsive transcription factor 1 ; **MYB** = protéine de type myeloblastosis ; **bZIP** = basic leucine zipper ; **ERF** = ethylene-responsive factor ; **PC** = phytochélatine ; **FPN** = ferroportine 1.*

I.4.4 Modifications post-traductionnelles impliquées dans la réponse au stress métallique

Les modifications post-traductionnelles (MPT) correspondent à des modifications (bio)chimiques survenant après la synthèse des protéines (Srivastava et al., 2025). Elles influencent leur conformation, leur stabilité, leur localisation cellulaire ainsi que leurs interactions avec d'autres composés, contribuant ainsi à élargir la diversité fonctionnelle du protéome[11] végétal. Ces modifications jouent un rôle central dans la régulation de nombreux processus physiologiques, notamment en réponse aux stress abiotiques. Ci-après, une présentation des MPT impliquées dans le stress métallique chez les plantes (Srivastava et al., 2025) :

- La **phosphorylation** désigne l'ajout d'un groupe phosphate à un composé organique. Ce processus chimique est notamment impliqué dans la voie des MAPK, l'activation de facteurs de transcription (e.g., bZIP et WRKY) et la modulation de transporteurs de métaux (e.g., ABC et NRAMP). Il semblerait aussi que la phosphorylation pourrait être impliquée dans la mémoire au stress. En effet, certaines phosphorylations peuvent provoquer des changements durables dans l'expression des gènes, l'activité des enzymes ou l'organisation cellulaire. Cette mémoire du stress permet à la plante de réagir plus efficacement lors d'expositions répétées au stress métallique.
- L'**ubiquitination** désigne l'ajout d'une ou plusieurs protéine(s) ubiquitine(s)[12] sur un/des résidu(s) lysine d'une protéine cible. Ce processus induit notamment la dégradation de la protéine cible médiée par le protéosome et peut donc jouer sur la dégradation des protéines endommagées lors du stress métallique. Ce processus peut aussi moduler certains facteurs de transcription, enzymes ou transporteurs impliqués (e.g., NRAMP et ZIP) dans la détoxification et le maintien de l'homéostasie des métaux.
- La **glycosylation** désigne la fixation de glycanes (molécules de glucides) à une molécule — notamment des protéines — dans l'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique. En cas de stress métallique, ce processus favorise le maintien de l'homéostasie cellulaire en permettant le repliement correct des protéines de signalisation (par exemple), leur stabilité, et la maturation d'enzymes clés.
- L'**acétylation** désigne l'ajout d'un groupe acétyle sur des résidus lysine de protéines histones ou non-histones. Chez les histones, il s'agit d'une modification épigénétique qui permet de décondenser la structure chromatinienne, facilitant ainsi l'accès à l'ADN

11. Désigne l'ensemble des protéines exprimées par une cellule, un tissu ou un organisme à un moment donné, en fonction des conditions physiologiques ou environnementales données (Kosová et al., 2018). Il inclut non seulement la quantité des protéines, mais aussi leurs isoformes, modifications post-traductionnelles, interactions et localisations.

12. Petite protéine régulatrice.

et la régulation de la transcription. Sur les protéines non-histones, l'acétylation module leur fonction, contribuant à la régulation du métabolisme et des réponses au stress métallique.

- La **méthylation** correspond à l'ajout d'un groupe méthyle à une molécule d'ADN, à une protéine ou à une autre molécule. Cette modification altère le comportement ou la fonction des molécules ou protéines concernées. Dans le cas de l'ADN, la méthylation est une modification épigénétique qui, en situation de stress métallique, contribue à réguler l'expression des gènes de résistance, mais aussi à réprimer les éléments transposables. Elle participe ainsi à la stabilité du génome, en ciblant principalement les résidus cytosine de l'ADN ainsi que les histones.
- La **lipidation** désigne une modification post-traductionnelle dans laquelle des fractions lipidiques sont ajoutées de manière covalente à des protéines. La **palmitoylation** correspond plus particulièrement à l'ajout covalent d'un acide palmitique ; le processus réversible correspondant est la **dépalmitoylation** (Resh, 2006). La palmitoylation permet l'ancrage des protéines dans les membranes, tandis que la dépalmitoylation assure leur redistribution. En situation de stress métallique, les cycles dynamiques de palmitoylation et de dépalmitoylation régulent le trafic et l'ancrage membranaire des transporteurs (ABC et ZIP), optimisant ainsi leur rôle dans la séquestration des métaux.
- La **neddylation** désigne la conjugaison de la protéine NEDD8 (*Neural precursor cell Expressed, Developmentally Down-regulated protein 8*) à une protéine cible. Ce processus participe à la dégradation des protéines endommagées ou mal repliées. En condition de stress métallique, la neddylation favorise la dégradation par le protéasome des protéines anormalement repliées dont l'accumulation est induite par le stress oxydatif. Cette régulation contribue ainsi au maintien de l'homéostasie cellulaire.

Ainsi, les modifications post-traductionnelles permettent d'ajuster rapidement l'activité, la localisation ou la stabilité de nombreuses protéines impliquées dans la réponse au stress métallique, ainsi que l'expression génique. Ces régulations fines contribuent à mettre en place une réponse cellulaire et physiologique à la fois efficace et dynamique face aux fluctuations des contraintes environnementales. Ces réponses incluent notamment la séquestration des métaux dans les vacuoles ou les parois cellulaires, la modulation des exsudats racinaires ou encore l'ajustement des flux de transpiration, selon l'espèce et le type de métal impliqué. Lorsque le stress atteint un certain seuil ou se prolonge dans le temps, la plante met également en œuvre des adaptations à des échelles d'organisation supérieures. Ces modifications, de nature morpho-anatomique, visent à limiter l'absorption des métaux, à contrôler leur distribution et à préserver l'intégrité des tissus, constituant ainsi une réponse complémentaire et durable. Parmi ces adaptations figurent notamment des variations de l'épaisseur de

la paroi cellulaire, du diamètre des racines et des tiges, ainsi que du nombre de stomates (Li et al., 2023a).

L'ensemble de ces ajustements physiologiques et morpho-anatomiques implique toutefois des compromis vis-à-vis de la productivité et de la santé globale de la plante. Enfin, les plantes disposent d'un dernier levier d'adaptation via les interactions biotiques (Ansari et al., 2023). Le stress métallique tend à façonner la composition des communautés microbiennes rhizosphériques et endophytiques, et la plante module en partie ces associations grâce à ses exsudats et à l'environnement qu'elle crée dans la rhizosphère (Schlegel et al., 1991; Trivedi et al., 2020). Ces interactions peuvent améliorer la *fitness*[13] des plantes en atténuant les effets du stress métallique et en stimulant leur croissance (Trivedi et al., 2020).

I.5 Rôle du microbiome dans l'adaptation au stress métallique

I.5.1 Concepts et définitions

La section précédente a permis de présenter les différents mécanismes propres à la plante lui permettant de faire face au stress métallique. Cependant, pour appréhender pleinement la réponse de la plante à son environnement, il est nécessaire de réfléchir aux adaptations mises en place non seulement à l'échelle de l'**holobionte** mais aussi à une échelle plus large, celle du **phytobiome**. L'holobionte désigne une unité biologique intégrée comprenant l'organisme hôte et l'ensemble des microorganismes qui lui sont étroitement associés, coévoluant ensemble (Youle et al., 2013). Le phytobiome désigne quant à lui un concept écosystémique englobant la plante, son microbiote ainsi que l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques de son environnement (Leach et al., 2017). L'étude du microbiome des plantes soumises à un stress métallique a connu un essor important ces dernières décennies. Le **microbiome** désigne le **microbiote** — c'est-à-dire l'ensemble des microorganismes (bactéries, archées, eucaryotes et virus) — ainsi que leurs génomes, leurs produits métaboliques, l'environnement biotique et abiotique qui les entoure, et les interactions qui s'y déroulent (figure I.24) (Marchesi et Ravel, 2015). Pour mieux comprendre la composition, les fonctions et les interactions au sein du microbiome, différentes approches méthodologiques ont été développées, reposant soit sur la culture des microorganismes, soit sur des techniques moléculaires — dites "omiques" (tableau I.6) — indépendantes de la culture (Visioli et al., 2015). La première consiste à isoler les microorganismes associés aux plantes en les cultivant sur des milieux spécifiques. Cette approche permet de caractériser de manière approfondie les souches

13. Désigne la capacité d'un organisme vivant à survivre et se reproduire dans un environnement donné (Orr, 2009).

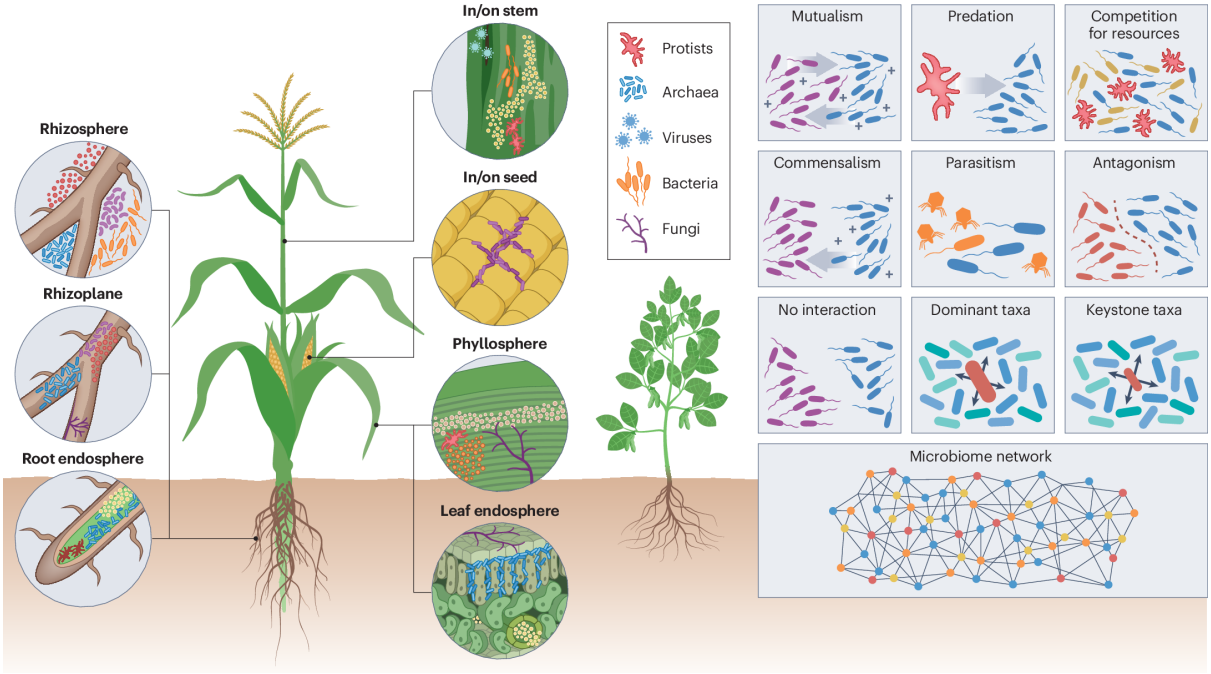


Figure I.24 – **Les interactions microbiennes au sein du microbiome des plantes.** Figure extraite de Compant et al. (2024).

isolées, d'explorer leurs mécanismes de résistance aux métaux et de découvrir de nouvelles espèces jusque-là inconnues. Elle offre également la possibilité d'évaluer leur potentiel à favoriser la croissance des plantes et à renforcer leur tolérance au stress métallique, ainsi que d'étudier les interactions plantes-microorganismes dans des conditions expérimentales contrôlées. Cependant, elle présente une limite majeure : tout les microorganismes n'étant pas cultivables, elle ne permet d'accéder qu'à une fraction très limitée (quelques pourcents au maximum) de la diversité microbienne totale. La seconde approche, fondée sur l'extraction et l'analyse directe des protéines, lipides et/ou acides nucléiques totaux, à partir d'échantillons environnementaux, permet de contourner cette limitation et d'obtenir un aperçu beaucoup plus complet de la diversité microbienne réelle et de ses fonctions potentielles. Ces deux approches, complémentaires, peuvent être renforcées par l'utilisation de techniques omiques[14] (tableau I.6), appliquées à différentes échelles :

- L'**individu**, qu'il s'agisse de la plante hôte ou d'un microorganisme associé : permet d'analyser les réponses propres à chaque unité de l'holobionte. Chez l'hôte, cela peut inclure l'étude de la réponse transcriptomique ou métabolomique de la plante face au stress métallique. Chez un microorganisme isolé, cela peut concerner la caractérisation des gènes ou des voies métaboliques impliqués dans la tolérance aux métaux ou dans l'interaction avec la plante.

14. Désigne des disciplines visant à caractériser et/ou quantifier, de manière exhaustive, l'ensemble des molécules, gènes, produits ou organismes constituant un système biologique, afin d'en comprendre l'organisation, les fonctions et les interactions.

Tableau I.6 – **Présentation des différentes techniques omiques.** Définitions basées sur les publications de Marchesi et Ravel (2015), Tebani et Bekri (2022) et Salt et al. (2008).

Technique omique	Échelles d'étude	Cible	Objectifs	Disciplines associées
Génomique	Cellule, tissu, organe et organisme	ADN	Caractériser le génome d'un organisme	
Métagénomique	Échantillon environnemental	ADN	Caractériser l'ensemble des génomes présents ou des espèces identifiables dans un échantillon environnemental	• Séquençage *shotgun* : stratégie de séquençage aléatoire de l'ensemble de l'ADN extrait • Séquençage amplicon : stratégie de séquençage ciblant une région génique, permettant d'étudier des communautés spécifiques (synonymes : métabarcocade et métagénomique ciblée)
Épigénomique	Cellule, tissu, organe et organisme	Modifications de l'ADN (méthylation et modification des histones)	Caractériser les modifications épigénétiques associées à la régulation de l'expression génique	
Transcriptomique	Cellule, tissu, organe et organisme	ARN messager	Caractériser l'ensemble des ARN messagers exprimés à un moment donné	
Métatranscriptomique	Échantillon environnemental	ARN	Caractériser l'ensemble des ARN exprimés par l'ensemble des organismes d'une communauté à un moment donné	
Protéomique	Cellule, tissu, organe et organisme	Protéines	Caractériser la structure, la fonction, la composition et les interactions des protéines exprimé à un moment donné	
Métaprotéomique	Échantillon environnemental	Protéines	Caractériser la structure, la fonction, la composition et les interactions des protéines exprimées par l'ensemble des organismes d'une communauté à un moment donné	
Métabolomique	Cellule, tissu, organe, organisme et échantillon environnemental	Métabolites	Caractériser l'ensemble des petites molécules produites ou transformées par un organisme ou l'ensemble des organismes d'une communauté à un moment donné	• Lipidomique : étude spécifique de l'ensemble des molécules lipidiques • Exométabolomique : étude des métabolites excrétés dans le milieu extracellulaire par l'organisme étudié
Ionomique	Cellule, tissu, organe, organisme et échantillon environnemental	Ions	Caractériser le profil ionique et la disponibilité des éléments	
Phénomique	Organisme	Caractéristiques physiques, biochimiques et comportementales mesurables résultant de l'interaction entre le génome et l'environnement	Caractériser l'expression physique et fonctionnelle dans un contexte et à un moment donné	

- →» Les **communautés microbiennes associées** : permet de caractériser leur composition, leur diversité, leurs fonctions potentielles et leur dynamique spatio-temporelle.
- →» L'**holobionte dans son ensemble** : offre une vision intégrée des interactions et des réponses conjointes de la plante et de l'ensemble de son microbiome.

L'étude combinée de différentes techniques omiques, une approche qualifiée d'***holo-omics***, permet une analyse fine et intégrée du rôle des interactions plante-microorganismes dans la réponse au stress métallique (Xu et al., 2021).

I.5.2 Les associations plantes-microorganismes

I.5.2.1 Ecosystèmes microbiens associés aux plantes

Les plantes offrent des habitats privilégiés pour de nombreux microorganismes fongiques et bactériens. On distingue plusieurs écosystèmes microbiens associés à la plante (Vandenkoornhuyse et al., 2015; Arunkumar et al., 2019) :

- →» La **spermosphère**, qui correspond à l'environnement immédiat des graines en cours de germination, incluant leur surface et le sol environnant.
- →» La **rhizosphère**, qui désigne le sol au contact des racines et qui est directement influencé par les exsudats racinaires.
- →» Le **rhizoplan**, qui désigne la zone à la surface des racines.
- →» La **phyllosphère**, qui se réfère à la totalité de la surface des parties aériennes de la plante. Ce qui comporte les tiges (**caulosphère**), les fruits (**carposphère**), les fleurs (**anthosphère**) et les feuilles (**phylloplan**).
- →» L'**endosphère**, qui correspond aux tissus internes de la plante.

I.5.2.2 Composition du microbiote bactérien et fongique

Les écosystèmes microbiens associés aux plantes abritent une mosaïque d'espèces bactériennes et fongiques aux rôles contrastés, influençant à la fois la croissance et la *fitness* de la plante. La composition taxonomique et fonctionnelle de ce microbiote est modulée par des pressions biotiques et abiotiques, ainsi que par l'état de santé et la génétique de la plante hôte (Shakir et al., 2021; Tiwari et al., 2025). Plusieurs études ont montré que ces facteurs environnementaux peuvent favoriser ou défavoriser certains *phyla* (embranchements) microbiens, façonnant ainsi une dynamique propre à chaque niche (Trivedi et al., 2020).

Au sein de ces écosystèmes microbiens, on distingue trois grands modes trophiques — bien que certains microorganismes puissent combiner plusieurs stratégies (Stengel et al., 2022) :

- ⇝ Les **saprotrophes**, principalement associés au sol, dégradent la matière organique morte et jouent un rôle clé dans le recyclage des nutriments.
- ⇝ Les **symbiotrophes**, incluant les endo-, ectendo- et ectomycorhizes (associations symbiotiques entre champignons et racines) et les endophytes obligatoires, établissent des relations bénéfiques avec la plante hôte.
- ⇝ Les **pathotrophes**, qui se développent aux dépens de l'hôte et peuvent provoquer des maladies et la mort de la plante.

Ces microorganismes adoptent des stratégies écologiques variées : certains sont **ubiquistes**, c'est-à-dire capables de coloniser le sol, la surface et l'intérieur des plantes ; d'autres sont **spécialisés** dans une niche donnée, comme par exemple les bactéries fixatrices d'azote symbiotiques (*Rhizobium* sp., *Bradyrhizobium* sp. et *Frankia* sp.) ou les mycorhizes (figure I.25) (Card et al., 2016; Trivedi et al., 2020). Leur impact sur la plante peut être bénéfique (e.g., promotion de la croissance), neutre en apparence, associé à une réduction des stress abiotiques ou biotiques (effet tampon), ou pathogène.

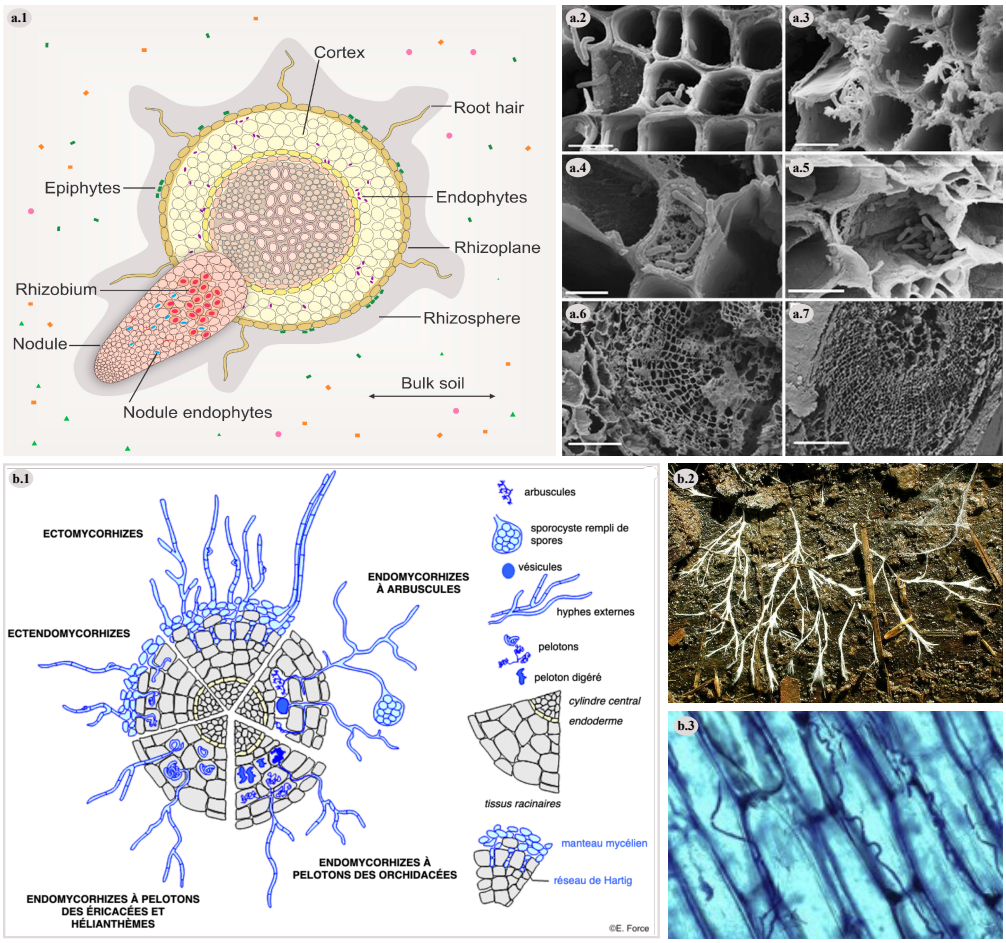


Figure I.25 – **Diversité des microorganismes bactériens (a) et fongiques (b) associés aux plantes.** Figures extraites de Clúa et al. (2018) (a.1), Ferreira Filho et al. (2011) (a.2–7) et Nisa et al. (2015) (b.3).

*(**a.1**) Schéma du microbiote bactérien racinaire, incluant les bactéries épiphytes et endophytes, ainsi que les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote responsables de la formation de nodules racinaires. (**a.2–7**) Endophytes bactériens observés au microscope électronique à balayage dans les vaisseaux du xylème de Catharanthus roseus, aux échelles 10 µm (**a.2–5**), 20 µm (**a.6**) et 200 µm (**a.7**). (**b.1**) Schéma illustrant les différents types d'associations mycorhiziennes, crédit : E. Force. Elles comprennent : les ectomycorhizes, correspondant à des champignons se développant autour de la racine et formant un manchon mycélien, à partir duquel se développent des hyphes s'insérant entre les cellules corticales de la racine pour constituer le réseau de Hartig; les ectendomycorhizes, qui forment également un manchon mycélien et présentent un développement d'hyphes à la fois inter- et intracellulaires; et les endomycorhizes, qui ne forment pas de manchon mycélien et dont les hyphes pénètrent directement dans les cellules corticales (Duponnois et al., 2013). (**b.2**) Hyphes mycéliens du sol, crédit : TheAlphaWolf, sous licence CC BY-SA 3.0, via Wikimedia Commons (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hyphae.JPG). (**b.3**) Endophyte fongique.*

Enfin, le microbiote comprend des communautés clés d'espèces interconnectées (Banerjee et al., 2018), agissant en synergie pour favoriser certaines symbioses (e.g., *mycorrhiza helper bacteria*) et/ou la fitness de la plante (Frey-Klett et al., 2007; Cecchi et al., 2021). Ces rôles variés illustrent la complexité des interactions plante-microorganismes.

I.5.2.3 Archétypes d'interactions plante-microorganismes

Diverses interactions plante-microorganismes sont observables au sein du phytobiome. Ces interactions peuvent être caractérisées, selon les espèces impliquées et le contexte environnemental, comme allant de bénéfiques à antagonistes, et se distinguent par leur stabilité (adaptation) ou leur variabilité (acclimatation) dans le temps et l'espace. En fonction de ces différents critères, cinq archétypes d'interaction fonctionnelles peuvent être observés (Stengel et al., 2022) :

- L'**archétype I — Acclimatation exploitative** : interaction de type antagoniste, variable dans le temps et l'espace.
- L'**archétype II — Acclimatation complémentaire** : interaction de type mutualiste, variable dans le temps et l'espace.
- L'**archétype III — Adaptation réciproque** : interaction de type mutualiste, stable dans le temps et l'espace.
- L'**archétype IV — Adaptation compétitive** : interaction de type antagoniste, stable dans le temps et l'espace.
- L'**archétype V — Commensal** : interaction de type neutre, inconnue ou peu caractérisée.

I.5.2.4 Modes de transmission et établissement du microbiome des plantes

La mise en place du microbiome résulte de deux modes de transmission, dits vertical et horizontal (Zeng et al., 2023). La transmission verticale correspond à un passage des microorganismes d'une génération de plantes à l'autre via les graines (Vannier et al., 2018; Abdelfattah et al., 2021). Les microorganismes sont ainsi transmis à l'intérieur de la graine lors de sa formation, puis peuvent ou non coloniser les nouveaux organes formés par la plante

et se disperser progressivement dans les différents organes au cours de son développement. La transmission horizontale, quant à elle, désigne une colonisation provenant de l'environnement externe de la plante (Frank et al., 2017). Cela inclut les microorganismes présents dans le sol, l'eau, l'air, ainsi que ceux issus des microbiotes d'animaux et d'insectes entrant en contact avec la plante. La transmission horizontale peut être opportuniste et se produire de manière passive, par exemple via l'entrée de microorganismes par les hydathodes, les stomates, les lenticelles ou des blessures (Wippel, 2023). Elle peut également être facilitée par des vecteurs biologiques, tels que des insectes ou d'autres microorganismes, ou survenir lors de la formation de nouveaux organes, comme les racines latérales, qui créent des points d'entrée temporaires. Par ailleurs, la colonisation peut aussi résulter d'un recrutement actif opéré par la plante. En effet, via la sécrétion d'exsudats racinaires, la plante est capable de moduler son microbiome (figure I.26) (Turner et al., 2013). Les exsudats (e.g., composés phénoliques) et signaux hormonaux (e.g., signalisation du jasmonate) émis par le système racinaire permettent d'attirer (chimiotaxie) et de sélectionner des espèces microbiennes spécifiques, souvent bénéfiques pour la croissance ou la défense de la plante, contribuant ainsi à la structuration de communautés microbiennes adaptées aux besoins physiologiques de la plante et à son environnement.

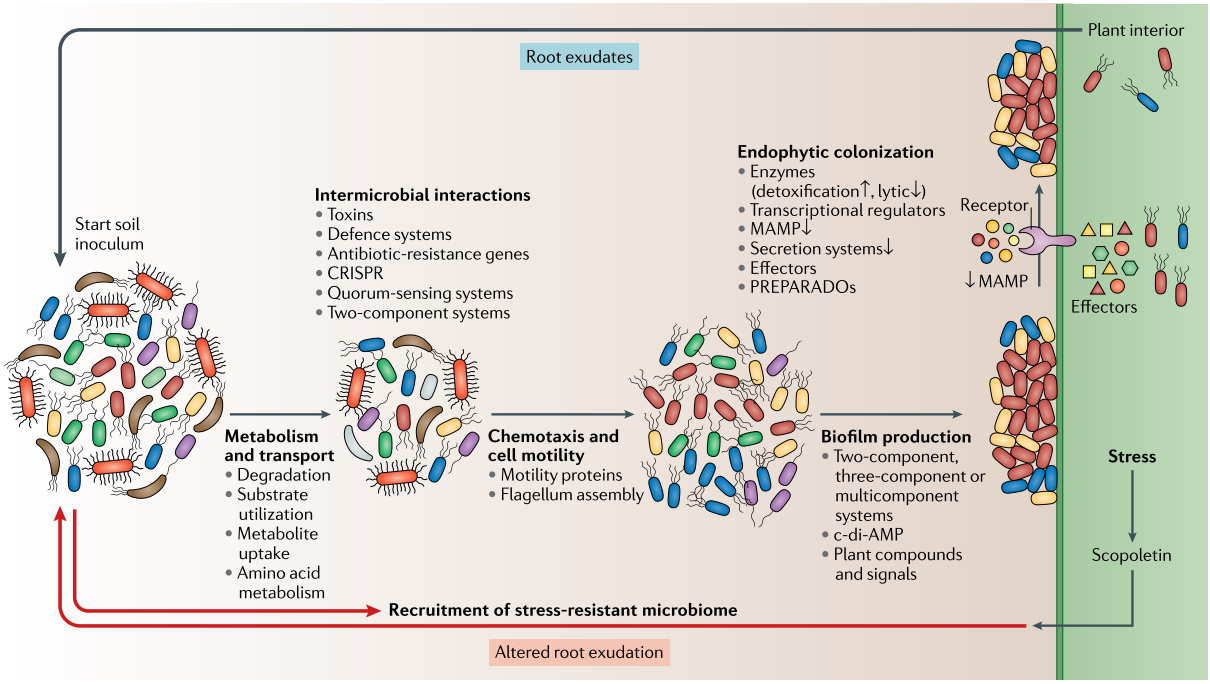


Figure I.26 – **Colonisation de la plante par les microorganismes et assemblage du microbiome.** Figure extraite de Trivedi et al. (2020).

*Légende : **CRISPR** = cysteine-rich secretory protein. **MAMP** = microbe-associated molecular pattern. **PREPARADOs** = plant-resembling plant-associated and root-associated domains. **c-di-AMP** = cyclic di-adenosine monophosphate.*

La colonisation des tissus internes de la plante par les microorganismes fongiques et bactériens se déroule en trois étapes (Wippel, 2023). La première consiste en une reconnaissance du microorganisme par la plante, suivie d'une communication inter-espèces. En effet, les microorganismes présentent à leur surface des motifs moléculaires particuliers appelés MAMP (pour *microbe-associated molecular patterns*) qui peuvent être reconnus par la plante (e.g., peptides de flagelline et lipopolysaccharides) (Newman et al., 2013). Cette reconnaissance déclenche, selon le type de microorganisme et l'archétype d'interaction, une série de réponses de la plante, allant de la défense au recrutement microbien. Dans le premier cas, la plante active des mécanismes de défense tels que la résistance systémique induite (ISR, *induced systemic resistance*), ainsi que différentes voies métaboliques, comme la voie des ERO aux propriétés antimicrobiennes, ou encore celle de l'acide salicylique (Chen et al., 2020b). Dans le second cas, la plante sécrète au contraire des métabolites secondaires attractifs (e.g., flavonoïdes, dérivés du tryptophane), modulant son environnement immédiat afin de favoriser le développement et l'établissement du ou des microorganismes d'intérêt présents. Ces réponses métaboliques peuvent avoir des effets contrastés sur les microorganismes. Dans le cas d'une réponse défensive de la plante hôte, certains microorganismes déploient des stratégies pour contourner ou neutraliser ces barrières (Wippel, 2023). Ils sécrètent notamment des effecteurs moléculaires (e.g., subtilomycine, système de sécrétion bactérienne de type III — T3SS, ou chitine) capables de moduler la réponse immunitaire de la plante et ainsi de favoriser leur installation et prolifération (Colaianni et al., 2021). Dans le cas du recrutement, et en fonction des contraintes et pressions environnementales, le passage de certains microorganismes d'un état planctonique à un état sessile, via la formation d'un biofilm, peut être favorisé (Bhattacharyya et al., 2023).

Le biofilm est un système biologique complexe composé de microorganismes et de substances polymériques extracellulaires (Flemming et al., 2016). Ces substances, produites par les microorganismes eux-mêmes, sont constituées de polysaccharides, de protéines, de lipides, ainsi que d'ARN et d'ADN extracellulaires (Vandana et al., 2023). La formation d'un biofilm se déroule en cinq étapes : (i) l'adhésion réversible des microorganismes à un support, (ii) le passage à une adhésion irréversible, (iii) la prolifération cellulaire et l'agrégation en micro-colonies, (iv) la production de la matrice extracellulaire, et (v) le détachement de certaines cellules, permettant la colonisation de nouveaux sites (figure I.27) (Rumbaugh et Sauer, 2020). La formation d'une telle structure confère plusieurs avantages au système plante-microorganismes. Pour les microorganismes, elle permet de se développer au sein d'une matrice protectrice qui constitue une réserve en nutriments et une barrière contre les pathogènes. Elle contribue également au développement d'interactions favorables entre microorganismes et à l'atténuation des pressions environnementales (e.g., polluants, sécheresse et antibiotiques) auxquelles ils sont exposés (Flemming et al., 2016). Pour la plante, la

présence de ce biofilm microbien facilite l'approvisionnement en certains nutriments et participe à la gestion des stress environnementaux, notamment en piégeant les polluants ou les métaux en excès dans la matrice extracellulaire, mais aussi en limitant la prolifération d'espèces pathogènes (Wippel, 2023).

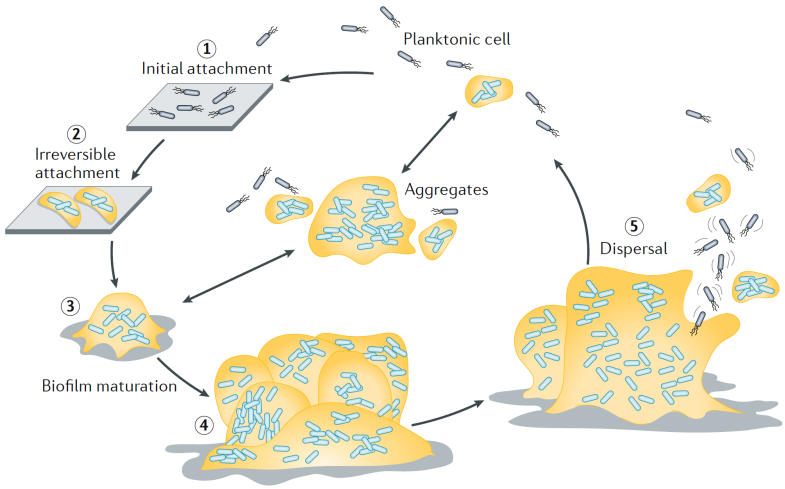


Figure I.27 – **Étape de formation d'un biofilm.** Figure extraite de Rumbaugh et Sauer (2020).

Qu'ils soient organisés en biofilm ou sous forme planctonique, certains microorganismes sont ensuite capables de franchir les barrières externes de la plante et d'accéder aux tissus internes. Cette dernière phase de colonisation repose sur différents mécanismes, passifs ou actifs, qui dépendent à la fois des caractéristiques du microorganisme et des conditions environnementales. Parmi les mécanismes passifs, on retrouve l'utilisation de voies d'entrée naturelles telles que les stomates, les lenticelles, les hydathodes ou encore les blessures (Wippel, 2023). Les mécanismes actifs, quant à eux, impliquent la sécrétion d'enzymes capables de dégrader les parois cellulaires végétales (e.g., cellulases et pectinases) ou la modulation de la paroi cellulaire du microorganisme lui-même (Wippel, 2023). Certains champignons, par exemple, peuvent ajuster la composition de leur paroi en remplaçant la chitine par du chitosan, leur permettant ainsi de passer d'un mode de vie épiphyte à endophyte et d'échapper à la reconnaissance immunitaire de la plante (Noorifar et al., 2021). Dans d'autres cas, certains champignons facilitent leur pénétration en produisant une matrice polysaccharidique extracellulaire qui, en interagissant avec les enzymes végétales, libère des molécules, telles que des β-glucanes décasaccharides, échappant à la détection immunitaire (Chandrasekar et al., 2022). Ces molécules neutralisent directement les ERO produites par la plante, permettant ainsi aux champignons de poursuivre leur colonisation. Parallèlement, la plante est capable de limiter la propagation des microorganismes à certains organes ou tissus en induisant des dépôts de callose et de lignine (Martínez-Soto et al., 2023). Ces dépôts constituent des barrières physiques et biochimiques renforçant localement la paroi cellulaire et ralentissant la progression microbienne. Certaines voies métaboliques, comme celle de l'acide jasmo-

nique, peuvent également être activées afin de réguler la prolifération de microorganismes bénéfiques (Chen et al., 2020b).

I.5.2.5 Dynamique des interactions plantes-microorganismes

L'équilibre dynamique entre les défenses activées par la plante et les stratégies d'invasion mises en œuvre par les microorganismes détermine non seulement le succès ou l'échec de la colonisation, mais participe également à un processus évolutif réciproque. En effet, la diversité des interactions plante-microorganismes résulte de la coévolution entre la plante hôte et l'espèce microbienne associée (Stengel et al., 2022). Cette coévolution dépend des contraintes environnementales et des interactions écologiques. Ces deux facteurs exercent une pression de sélection coévolutive qui impacte la croissance, les activités et l'expression génique, ainsi que la *fitness* des deux organismes. Selon les pressions et contraintes, l'interaction plante-microorganismes peut évoluer d'une association antagoniste à bénéfique, avec une stabilité plus ou moins variable dans le temps. Ce continuum d'interactions est résumé dans la figure I.28.

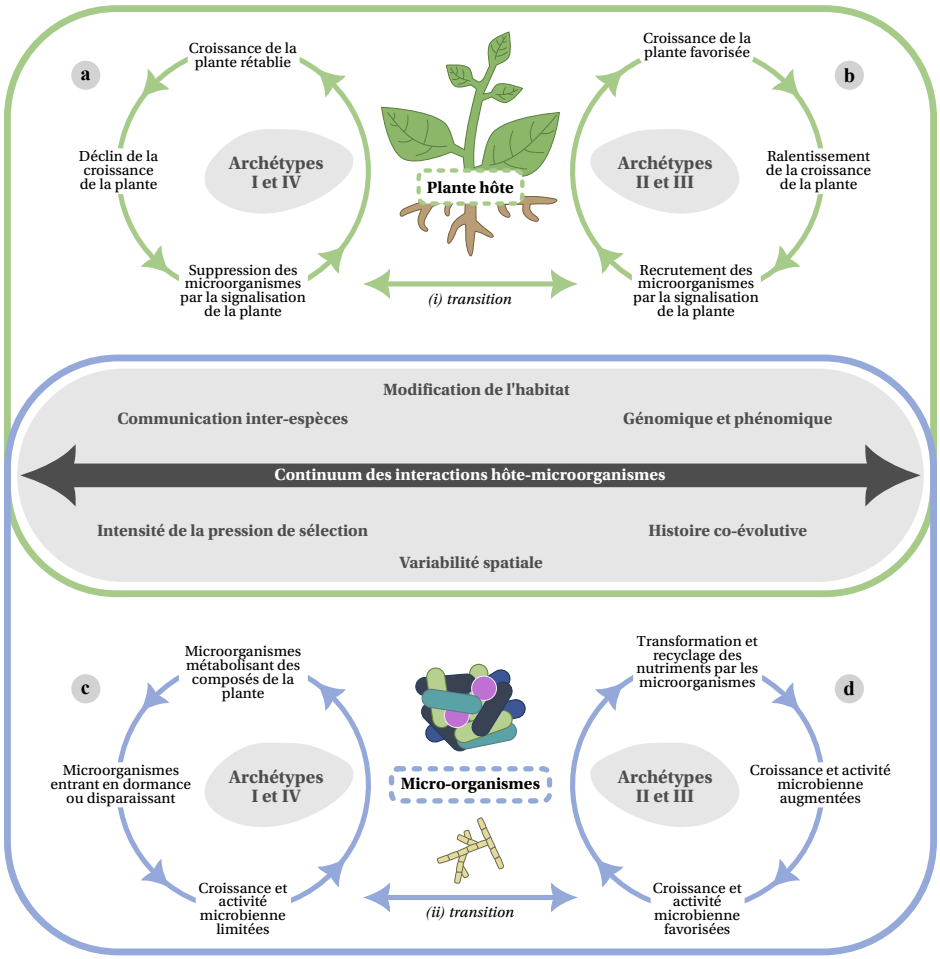


Figure I.28 – **Dynamique du continuum d'interactions plante-microorganismes.** Figure adaptée de Stengel et al. (2022).

(a) *La plante bénéficie, au détriment du microorganisme, soit par l'archétype I (acclimatation exploitative), via une réponse plastique aux pressions environnementales ou par l'activation de sa défense via la résistance systémique induite (ISR), soit par l'archétype IV (adaptation compétitive), grâce à un mécanisme génétique ou métabolique coévolué, comme la résistance systémique acquise (SAR).* ***(b)*** *La plante et le microorganisme tirent conjointement profit de l'archétype II (acclimatation complémentaire), où les microorganismes réagissent aux phytohormones pour coloniser la rhizosphère et exclure des agents pathogènes, ou de l'archétype III (adaptation réciproque), fondé sur la coadaptation entre la plante hôte et un microorganisme spécifique, facilitant les échanges et l'acquisition de nutriments.* ***(c)*** *Le microorganisme profite au détriment de la plante via l'archétype I (acclimatation exploitative), en exprimant des gènes qui atténuent l'immunité de l'hôte et dégradent les tissus vivants pour accéder au carbone ou à l'azote, ou via l'archétype IV (adaptation compétitive), en développant des mécanismes spécialisés d'invasion et de parasitisme pour capter les nutriments.* ***(d)*** *Le microorganisme et la plante tirent conjointement profit de l'archétype II (acclimatation complémentaire), où la dégradation microbienne des résidus végétaux soutient le cycle du carbone et de l'azote, enrichissant et stabilisant le sol pour leur croissance future, ou de l'archétype III (adaptation réciproque), où des microorganismes spécifiques sont sélectionnés via des interactions hôte-environnement stabilisées par l'évolution.*

I.5.3 Effets promoteurs de la croissance des plantes

Comme évoqué dans la section précédente, la mise en place du microbiote végétal au sein de la plante résulte à la fois d'opportunités et, surtout, d'associations bénéfiques entre la plante et les microorganismes. En effet, les microorganismes bactériens et fongiques sont capables de synthétiser des phytohormones, mais aussi de rendre biodisponibles certains éléments nutritifs tels que l'azote, le phosphore et le potassium, favorisant ainsi la croissance végétale (Trivedi et al., 2020; Singh et al., 2022b). En retour, les plantes leur fournissent un abri ainsi qu'une source de carbone et d'énergie. De plus, ces microorganismes peuvent agir comme un bouclier face à divers stress biotiques et abiotiques, limitant de ce fait l'impact des contraintes environnementales sur le développement de la plante. Ces différentes interactions bénéfiques sont illustrées par la figure I.29 et développées dans les sections qui suivent.

I.5.3.1 Synthèse de phytohormones

Les microorganismes bactériens et fongiques sont capables de synthétiser divers régulateurs de croissance tels que les auxines (dont l'acide indole-3-acétique, AIA), les cytokinines (CK), les gibbérellines (GA), l'éthylène (ET) ou encore l'acide abscissique (ABA) (Tsavkelova et al., 2006; Nadeem et al., 2016). Comme indiqué précédemment (section I.4.3.6), ces composés favorisent différents stades de développement chez les plantes et peuvent améliorer leur tolérance au stress métallique. Cependant, la production d'une phytohormone par un microorganisme n'implique pas nécessairement un effet bénéfique pour la plante. L'ABA, par exemple, peut favoriser la formation de nodules racinaires chez certaines espèces végétales, mais également être impliqué dans des infections microbiennes selon le contexte et les espèces impliquées (Graham et Linderman, 1980; Tsavkelova et al., 2006). Au-delà de leur rôle dans les interactions plante-microorganismes, certaines de ces molécules, comme l'AIA, remplissent également des fonctions endogènes chez les microorganismes, en régulant des processus de développement, en modulant l'expression génique

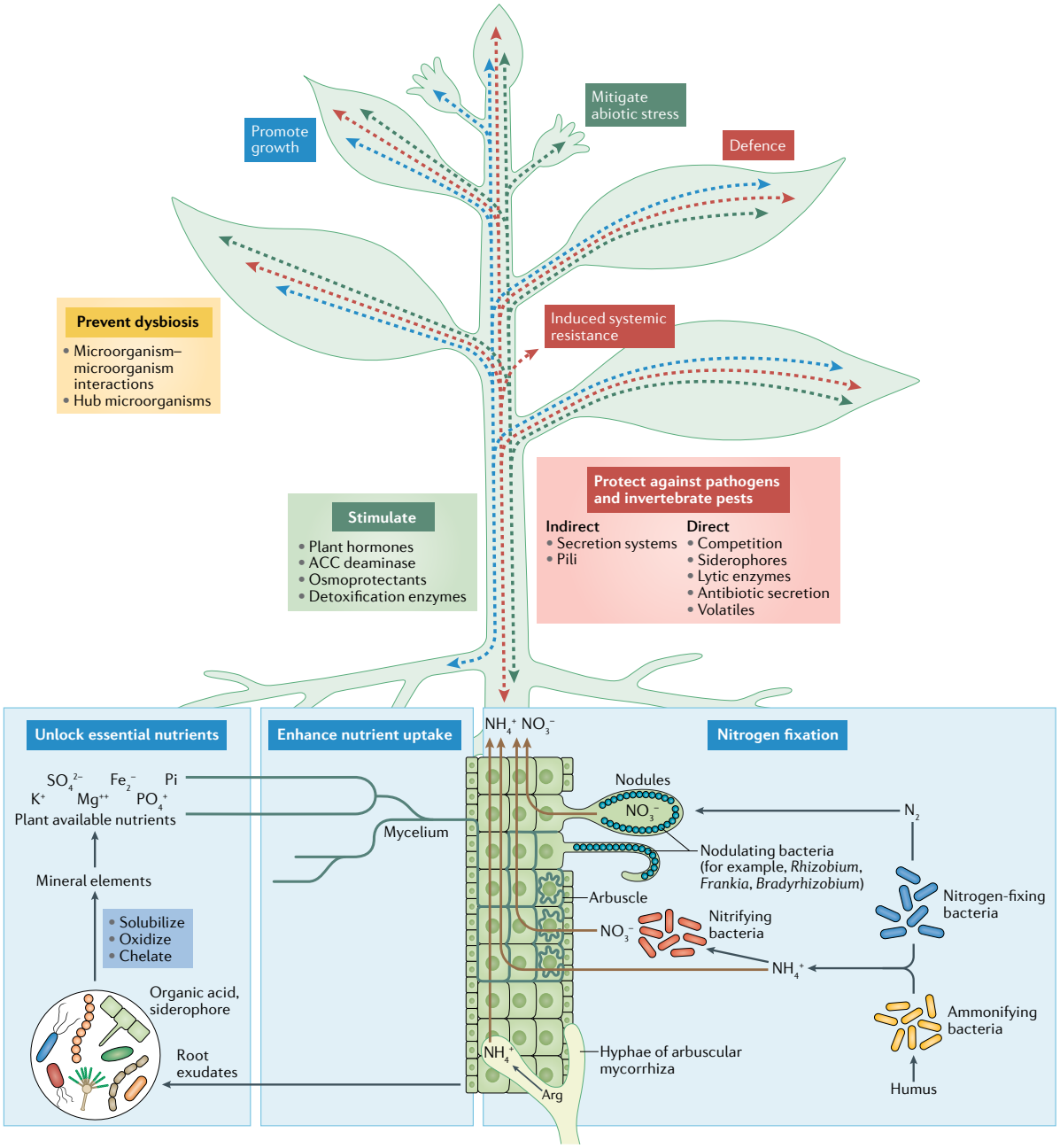


Figure I.29 – **Effets bénéfiques du microbiome sur la nutrition, la croissance, la défense et l'adaptation aux stress abiotiques des plantes.** Figure extraite de Trivedi et al. (2020).

*Légende : **ACC** = aminocyclopropane-1-carboxylate ; **N_2** = azote atmosphérique ; **NH_4^+** = ammonium ; **NO_3^-** = nitrate ; **Arg** = arginine ; **Pi** = phosphate inorganique ; **K^+** = potassium.*

ou en servant de signaux de communication (Manulis et al., 1994; Koul et al., 2014).

I.5.3.2 Acquisition d'éléments nutritifs

Les microorganismes peuvent améliorer l'acquisition d'éléments nutritifs essentiels au développement des plantes, tels que l'azote, le phosphore ou encore le fer (Singh et al., 2022b). Cette amélioration repose principalement sur la mise à disposition de ces éléments

par les microorganismes et les exsudats racinaires, via différents mécanismes : (i) de manière indirecte, en favorisant la dégradation de la matière organique ; (ii) de manière directe, par la métabolisation, la transformation, la captation ou la remobilisation des éléments ; et (iii) en modulant l'activité génique de la plante.

La dégradation de la matière organique par les microorganismes résulte principalement de l'activité des saprotrophes. Ces microorganismes sécrètent un panel d'enzymes capables de dégrader plusieurs composés, aboutissant à la libération de nutriments assimilables par la plante et les microorganismes eux-mêmes (e.g., P, N et S). Par exemple, les phosphatases produites par ces microorganismes sont capables d'hydrolyser les phosphates organiques (Po), libérant ainsi du phosphate inorganique (Pi) assimilable par les plantes (Singh et al., 2022b).

Le deuxième mécanisme repose sur les aptitudes de certains microorganismes et exsudats racinaires à rendre directement assimilables l'azote, le phosphore ou le fer. Certaines bactéries diazotrophes possèdent une activité nitrogénase qui leur permet de fixer l'azote atmosphérique (N_2) et de le convertir en ammonium (NH_4^+) (Trivedi et al., 2020; Singh et al., 2022b). Ces bactéries peuvent être libres dans le sol ou en symbiose dans des nodules racinaires (e.g., légumineuses). D'autres bactéries, qualifiées de nitrifiantes, transforment l'ammonium en nitrite (NO_2^-) puis en nitrate (NO_3^-), une autre forme assimilable par les plantes (Trivedi et al., 2020; Singh et al., 2022b). Concernant le phosphore, il peut être rendu assimilable par la production d'acides organiques — par les plantes ou les microorganismes — qui abaissent le pH du sol et favorisent la dissolution des formes insolubles, telles que le phosphate de fer, en formes solubles ($H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-}) (Singh et al., 2022b). Par ailleurs, l'étude de Yi et al. (2008) a montré que, chez plusieurs espèces bactériennes, les exopolysaccharides (EPS) facilitent la solubilisation du phosphate tricalcique en retenant le phosphore libre dans le milieu. Ce mécanisme maintient un gradient de dissolution et agit en synergie avec les acides organiques pour libérer davantage de phosphore à partir des formes insolubles. Les formes solubles du phosphate peuvent ensuite être captées directement par la plante ou via les hyphes mycéliens des mycorhizes, qui les acheminent jusqu'au cytoplasme de la plante hôte (Trivedi et al., 2020). Enfin, certains microorganismes produisent des sidérophores, molécules essentielles dans l'homéostasie du fer chez les bactéries (figure I.30) et champignons (figure I.31), un processus particulièrement bénéfique en cas de faible disponibilité du fer dans leur environnement (Renshaw et al., 2002; Gräff et Barry, 2024). Les plantes sont capables d'exploiter ces complexes Fe-sidérophores pour assurer leur propre approvisionnement dans des milieux carencés (Singh et al., 2022a).

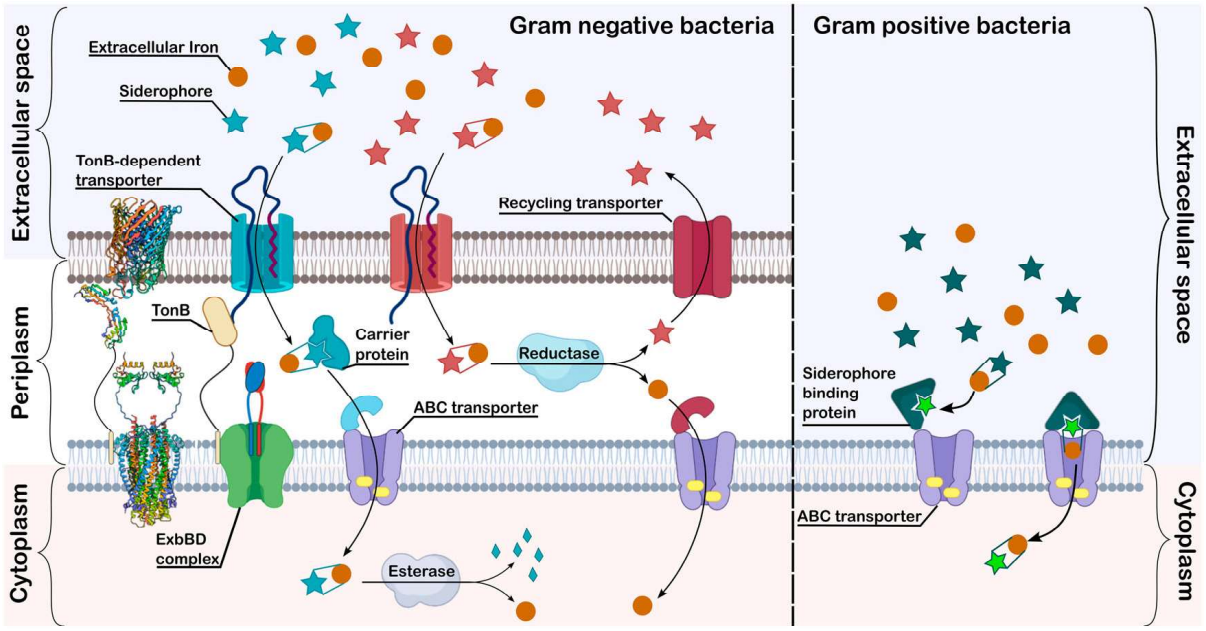


Figure I.30 – **Mécanismes d'absorption du fer par les sidérophores chez les bactéries.** Figure extraite de Gräff et Barry (2024).

Bactéries Gram+ *: le complexe Fe-sidérophore est pris en charge par des "periplasmic siderophore binding proteins" intégrées à la membrane, puis transféré par un système de transporteurs de type ATP-binding cassette (ABC) jusqu'au cytoplasme.* ***Bactéries Gram-*** *: le complexe Fe-sidérophore est reconnu par le complexe ExbBD-TonB (energy transducing complex qui couple la force proton motrice de la membrane interne aux TonB-dependent transporters de la membrane externe), qui permet son passage à travers la membrane externe jusque dans le périplasme. Une fois dans le périplasme, le complexe est soit pris en charge par une protéine porteuse, soit réduit. Dans le premier cas, la protéine porteuse transfère le complexe vers un transporteur ABC, qui l'importe dans le cytoplasme, où le fer est ensuite libéré par digestion enzymatique du sidérophore et mobilisé pour le métabolisme cellulaire. Dans le second cas, la réduction du complexe permet la libération du sidérophore, qui peut être soit recyclé, soit dégradé. Le fer réduit (Fe^{2+}), ayant moins d'affinité pour le sidérophore, est quant à lui pris en charge par un transporteur ABC et transféré dans le cytoplasme, où il sera lui aussi mobilisé pour le métabolisme cellulaire.*

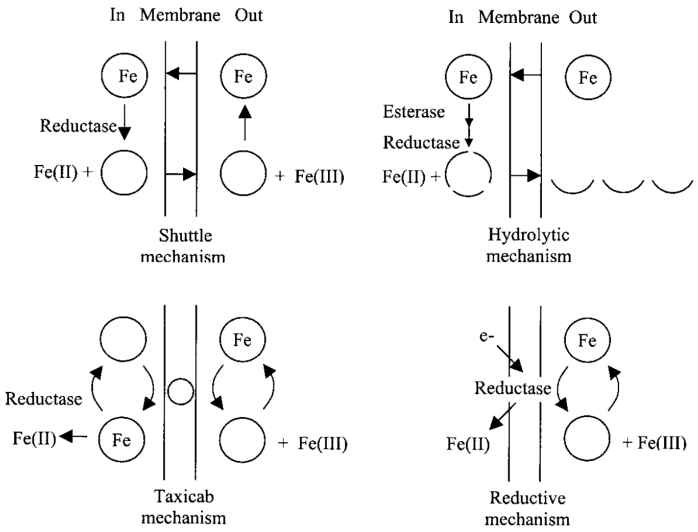


Figure I.31 – **Mécanismes d'absorption du fer par les sidérophores chez les champignons.** Figure extraite de Renshaw et al. (2002).

Quatre modes de prise en charge du complexe Fe-sidérophore ont été décrits chez les champignons. ***Shuttle mechanism*** *(mécanisme de navette) : le complexe Fe-sidérophore est importé dans la cellule par des transporteurs spécifiques SIT (siderophore iron transporters). Le fer est libéré grâce à une réductase qui le réduit en* Fe^{2+}*. Le sidérophore libre est ensuite recyclé afin de permettre une nouvelle capture de* Fe^{3+} *à l'extérieur de la cellule.* ***Hydrolytic mechanism*** *(mécanisme hydrolytique) : le complexe Fe-sidérophore est importé par des transporteurs SIT ; une fois dans le cytoplasme, le sidérophore est hydrolysé par des estérases et le fer est réduit par une réductase.* ***Taxicab mechanism*** *(mécanisme du taxi) : le sidérophore transfère le fer à une protéine réceptrice membranaire, qui assure le transport du fer seul vers le cytoplasme ; une fois à l'intérieur, le fer est réduit.* ***Reductive mechanism*** *(mécanisme réductif direct) : le fer complexé au sidérophore est réduit en* Fe^{2+} *par une réductase membranaire. Le* Fe^{2+} *libéré est ensuite importé dans la cellule par des transporteurs membranaires indépendants.*

Dernièrement, il a également été montré que l'amélioration de l'acquisition de certains nutriments pouvait, dans certains cas, résulter d'une stimulation de l'absorption racinaire par les microorganismes. Par exemple, Xu et al. (2007) ont observé que la colonisation par le champignon mycorhizien *Glomus intraradices* (BEG141) augmentait significativement la transcription du transporteur de phosphate LepT4 (*Lycopersicon esculentum phosphate transporter 4*) chez la tomate.

I.5.3.3 Protection contre les phytopathogènes et ravageurs

Les phytopathogènes désignent des organismes vivants — bactéries, champignons, oomycètes, virus, viroïdes et nématodes — capables d'infecter les végétaux et d'induire une maladie ; tandis que les ravageurs (e.g., insectes) correspondent à l'ensemble des organismes responsables de dommages et/ou de pertes de rendement chez la plante (Spanu et al., 2024). Les microorganismes bactériens et fongiques peuvent aider la plante à lutter contre ces agresseurs via divers mécanismes (Moënne-Loccoz et al., 2014; Trivedi et al., 2020; Park et Ryu, 2021) :

- L'**antibiose** : sécrétion de composés antimicrobiens, de métabolites ou d'enzymes pour inhiber ou éliminer d'autres microorganismes.
- La **compétition** : occupation de l'espace et utilisation préférentielle des nutriments, limitant ainsi l'accès des pathogènes.
- Le **parasitisme** : certains microorganismes peuvent parasiter directement les pathogènes.
- Le **piégeage physique** : certains champignons développent des structures capables d'immobiliser les nématodes du sol (anneaux constricteurs, structures adhésives).
- L'**induction des résistances systémiques** (ISR, *induced systemic resistance*, ou SAR, *systemic acquired resistance*) : activation chez la plante de réponses de défense menant à la production de composés antimicrobiens à large spectre ou spécifiques.
- La **modulation hormonale** : certains microorganismes influencent l'activité hormonale de la plante (e.g., acide jasmonique et acide salicylique), ce qui peut réduire la prédation par certains insectes herbivores.

- ↠ Le **renforcement structural** : via la modulation du métabolisme des phénylpropanoïdes, les microorganismes peuvent par exemple induire le renforcement des parois cellulaires, limitant ainsi la colonisation par certains pathogènes.
- ↠ Le ***priming*** : préparation de la plante à une agression future, permettant une réponse de défense plus rapide et plus intense.

I.5.3.4 Recrutement de microorganismes bénéfiques

Même si la plante influence directement la composition de son microbiote (cf., section I.5.2.4), les interactions entre microorganismes jouent également un rôle déterminant dans la structure et la dynamique du microbiome lui-même. Ces interactions peuvent conduire à l'établissement d'un microbiome bénéfique pour la plante. Les mécanismes suivants, gouvernés par ces interactions, y participent (Afridi et al., 2022; Cotta et al., 2024) :

- ↠ Les **voies de signalisation chimique** : impliquent la communication entre microorganismes par l'intermédiaire de molécules (notamment les acides organiques et les acyl-homosérine lactones). Cette communication peut avoir lieu à différentes échelles, plus précisément entre individus ou à l'échelle de la communauté (*Quorum Sensing*[15]). Ces interactions facilitent la coordination de comportements collectifs ou localisés, tels que la symbiose ou la production de métabolites, renforçant la cohésion et la stabilité fonctionnelle du microbiome.
- ↠ Les **transferts métaboliques** (*cross-feeding* et syntrophie) : désignent deux stratégies métaboliques où (i) les sous-produits d'un microorganisme deviennent les substrats d'autres microorganismes, et inversement (*cross-feeding*) ; et (ii) certains métabolites ne peuvent être dégradés que par l'action conjointe de deux microorganismes (syntrophie). Ces échanges créent des interdépendances qui favorisent l'émergence de *hubs* microbiens.
- ↠ Le **transfert horizontal de gènes** : désigne l'échange de matériel génétique (e.g., plasmides et transposons) entre microorganismes. Ce processus favorise le développement d'adaptations partagées à l'environnement et contribue à la stabilisation fonctionnelle du microbiome.
- ↠ La **formation de biofilms** et l'**organisation spatiale** : permettent de créer un microenvironnement favorable au développement microbien en améliorant la coopération, en assurant une source de stockage nutritionnel et en offrant une barrière contre les stress biotiques et abiotiques. Elles renforcent ainsi la résilience et la stabilité de la communauté.

15. Désigne la capacité des microorganismes à réguler divers processus biologiques au sein d'une communauté microbienne grâce à l'accumulation de petites molécules signalétiques dans l'environnement. Cette voie de signalisation chimique spécialisée, dépendante de la densité microbienne, permet la régulation coordonnée de l'expression génique dans la communauté (Hartmann et Schikora, 2012).

- ↠ L'**exclusion compétitive** : désigne l'exclusion d'une espèce microbienne par une autre plus adaptée.
- ↠ Le **partitionnement des ressources** : désigne une stratégie permettant la cohabitation de plusieurs microorganismes ; ceux-ci exploitent différentes sources de carbone ou occupent des niches spatiales distinctes. Ce mécanisme favorise la diversité et la complémentarité des fonctions métaboliques.

I.5.3.5 Mécanismes microbiens d'atténuation du stress métallique

Certains microorganismes sécrètent des composés spécifiques qui atténuent les effets du stress métallique chez les plantes, favorisant ainsi leur croissance et leur résilience. En réponse à un stress métallique, les plantes produisent de l'éthylène, une hormone de stress qui, à forte concentration, inhibe la croissance et induit des processus de sénescence (Arteca et Arteca, 2007; Iqbal et al., 2024). Certains microorganismes peuvent pallier cette production excessive d'éthylène grâce à la 1-aminocyclopropane-1-carboxylate désaminase (ACCD), une enzyme qui dégrade l'ACC, précurseur de l'éthylène (Singh et al., 2015). D'autres microorganismes sont également capables de sécréter des osmoprotectants tels que la proline, la glycine bétaïne ou encore le tréhalose (Eswaran et al., 2024). En conditions de stress métallique, ces molécules favorisent chez la plante l'absorption des nutriments, la photosynthèse et l'activité antioxydante, améliorant ainsi sa *fitness* (Sharma et al., 2024b; Zafar et al., 2024). Le rôle protecteur de ces molécules permet également de compenser les déséquilibres hydriques pouvant survenir en présence de fortes concentrations métalliques (Mikiciuk et al., 2024). Le maintien de la balance hydrique est également soutenu par la sécrétion de substances polymériques extracellulaires par les microorganismes de la rhizosphère ; des substances qui, en contribuant à la structure du sol et à la rétention d'eau, permettent de préserver une humidité locale au niveau des racines (Mikiciuk et al., 2024). Par ailleurs, via la synthèse de molécules signalétiques (e.g., phytohormones), les microorganismes peuvent influencer l'expression génique de la plante et induire la surexpression de gènes associés à la tolérance/résistance aux métaux (Trivedi et al., 2020). Enfin, tout comme les plantes, les microorganismes ont eux-mêmes développé des mécanismes de résistance et d'adaptation au stress métallique (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024) ; ces derniers influençant directement la phytodisponibilité des métaux et pouvant ainsi limiter les interactions plante-métal.

I.5.4 Impacts des microorganismes sur la biodisponibilité des métaux

Les mécanismes de résistances développés par les bactéries et champignons peuvent être, en tout ou en partie, communs ou spécifiques, selon le métal concerné, sa spéciation, sa concentration et les gènes de résistance propres au microorganisme (Sreedevi et al., 2022;

Prajapati et al., 2024). Les mécanismes de détoxification des métaux sont similaires entre le règne fongique et bactérien ; ils comportent des processus (i) de séquestration et de solubilisation des métaux dans le sol, (ii) de biosorption, (iii) de bioaccumulation, et (iv) de réduction et transformation microbienne (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024). L'ensemble de ces mécanismes est illustré par la figure I.32 pour les microorganismes bactériens et par la figure I.33 pour les microorganismes fongiques, et est développé dans les sections qui suivent.

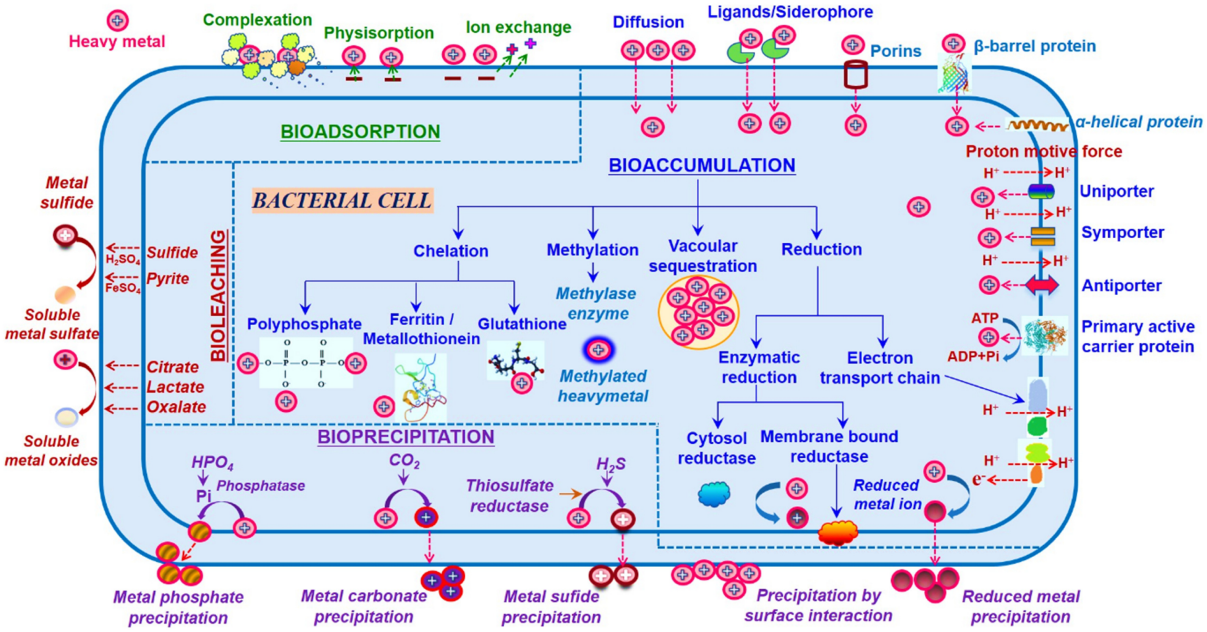


Figure I.32 – **Mécanismes de résistance aux métaux développés par les bactéries.** Figure extraite de Sreedevi et al. (2022).

*Légende : **HPO_4^{2-}** = ion hydrogénophosphate ; **Pi** = phosphate inorganique ; **CO_2** = dioxyde de carbone ; **H_2S** = sulfure d'hydrogène ; **e^-** = électron ; **H^+** = proton ; **ADP** = adénosine diphosphate ; **ATP** = adénosine triphosphate ; **H_2SO_4** = acide sulfurique ; **$FeSO_4$** = sulfate de fer(II).*

I.5.4.1 Mécanismes de séquestration et de solubilisation des métaux dans le sol

La séquestration des métaux dans le sol par les microorganismes résulte principalement de la production d'exopolysaccharides (EPS) et de glomaline, ainsi que de la formation de biofilms et de processus de bioprécipitation. Les EPS sont des biopolymères glucidiques de haut poids moléculaire, naturellement sécrétés par divers microorganismes, en particulier par les bactéries mais aussi par certains champignons (Rana et Upadhyay, 2020). Ces composés constituent la majeure partie des substances exopolymériques, un ensemble de macromolécules extracellulaires — principalement des polysaccharides, mais aussi des protéines, des acides nucléiques, des lipides et des dérivés d'acides uroniques — formant une matrice protectrice autour des cellules microbiennes. Chez les bactéries, les EPS et les substances exopolymériques jouent un rôle central dans la formation du biofilm, auquel elles

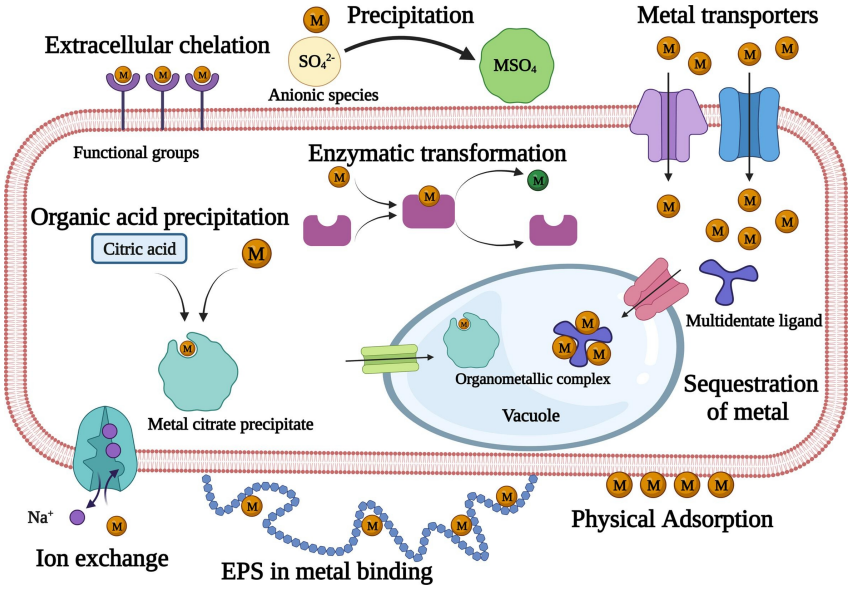


Figure I.33 – **Mécanismes de résistance aux métaux développés par les champignons.** Figure extraite de Prajapati et al. (2024).

*Légende : **M** = ion métallique ; **SO_4^{2-}** = ion sulfate ; **MSO_4** = sulfate métallique ; **Na^+** = ion sodium ; **EPS** = exopolysaccharide.*

confèrent viscoélasticité, cohésion et protection (Vandana et al., 2023). Le biofilm, comme énoncé en section I.5.2.4, est une structure microbienne qui confère aux microorganismes une réserve en nutriments et une protection contre les stress biotiques (e.g., pathogènes) et abiotiques (e.g., polluants). La figure I.34 illustre les mécanismes d'interactions entre les polluants, notamment métalliques, et le biofilm bactérien. Grâce à leur composition, les EPS présentent des affinités particulières avec les métaux présents dans l'environnement, ce qui favorise leur immobilisation.

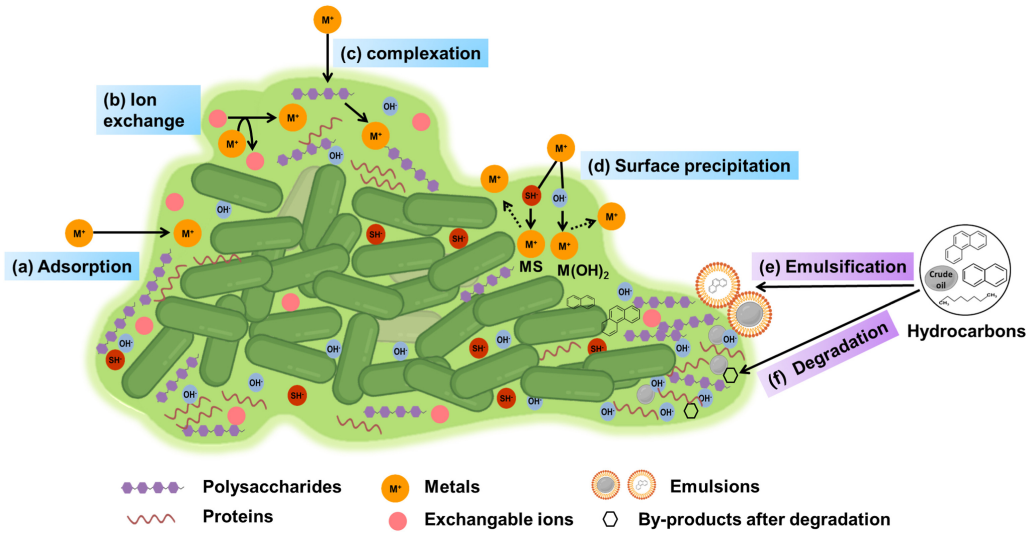


Figure I.34 – **Ensemble des mécanismes d'interactions entre le biofilm bactérien et les polluants environnementaux.** Figure extraite de Vandana et al. (2023).

La glomaline est une glycoprotéine thermostable sécrétée par les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) (Son et al., 2024). Elle joue un rôle prépondérant dans la séquestration du carbone ainsi que dans la stabilité et la fertilité des sols (figure I.35). Elle contribue à la stabilisation des agrégats du sol, favorise la rétention d'eau et de minéraux tout en améliorant l'aération. La glomaline possède des groupes fonctionnels capables de se lier à divers cations métalliques, ce qui contribue à sa capacité à stabiliser et séquestrer les métaux dans le sol (figure I.35) (Son et al., 2024).

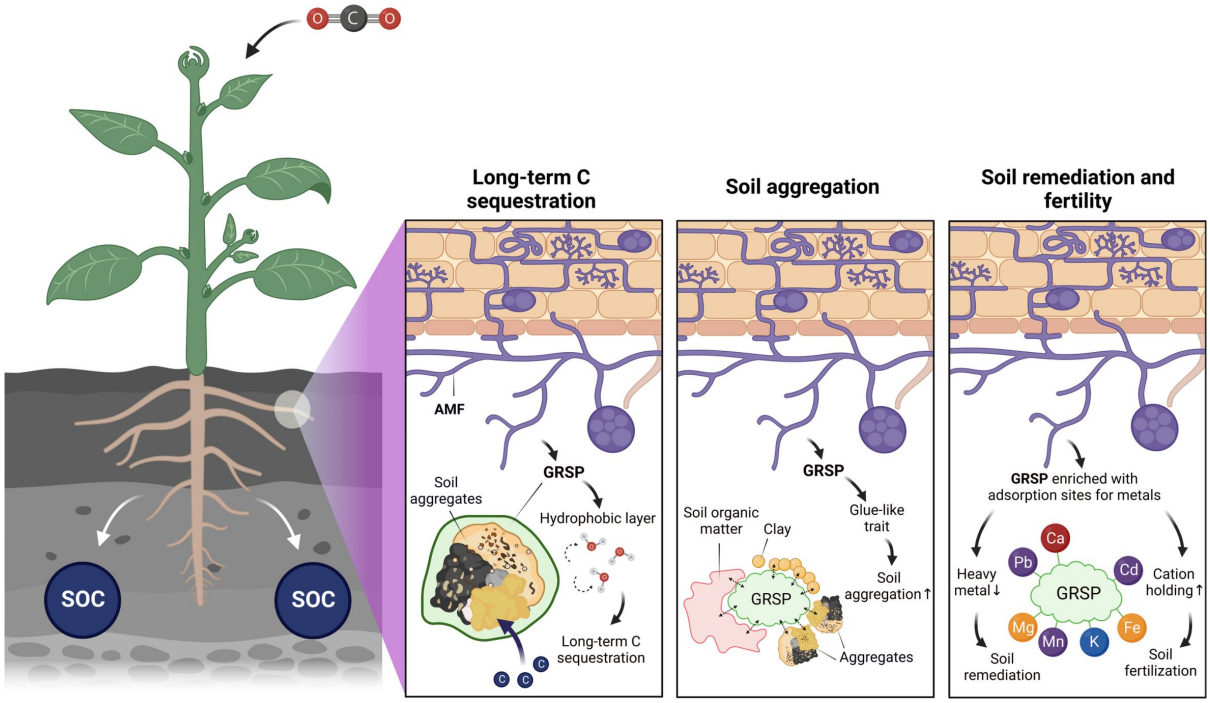


Figure I.35 – **Rôles clés de glomaline dans le sol.** Figure extraite de Son et al. (2024).
*Légende : **GRSP** = protéines du sol apparentées à la glomaline ; **SOC** = carbone organique du sol.*

Les processus de bioprécipitation immobilisent les métaux soit à la surface des cellules microbiennes, soit dans leur environnement proche (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024). Ils peuvent être métaboliquement dépendants, lorsque des molécules libérées par le microorganisme (e.g., ions sulfates) induisent la cristallisation des métaux dans l'environnement proche, ou métaboliquement indépendants, lorsqu'ils résultent de réactions chimiques entre les ions métalliques et les groupements réactifs de la surface cellulaire (e.g., carboxyles).

Enfin, la solubilisation et la mobilisation des métaux dans le sol par les microorganismes fongiques et bactériens résultent de la sécrétion de chélateurs (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024). La solubilisation des métaux — biolixiviation (*bioleaching*) — repose à la fois sur l'action d'acides organiques tels que le citrate, le lactate et l'oxalate, et sur l'oxydation microbienne de minéraux sulfurés, qui génère des agents lixiviants (e.g., acide sulfurique et Fe^{3+}), c'est-à-dire des substances responsables de la mise en solution des métaux. La

mobilisation des métaux, quant à elle, implique principalement les sidérophores. En effet, ces derniers n'ont pas seulement une forte affinité pour le Fe^{3+} (cf., section I.5.3.2), mais aussi pour d'autres métaux tels que le Cu, le Zn et le Cd (Renshaw et al., 2002; Springer et Butler, 2016; Gomes et al., 2024) ; ils contribuent donc également à accroître la biodisponibilité des métaux dans le sol.

I.5.4.2 Mécanisme de biosorption

La biosorption fait référence à un processus passif, au cours duquel des interactions physico-chimiques se produisent entre les métaux et la surface cellulaire des microorganismes ou avec leurs exopolymères. Il existe plusieurs mécanismes de biosorption (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024) :

- La **physisorption**, ou adsorption physique, qui correspond à un phénomène d'interaction physique de surface réversible, où le composé adsorbé ne subit aucune modification chimique. Elle fait appel aux forces d'attractions électrostatiques (régies par la loi de Coulomb) et aux forces de Van der Waals.
- Les **échanges d'ions** qui peuvent avoir lieu avec certains groupes fonctionnels réactifs présents à la surface cellulaire. Ce processus peut également avoir lieu avec les substances polymériques extracellulaires produites par le microorganisme ; ces substances contiennent des ions (Na^+, Ca^{2+}, K^+ et Mg^{2+}) facilement échangeables avec des ions métalliques bi- ou divalent.
- La **complexation**, ou chélation, avec les ligands ou groupements réactifs associés à la surface cellulaire.

Ces mécanismes dépendent du pH, de la température, de la composition du milieu (e.g., la présence de colloïdes) ainsi que de la concentration et de la spéciation des ions métalliques.

I.5.4.3 Mécanisme de bioaccumulation

La bioaccumulation fait référence à un processus métabolique actif au cours duquel un afflux et une accumulation de métaux se produisent dans la cellule microbienne. Ce processus comporte plusieurs étapes (Bentley et Chasteen, 2002; Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024) :

- L'**entrée dans la cellule microbienne** d'ions métalliques libres ou complexés (e.g., complexe métal-sidérophore), qui s'effectue principalement via des transporteurs actifs primaires ou secondaires, ou via des transporteurs facilités. Les transporteurs actifs primaires correspondent à des protéines transportant l'ion libre ou complexé contre son gradient, grâce à l'ATP (e.g., les transporteurs ABC et SIT). Les transporteurs actifs secondaires se réfèrent quant à eux au transport d'ions libres ou complexés en

utilisant un gradient ionique comme source d'énergie (e.g., symports et antiports). Enfin, les transporteurs facilités correspondent au transport passif d'ions métalliques libres selon leur gradient de concentration (e.g., uniports et protéines α-hélicales).

- La **chélation** des ions métalliques, qui conduit à la formation de complexes organométalliques dans le cytosol, permet de prévenir les effets délétères des métaux sur la cellule (e.g., dérèglement de l'homéostasie et stress oxydatif). Cette chélation dépend de la spéciation du métal et peut notamment impliquer des métallothionéines, le glutathion, des polyphosphates ou encore des composés thiols.
- La **méthylation** des ions métalliques ou des complexes organométalliques, spécifique à certains métaux, permet de former des dérivés méthyliques non toxiques, souvent volatils.
- La **séquestration intracellulaire** des composés organométalliques dans les organites cellulaires, via des transporteurs intracellulaires, permet l'immobilisation des métaux dans des compartiments à plus faibles activités biologiques (e.g., vacuole).

I.5.4.4 Mécanismes de réduction

Les mécanismes de réduction désignent des réactions d'oxydoréduction assurées soit par des enzymes microbiennes (e.g., oxydases et réductases), et — chez les bactéries — par la chaîne de transporteurs d'électrons lors de la respiration anaérobie (Sreedevi et al., 2022; Prajapati et al., 2024). Ils peuvent être :

- **Intracellulaires**, via l'activité d'enzymes cytoplasmiques ou, chez les bactéries, par la respiration anaérobie.
- **Extracellulaires**, via l'activité d'enzymes périplasmiques, de cytochromes membranaires ou de métabolites sécrétés (e.g., sidérophores).

La réduction conduit généralement à la formation d'espèces métalliques dans un état d'oxydation moins toxique, voire moins biodisponible pour les organismes.

I.5.5 Impact du microbiome sur les phénotypes d'exclusion, d'accumulation et d'hyperaccumulation chez les plantes

Le microbiome possède différentes capacités pour influer sur la mobilité et la disponibilité des ions métalliques dans le sol, ce qui peut influencer la proportion de métal absorbé par les plantes (figure I.36).

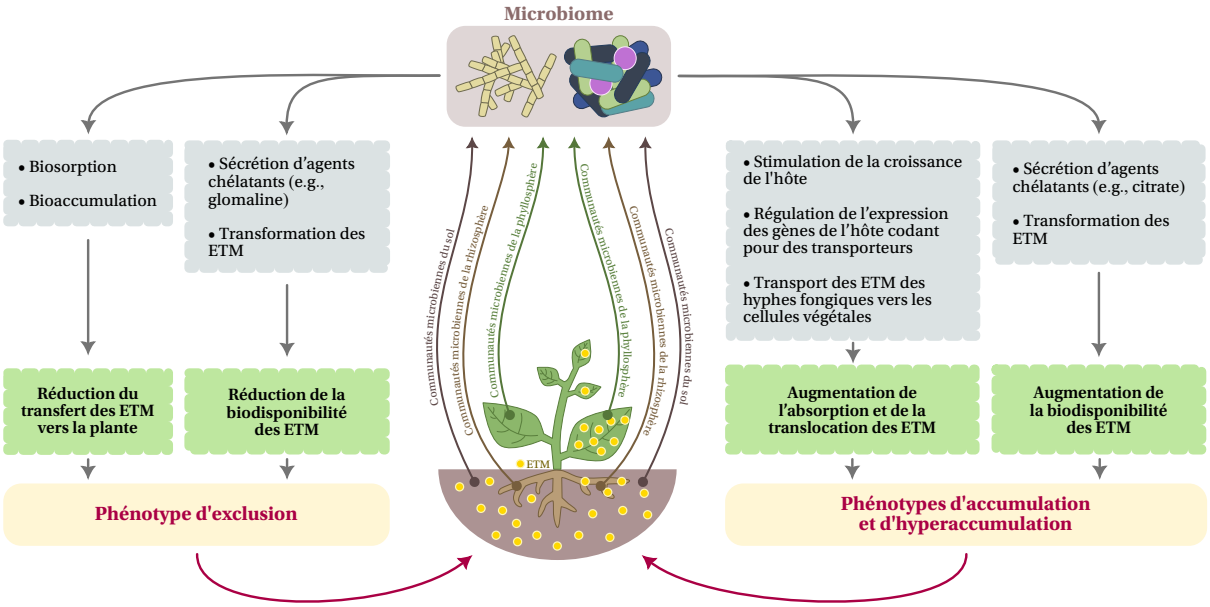


Figure I.36 – **Mécanismes d'action du microbiome sur les phénotypes d'exclusion, d'accumulation et d'hyperaccumulation de la plante hôte.**
Légende : ETM = élément trace métallique.

Au-delà de cet effet, le microbiome peut également moduler l'activité transcriptomique et épigénétique de la plante hôte. Par exemple, l'étude de Ważny et al. (2021a) a montré que l'inoculation d'une souche fongique (*Phomopsis columnaris*, endophyte de *Noccaea caerulescens*) influence la réponse transcriptomique de l'hyperaccumulateur face à un stress au Ni. Les plants inoculés avec le champignon présentaient une augmentation de l'expression de gènes associés à la réponse au stress ainsi qu'à l'absorption et à la compartimentation des métaux, ce qui pourrait expliquer les concentrations significativement plus élevées de Ni observées dans les racines et les parties aériennes des plants inoculés par rapport aux non inoculés. Toutefois, les résultats ont également mis en évidence un effet spécifique à l'hôte : l'augmentation de l'accumulation de Ni n'était constatée que lorsque l'endophyte était inoculé à son écotype d'origine. De manière plus générale, plusieurs études ont rapporté des effets bénéfiques de l'inoculation de souches microbiennes, seules ou en consortium, sur le développement des plantes et leur adaptation au stress métallique, ce qui souligne aussi l'importance des interactions entre microorganismes (Alford et al., 2010; Henagamage et al., 2022; Liu et al., 2023). Enfin, selon Chen et al. (2022a), certains microorganismes pourraient agir comme de véritables "déclencheurs épigénétiques", en modulant la méthylation de l'ADN. Les profils épigénétiques ainsi induits favoriseraient une meilleure croissance chez la plante et pourraient se maintenir dans le temps.

Ces actions sur l'épigénome et le transcriptome des plantes influencent indirectement leur métabolome et leur sécrétome. Ainsi, sous contrainte métallique, le microbiome pourrait participer aux adaptations des plantes aux métaux, voire contribuer à l'expression de phénotypes

d'exclusion ou d'accumulation/hyperaccumulation. Ces effets dépendraient des capacités propres de la plante, de son microbiome, du métal concerné, de la composante sol, mais surtout des interactions dynamiques entre le sol, la plante et les microorganismes. Etudier et mieux comprendre les microbiomes d'espèces végétales adaptées aux fortes concentrations métalliques permettrait d'une part de déterminer le rôle potentiel de ces microorganismes dans les comportements distincts développés par les plantes face à la contrainte métallique (exclusion, indication ou hyperaccumulation), mais aussi potentiellement de développer des applications, en tirant profit de leurs propriétés et mécanismes adaptatifs aux métaux.

I.6 Les métallophytes et leur microbiome au service de l'Homme

Depuis le début de la révolution industrielle au 19e siècle jusqu'aux phénomènes de mondialisation actuels, l'activité anthropique altère profondément l'environnement (Jarrige, 2008; Huwart et Verdier, 2012). Ces impacts, directs et indirects, affectent la biodiversité et les cycles biochimiques essentiels, menant à des changements globaux sans précédent et à des risques phytosanitaires accrus. Il semble donc primordial de réduire, autant que faire se peut, l'impact de l'Homme sur l'environnement. Cette réduction passe par le développement d'une industrie et d'une agriculture plus durables, ainsi que par la mise en place de procédés de dépollution efficaces. En effet, concernant ce dernier point, Li et al. (2022b) rapportent qu'il existerait plus de 10 millions de sites contaminés dans le monde, dont la plupart seraient pollués par des métaux. Ces contaminations métalliques impactent fortement les services écosystémiques, qu'il s'agisse des services de régulation (e.g., qualité de l'eau) ou de soutien (e.g., conservation de la biodiversité). Dans ce contexte, les plantes et les microorganismes dotés d'adaptations vis-à-vis des métaux présentent un intérêt majeur pour la dépollution des sols, des eaux et de l'air (Raklami et al., 2022).

Dans la présente section, nous aborderons les procédés de décontamination mis en œuvre à partir de plantes et de microorganismes afin de dépolluer les sols, les eaux et l'air contaminés par des éléments traces métalliques. Le développement de procédés industriels plus durables vis-à-vis des métaux, via l'utilisation de plantes, sera également abordé.

I.6.1 Les procédés de phytoremédiation

La **phytoremédiation** est un ensemble de méthodes biologiques utilisant les capacités des plantes à dégrader, stabiliser, accumuler, transformer ou encore volatiliser des polluants tels que les métaux contenus dans les sols, les eaux ou l'air. Ces méthodes comportent : la

phytostabilisation, la phytofiltration, la phytoextraction, la phytodégradation et la phytovolatilisation (Raklami et al., 2022).

La **phytostabilisation** — ou **phytoimmobilisation** — est un procédé impliquant la sorption et séquestration des polluants par les racines. Cette méthode permet de limiter la dispersion des polluants via notamment les phénomènes de lessivage. La **phytofiltration** se résume à la filtration des eaux de surfaces et souterraines via le système racinaire (**rhizofiltration**), les plantules (**blastofiltration**) ou les parties aériennes des plantes (**caulofiltration**). Cette technique, tout comme la phytoextraction, s'axe sur la capacité des plantes à extraire les polluants puis à les stocker. Dans le cas de la **phytoextraction**, les plantes assimilent les polluants présents dans le sol via leur système racinaire et les transfèrent dans leurs parties aériennes. Une fois présents dans la plante hôte, les polluants vont être soit séquestrés, soit transformés en formes moins toxiques, soit dégradés — dans ce dernier cas, on parle alors de **phytodégradation** ou de **phytotransformation**. Une fois transformés ou dégradés, les composés vont soit être impliqués dans le métabolisme de la plante, soit être tout simplement libérés dans le sol. Dans le cas où la transformation des polluants conduit à la formation de composés volatils, ces derniers sont éliminés dans l'atmosphère via transpiration, on parle ici de **phytovolatilisation**. Les plantes sont aussi capables de capter les polluants sous forme de composés volatils ou de particules fines via leurs stomates. Une fois intégrés, ces polluants sont transformés ou dégradés par la plante; on parle ici de **phytoremédiation aérienne** (Gawronski et al., 2017). Le tableau suivant illustre quelques exemples d'espèces hyperaccumulatrices pouvant être utilisées pour la phytoremédiation (tableau I.7).

Tableau I.7 – **Exemples d'espèces hyperaccumulatrices pouvant être utilisées en phytoremédiation, d'après la littérature.** Tableau modifié de Skuza et al. (2022). (1/2)

Éléments métalliques	**Espèces hyperaccumulatrices**	**Procédés de phytoremédiation**	**Références**
Cd, Cu, Pb et Zn	*Salix viminalis* et *Salix fragilis*	Phytoextraction	Pulford (2003); Volk et al. (2006); Ruttens et al. (2011)
Cd	*Ricinus communis, Thlaspi caerulescens, Arabidopsis halleria* et *Solanum nigrum* L.	Phytoextraction	Wei et al. (2005); Huang et al. (2011)
Cd, Pb et Zn	*Zea mays*	Phytoextraction et "phytoatténuation"	Meers et al. (2010)
Cd, Cu, Pb et Zn	*Populus deltoides, Populus nigra* et *Populus trichocarpa*	Phytoextraction et phytostabilisation	Bittsánszky et al. (2005); Ruttens et al. (2011)
Cd, Cu, Ni, Pb et Hg	*Jatropha curcas* L.	Phytoextraction	Jamil et al. (2009)
Cu, Pb et Fe	*Eichhornia crassipes*	Rhizofiltration	Adelodun et al. (2020)

Suite et fin (2/2).

Éléments métalliques	Espèces hyperaccumulatrices	Procédés de phytoremédiation	Références
Hg	*Populus deltoides*	Phytovolatilisation	Che et al. (2003)
Se	*Brassica juncea, Astragalus bisulcatus, Astragalus racemosus* et *Cardamine hupingshanesis*	Phytovolatilisation	de Souza et al. (1999); Tong et al. (2014)
Ni	*Alyssum murale* et *Berkheya coddii*	Phytoextraction	Robinson et al. (1997); Bani et al. (2010)

I.6.2 Les procédés de bioremédiation

La **bioremédiation** se réfère à l'utilisation de microorganismes pour dépolluer les sols, les sédiments, les eaux ou encore l'air (Omokhagbor Adams et al., 2020). Elle implique la capacité des microorganismes à dégrader, transformer ou capter les polluants tels que les métaux dans un environnement donné. Le tableau I.8 décrit les différentes techniques de bioremédiation pouvant être utilisées *in situ* et *ex situ*.

Tableau I.8 – **Description des techniques de bioremédiation.** Selon Azubuike et al. (2016), Gopinath et al. (2017), Kapahi et Sachdeva (2019) et Pachaiappan et al. (2022).

Technique	Milieu / Mode	Principe
Aération in situ / Bioventilation (*bioventing*)	Sol non saturé (zone vadose)	Injection d'air dans le sol pour stimuler la dégradation aérobie des polluants par les microorganismes indigènes
Biostimulation	Sol ou eau (*in situ* ou *ex situ*)	Ajout de nutriments ou amendements pour stimuler l'activité microbienne existante
Bioatténuation naturelle / Atténuation biologique	Sol ou eau (*in situ*)	Dégradation naturelle des polluants par les microorganismes présents, sans intervention majeure
Biosoufflage / Injection d'air dans la nappe (*biosparging*)	Nappe phréatique / sol saturé	Injection d'air ou d'oxygène dans l'eau souterraine pour stimuler la dégradation aérobie
Bioréacteur	Sol ou eau (*ex situ*)	Traitement des sols ou eaux contaminés dans un réacteur contrôlé
Biopile / Monticule biologique	Sol (*ex situ*)	Empilement de sols contaminés avec aération et nutriments pour accélérer la dégradation microbienne
Bande de compostage / Labourage bioremédiatif (*Windrow / Land Farming*)	Sol (*in situ*)	Étaler et retourner les sols contaminés sur site pour favoriser la dégradation par les microorganismes
Biofiltration	Air ou eau (*in situ* ou *ex situ*)	Passage des gaz ou eaux polluées à travers un support biologique où la biomasse microbienne (vivante ou morte) captent les polluants

Ces différentes techniques s'appuient sur des concepts de bioaugmentation, biostimulation, et biosorption [16]. La **bioaugmentation** se concentre uniquement sur l'utilisation de microorganismes d'intérêts (Omokhagbor Adams et al., 2020). Cette pratique vise à dépolluer les

16. Le terme "biosorption" se réfère ici à un concept général, et non pas au mécanisme physico-chimique.

contaminants présents dans les sols, l'eau ou les sédiments via l'introduction de microorganismes spécialisés et ou transformés. En plus de dégrader les polluants dans le système considéré, l'inoculum peut compléter l'activité microbienne des souches indigènes du milieu. La **biostimulation**, proche de la bioaugmentation, consiste à favoriser les microorganismes indigènes au milieu qui présentent des capacités de dégradation, transformation, ou de réduction des polluants en composés moins toxiques, voire même à leur minéralisation totale dans le milieu (Omokhagbor Adams et al., 2020). Enfin, la **biosorption** consiste à utiliser de la biomasse microbienne vivante ou morte pour chélater,transformer, dégrader et/ou détoxifier les polluants (Gopinath et al., 2017; Pachaiappan et al., 2022). De par ses nombreux avantages (e.g., faible coût et *ecofriendly*), cette méthode est de plus en plus envisagée au lieu des méthodes traditionnelles de dépollution des eaux polluées (e.g., floculation et traitement électrochimique).

Considérées séparément, la bioremédiation et la phytoremédiation offrent des stratégies complémentaires. Leur association donne lieu au concept de **phytoremédiation assistée** ou **phytobioremédiation**, qui combine les avantages des deux approches (Herliana et al., 2018; Khalid et al., 2021; Sharma, 2021). Cette technique consiste à amender les plantes avec des microorganismes lors des procédés de phytoremédiation. Les microorganismes inoculés sont scrupuleusement choisis en fonction de leurs capacités à dégrader ou stabiliser les polluants dans le milieu, à favoriser la croissance des plantes et/ou encore à augmenter les taux d'accumulation dans la plante.

I.6.3 Recyclage des métaux et valorisation industrielle

Les procédés de phytoremédiation, bioremédiation et phytobioremédiation offrent des alternatives écologiques, esthétiques, peu coûteuses, polyvalentes et durables à la gestion des contaminations métalliques (Durand et al., 2021). Par ailleurs, ces procédés ouvrent également la voie au recyclage et à la valorisation des métaux. L'agromine et l'écocatalyse sont deux exemples probants de recyclage et valorisation des métaux grâce à des techniques de phytoextraction. L'**agromine** constitue une filière complète (figure I.37), allant de la phytoextraction des métaux dans le sol à la production de composés valorisables et commercialisables (Kidd et al., 2018; van der Ent et al., 2021). L'**écocatalyse**, quant à elle, désigne une approche scientifique de chimie verte, allant de la phytoextraction à la génération de catalyseurs métalliques biosourcés (figure I.38) (Grison et al., 2015; Grison et Escande, 2016).

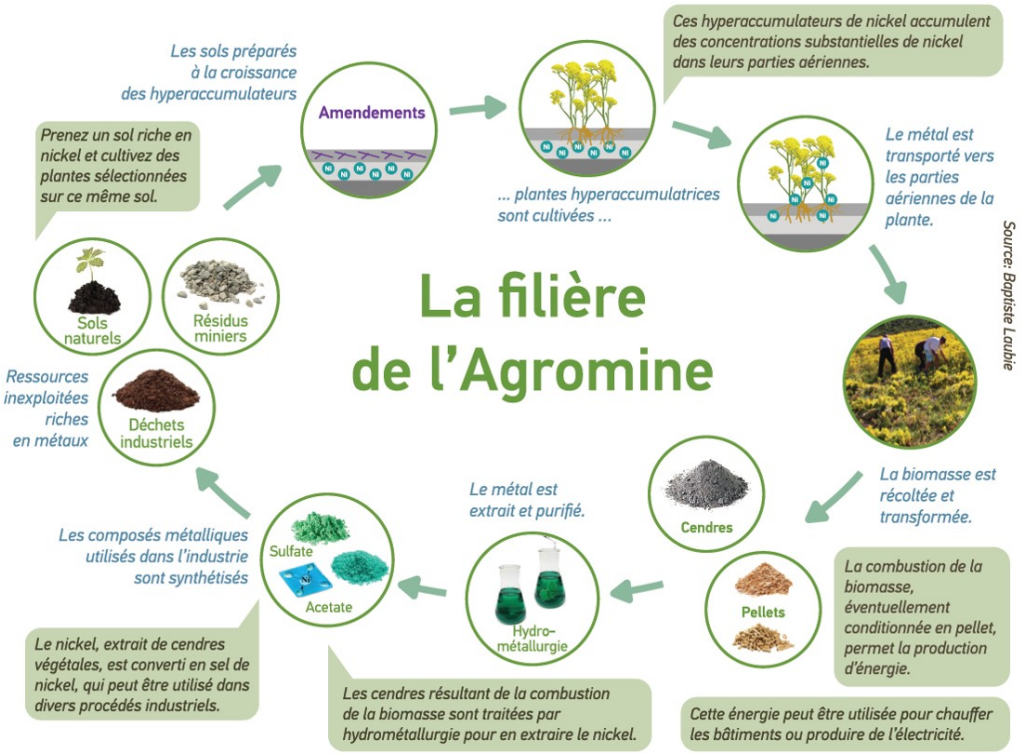


Figure I.37 – **La filière de l'agromine.**

Source : Baptiste Laubie; consultable au lien suivant : https://factuel.univ-lorraine.fr/article/lagromine-une-filiere-metallurgique-innovante-ecologique-et-lorraine/.

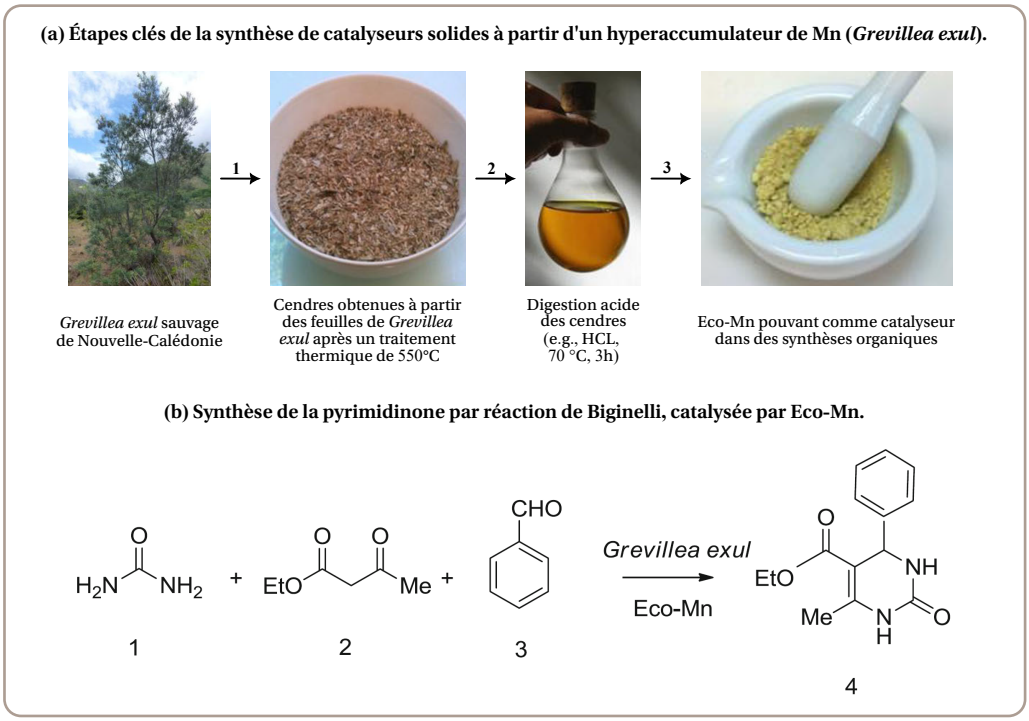


Figure I.38 – **Exemple de procédé d'écocatalyse.** Figures extraites et adaptées de Losfeld et al. (2015a).

*(**a**) Étapes clés de la synthèse de catalyseurs solides à partir d'un hyperaccumulateur de Mn (Grevillea exul). (**b**) Synthèse de la pyrimidinone par réaction de Biginelli, catalysée par Eco-Mn.*

La Nouvelle-Calédonie constitue un contexte particulièrement propice au développement de méthodes d'agromine et d'écocatalyse, ses sols riches en nickel offrant un terrain privilégié pour tester et optimiser des stratégies durables de récupération et de valorisation industrielle des métaux.

I.7 Le contexte néo-calédonien

I.7.1 Généralités

La Nouvelle-Calédonie est un archipel français situé dans le Pacifique Sud d'une superficie de 18 575 km^2 occupant une zone économique exclusive de 1 740 000 km^2 (figure I.39) (Bonvallot et al., 2012). Selon le 1er article de la loi organique n°99-209 du 19 mars 1999 relative à la Nouvelle-Calédonie [17] :

"La Nouvelle-Calédonie comprend : La Grande-Terre, l'île des Pins, l'archipel des Bélep, Huon et Surprise, les îles Chesterfield et les récifs Bellone, les îles Loyauté (Maré, Lifou, Tiga, Beautemps-Beaupré et Ouvéa), l'île Walpole, les îles de l'Astrolabe, les îles Matthew et Fearn ou Hunter, ainsi que les îlots proches du littoral."

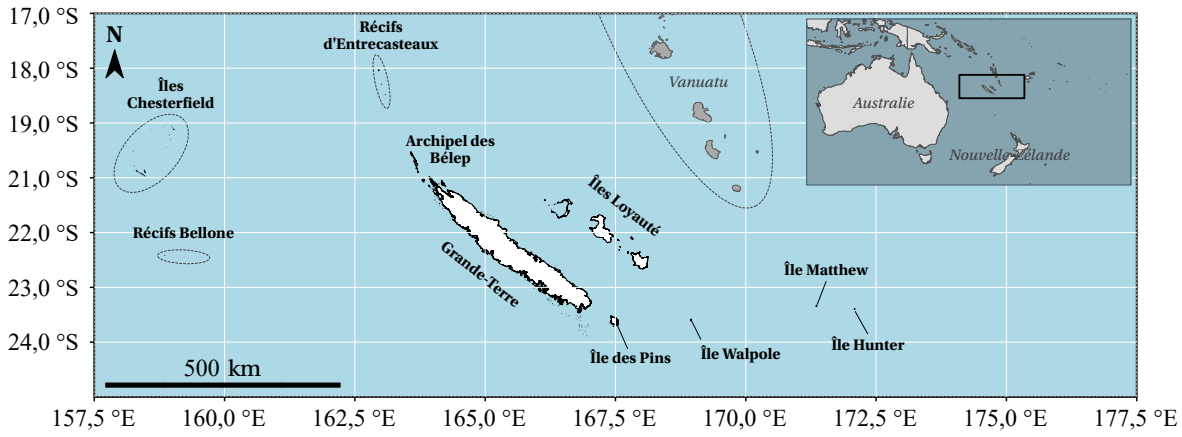


Figure I.39 – **Archipel de la Nouvelle-Calédonie.** Carte modifiée de Govan (2025).

La Grande-Terre, l'île principale, s'étend sur environ 400 km de long pour une largeur maximale d'environ 50 km (Bonvallot et al., 2012). Elle est traversée par la Chaîne centrale, dont le point culminant est le Mont Panié (1 629 m). Cette barrière montagneuse crée un contraste climatique marqué entre l'est — plus humide — et l'ouest — plus sec.

Le climat de l'île se caractérise par une saison humide de novembre à mars et une saison sèche d'avril à octobre. Ce régime saisonnier peut être influencé par le phénomène ENSO [18] (*El Niño southern oscillation*) (Glantz et Ramirez, 2020) : lors des épisodes *El Niño*, les précipitations

17. Disponible au lien suivant : https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000393606/
18. Désigne les variations de température des eaux de surface dans le Pacifique tropical oriental et leurs impacts sur le climat et les conditions météorologiques.

diminuent, tandis que lors des épisodes *La Niña*, elles peuvent être plus abondantes et accentuer la saison humide.

Enfin, l'archipel est également caractérisé par une forte diversité biologique, tant terrestre que marine, illustrée notamment par son lagon, classé au patrimoine mondial de l'UNESCO (Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture) (Bonvallot et al., 2012), ainsi que par son statut de "point chaud" de la biodiversité terrestre (Myers et al., 2000; Wulff et al., 2013).

I.7.2 Les sols néo-calédoniens

I.7.2.1 Généralités et diversité pédologique de la Grande-Terre

La Grande-Terre, l'île principale de l'archipel, trouve son origine lors de la fragmentation du Gondwana il y a 100 à 70 millions d'années. À la suite de la subduction des rides de démantèlement, ce fragment continental a commencé à s'isoler, un processus accompagné par l'accumulation de sédiments marins (Cluzel et al., 2012). Plus tard, de nouveaux mouvements tectoniques ont entraîné la remontée de roches profondes et l'obduction d'une partie du plancher océanique. Enfin, après l'Éocène, la Grande-Terre a émergé définitivement (figure I.40), façonnant son relief actuel et sa couverture pédologique singulière.

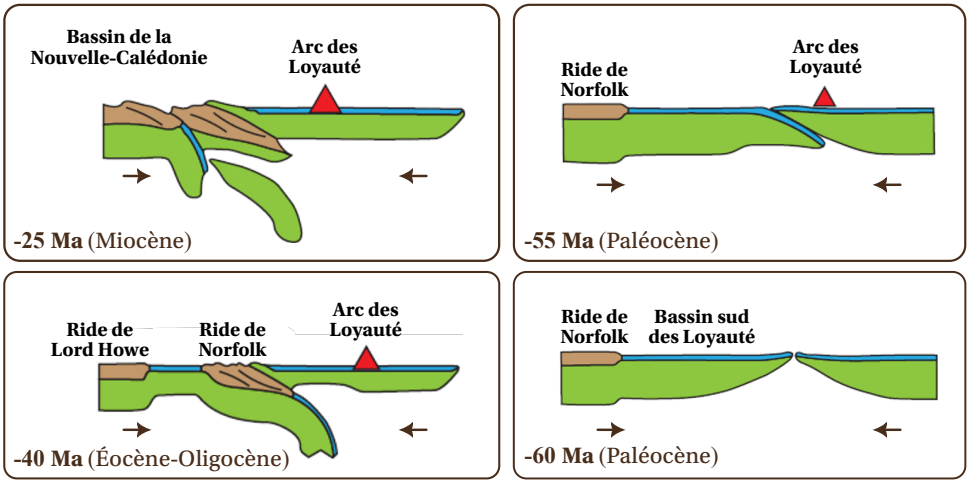


Figure I.40 – **Modèle géodynamique de la formation de la Grande-Terre selon Cluzel et al. (2012).** Figure adaptée de Parmentier (2023).

En conséquence de son histoire géologique, cet archipel présente une diversité minéralogique remarquable avec un large panel d'affleurements rocheux, d'âges et de natures différentes. Au total, 20 types de sols différents sont recensés sur l'archipel et peuvent être regroupés en 6 catégories (Bonvallot et al., 2012) : les sols peu évolués d'érosion (régosols et leptosols), les sols argileux gonflants (vertisols), les sols bruns tropicaux (cambisols), les sols appauvris (acrisols), les latérites (ferralsols et plinthosols) et les sols alluviaux (fluvisols).

I.7.2.2 Les massifs ultramafiques

Environ un tiers de la surface de la Grande-Terre est constitué de massifs ultramafiques, c'est-à-dire d'étendues géologiquement homogènes dominées par des sols ultramafiques (Sevin et al., 2020). Ces massifs proviennent de l'altération de roches ultramafiques, principalement différenciées en péridotites de type harzburgite ou dunite, plus ou moins serpentinisées (cf., figure I.9). Ces péridotites se présentent en nappes dans le sud et sont dispersées en klippes (patch) dans le nord (figure I.41). Elles se distinguent par de fortes concentrations en Ni, Co, Cr et Mn, ainsi que par une pauvreté en N, K et P, et des ratios Ca/Mg faibles (Jaffré et al., 2009). Ces conditions édaphiques particulières, couplées à l'insularité, ont créé un environnement *a priori* inhospitalier pour le développement et la croissance des plantes. Cependant, elles ont favorisé l'émergence d'une flore native extrêmement diversifiée (Jaffré et al., 2009; Isnard et al., 2016).

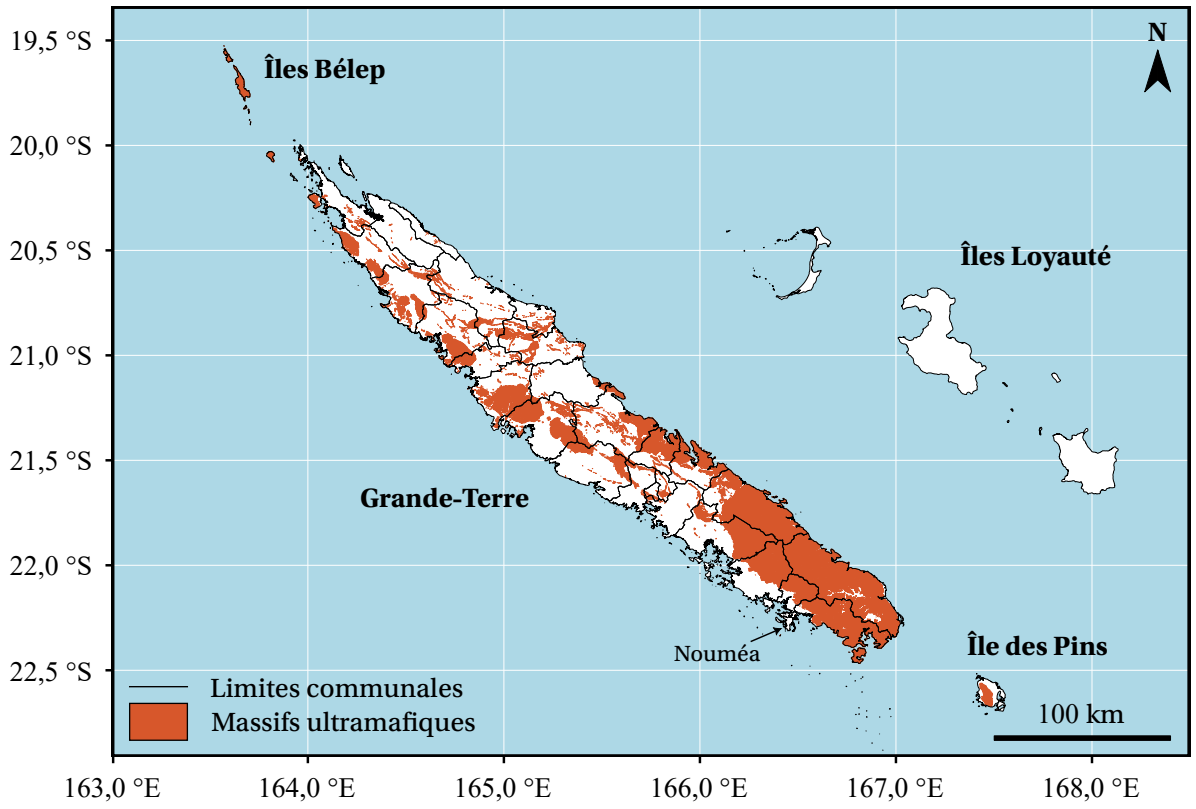


Figure I.41 – **Répartition des massifs ultramafiques de Nouvelle-Calédonie.**
Carte générée sous RStudio (Team, 2020) avec le package ggplot2 (v3.5.1) (Wickham, 2016). Sources des shapefiles pour les limites communales et les massifs ultramafiques : https://georep.nc.

I.7.3 Diversité floristique des massifs ultramafiques

Les communautés végétales associées aux massifs ultramafiques se distinguent principalement en deux unités physionomiques : les forêts denses et humides, qui représentent

environ 1 100 km^2, et les maquis ("maquis miniers"), qui représentent environ 4 600 km^2 (Jaffré et al., 2009). Les forêts denses et humides de type serpenvirente caractérisent des forêts à feuillage persistant recevant entre 1 300 et 3 500 mm de pluie par an. Les maquis, quant à eux, caractérisent des milieux ouverts, avec une strate supérieure de moins de 6 m de type sclérophylle (végétation à feuilles épaisses et coriaces, adaptées à réduire la perte d'eau) et une strate herbacée composée de cypéracées. Ils présentent une répartition large et peuvent être présents du littoral jusqu'à 1 600 m d'altitude. Leur présence résulte principalement de feux de forêt répétés. En fonction des caractéristiques des sols ultramafiques et de l'âge des formations, différents types de maquis peuvent être observés : le maquis arbustif, le maquis ligno-herbacé, le maquis buissonnant et le maquis paraforestier.

Comparativement aux autres unités édaphiques rencontrées en Nouvelle-Calédonie, les sols utramafiques présentent la plus grande diversité floristique avec 2 145 espèces et le plus fort taux d'endémisme (81,4%) de l'île (tableau I.9) (Jaffré et al., 2009). L'étude de Isnard et al. (2016) a démontré que la plupart des grandes familles néo-calédoniennes d'eudicotylédones (qui comptent au moins 15 espèces) ont une proportion plus élevée d'espèces inféodées aux sols ultramafiques. C'est notamment le cas des familles suivantes, qui présentent des proportions supérieures à 50% : Dilléniacées, Éricacées, Thyméléacées, Protéacées, Picrodendracées, Myodocarpacées, Cunoniacées, Sapotacées, Rutacées, Phyllanthacées et Salicacées.

Tableau I.9 – **Endémicité de la flore néo-calédonienne selon les unités édaphiques.** Tableau adapté de Jaffré et al. (2009).

Unité édaphique	Nombre d'espèces indigènes	Nombre d'espèces endémiques	
		Total (% d'endémicité)	Uniquement dans une unité édaphique
Roches ultramafiques	2 145	1 747 (81,4)	1 169
Roches acides	1 888	1 203 (63,7)	528
Roches calcaires	485	190 (39,2)	38
Sols salins	183	19 (10,4)	3
Zones humides et aquatiques	162	89 (54,9)	22

Outre le fort taux d'endémisme global, la flore de Nouvelle-Calédonie présente de nombreux cas de microendémisme. Le microendémisme désigne des "espèces endémiques restreintes" (*narrow endemic species*) où certaines espèces sont limitées à une aire de répartition extrêmement restreinte, parfois réduite à un unique massif ou versant (Morat, 1993; Bradford et Jaffré, 2004; Gâteblé et Munzinger, 2018). Plusieurs cas de microendémisme sont observables sur les massifs ultramafiques et font l'objet d'un suivi de conservation particulier de la par l'UICN (union internationale pour la conservation de la nature) (Wulff et al., 2013; Pillon et al., 2023).

Enfin, comme abordé en section I.3.3, ces massifs ultramafiques constituent un véritable réservoir de plantes métallophytes et notamment d'espèces hyperaccumulatrices, voire hy-

pernickélophores (Jaffré et Schmid, 1974; Jaffré et al., 1976, 2013; Gei et al., 2020b). L'étude de Gei et al. (2020b) menée sur six familles végétales majeures (Cunoniacées, Oncothecacées, Phyllanthacées, Salicacées, Sapotacées et Violacées) et d'autres taxa associés aux sols ultramafiques de l'archipel, a permis de révéler un total 99 espèces hyperaccumulatrices de Ni, 74 de Mn, 8 de Co et 4 de Zn ; le tout sur un total de 1 484 espèces étudiées, représentant 88,5% de la flore ultramafique néo-calédonienne.

Ce réservoir unique de biodiversité est soumis à de fortes pressions, notamment liées au changement climatique, à l'exploitation minière, aux espèces invasives, et aux feux de forêts, pour n'en citer que quelques-unes. Ces pressions menacent l'intégrité des massifs et favorisent la fragmentation des habitats ultramafiques ; couplées à la forte diversité, elles font de l'archipel un des plus importants *hotspot* de biodiversité mondiale (Myers et al., 2000; Wulff et al., 2013).

I.7.4 Diversité microbiennes des massifs ultramafiques

À l'instar de la flore, les microorganismes associés aux écosystèmes ultramafiques de Nouvelle-Calédonie présentent une grande diversité. Récemment, l'étude de Ripoll et al. (2025), menée sur plusieurs massifs ultramafiques, a mis en évidence une forte diversité fongique et bactérienne, avec des communautés microbiennes propres à chaque massif étudiés. Ces résultats corroborent des travaux antérieurs utilisant l'ADN environnemental (ADNe) déjà réalisés sur les sols ultramafiques de Nouvelle-Calédonie (Gourmelon et al., 2016; Fernandez Nuñez et al., 2021). Dans l'ensemble, ces études montrent que les communautés microbiennes sont influencées à la fois par les caractéristiques du sol, mais également par le type de végétation et les dynamiques de succession observées.

Au-delà des approches basées sur l'ADNe, l'étude des microorganismes cultivables a également permis d'apporter des informations précieuses sur la diversité et les potentialités fonctionnelles associées aux sols ultramafiques. En effet, les travaux menés par Mercky (1998) ont permis d'isoler plusieurs rhizobactéries (bactéries associées à la rhizosphère) promotrices de la croissance des plantes isolées à partir racines de Cypéracées, Légumineuses et Poacées, provenant de sols ferritiques, ferralitiques ou encore de sols bruns serpentiniques. Ces travaux ont permis de souligner le rôle majeur des microorganismes indigènes aux substrats ultramafiques dans les procédés de revégétalisation des massifs dégradés. Par la suite, plusieurs travaux d'isolement et de caractérisation des rhizobactéries associées à des plantes pionnières de sols ultramafiques de type *Costularia* ont été entrepris (Gonin et al., 2013). Ces bactéries ont montré plusieurs effets bénéfiques pour la croissance des plantes en contrainte ultramafique, ainsi que des mécanismes de résistance vis-à-vis des métaux (e.g., production d'EPS et formation de biofilm) (Gonin et al., 2013; Guentas et al., 2016; Bourles et al., 2020a,

2024).

En parallèle de ces études, plusieurs travaux ont aussi été réalisés sur les mycorhizes d'espèces inféodées aux sols ultramafiques (Amir et al., 2008; Lagrange, 2009; Lagrange et al., 2011; Gensous, 2014; Crossay et al., 2018; Carriconde et al., 2019). Les études menées sur le genre *Costularia* ont montré le rôle positif des associations avec des mycorhizes à arbuscules sur l'adaptation des plantes au stress ultramafique (Lagrange, 2009; Lagrange et al., 2011). Par ailleurs, les études menées sur les ectomychorizes ont montré qu'une forte proportion d'espèces serait native de Nouvelle-Calédonie (Carriconde et al., 2019; Ripoll et al., 2025). En effet, l'étude de Carriconde et al. (2019) sur la diversité des ectomycorhizes dans la forêt tropicale humide de Nouvelle-Calédonie sur sols ultramafiques a rapporté que jusqu'à 95% des taxons identifiés n'avaient été recensés qu'en Nouvelle-Calédonie.

L'ensemble de ces travaux souligne l'importance des communautés microbiennes dans le maintien des massifs ultramafiques. Soumises aux mêmes pressions que la flore, elles doivent être étudiées et intégrées aux programmes de revégétalisation et de restauration des milieux dégradés. De plus, la présence probable de nombreuses espèces encore non décrites met en évidence la nécessité de poursuivre leur identification et leur caractérisation.

Ainsi, la Nouvelle-Calédonie, qui regorge simultanément d'espèces végétales hyperaccumulatrices de métaux et de microorganismes autochtones sur milieux ultramafiques, représente un laboratoire de choix pour étudier les interactions plantes-microbiomes, permettant aux métallophytes d'exclure ou d'hyperaccumuler les métaux.

I.7.5 L'exploitation minière en Nouvelle-Calédonie

I.7.5.1 L'ascension du "Roi Nick"

L'exploitation du Ni sur l'archipel néo-calédonien débuta à la fin du XIXe siècle suite à la découverte par Jules Garnier d'une roche de silicate de nickel et de magnésium qui héritera plus tard de son nom, la "garniérite" (Maison de la Nouvelle-Calédonie, 2016). Suite à l'acte de naissance officiel du minerai néo-calédonien signé le 19 juin 1876, la première fonderie voit le jour le 10 décembre 1877. Au fil des années et de l'avancée des techniques industrielles, les premières exploitations souterraines cèdent peu à peu leur place aux mines à ciel ouvert (figure I.42).

L'évolution et l'expansion des techniques d'exploitation, ainsi que les réserves importantes de Ni du territoire, offrent deux époques fastes à l'archipel : le "boom du nickel" entre 1969 et 1972 et les "nouvelles années folles" au début du XXIe siècle (Maison de la Nouvelle-Calédonie, 2016). Ces périodes assurent une place de choix pour

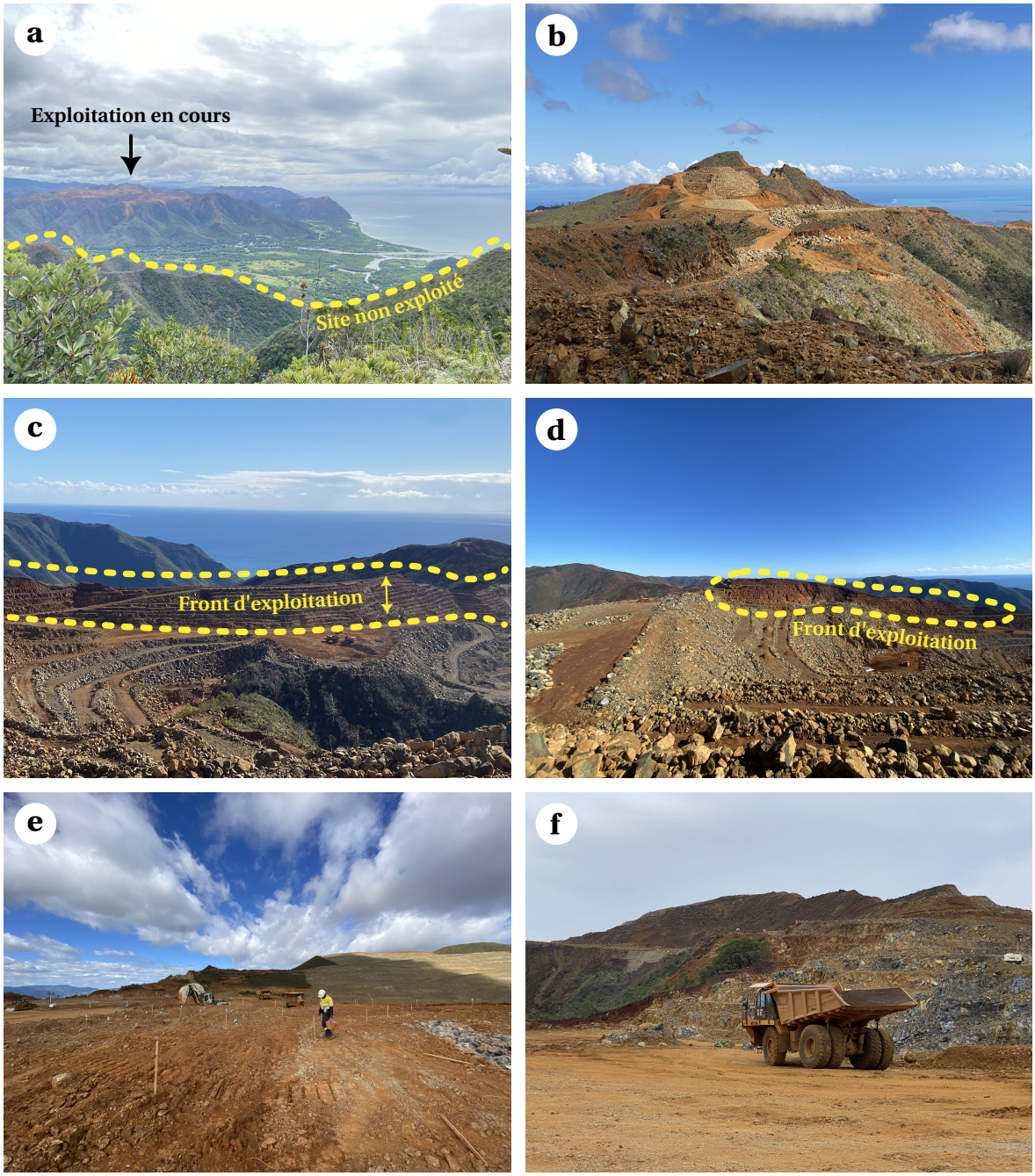


Figure I.42 – **Aperçu de quelques exploitations minières à ciel ouvert de Nouvelle-Calédonie.**

Crédits photos : Jean-Baptiste Parmentier.
*(**a**) Site minier de Thio. (**b**) Site minier de Poya en cours d'exploitation. (**c**) et (**d**) sites miniers de Kouaoua en cours d'exploitation avec des verses en cours de dépôt aux premiers plans. (**e**) Site minier de Yako lors de sondage. (**f**) Site minier de Yako lors du transport des stériles/minerais.*

la Nouvelle-Calédonie sur le marché mondial du Ni. Effectivement, cet archipel français du Pacifique Sud figure parmi le top 3 en 2023 des producteurs mondiaux de Ni, avec à son

actif 230 000 tonnes de Ni produit [19], juste après l'Indonésie (1 800 000 tonnes de Ni) et les Philippines (400 000 tonnes de Ni). Ce marché territorial est dominé par trois sociétés : La Société Le Nickel (SLN), qui s'est développée sur le territoire dès 1880 et y a prospéré seule jusqu'aux années 2000, période à laquelle deux nouvelles usines ont été créées, aujourd'hui gérées respectivement par Koniambo Nickel et Prony Ressources.

I.7.5.2 Les actions mises en place pour préserver la biodiversité

Suite au développement des moyens mécanisés, peu après la guerre, l'exploitation à ciel ouvert s'est développée sur l'archipel, entraînant une destruction des écosystèmes associés. L'exploitation à ciel ouvert consiste à extraire le minerai présent à proximité de la surface du sol. Ce type d'exploitation induit une déforestation de la zone et un décapage des stériles, c'est-à-dire des couches du sol ne présentant aucune valeur pour les mineurs. Ces couches comportent les parties organiquement actives communément appelées le "*topsoil*" (qui se compose des horizons O et A), la cuirasse, et les latérites. Ces stériles étaient déplacés et tout simplement stockés en décharge. Ce type d'exploitation et de gestion présentait des impacts destructeurs vis-à-vis de la faune et de la flore (Jaffré et al., 2010; Deuss, 2023), favorisant grandement les phénomènes d'érosion, une dispersion accrue des ETM dans les écosystèmes adjacents, et une contamination des réserves en eau (Losfeld et al., 2015a). Dans le but de réduire ces impacts sur l'environnement, des études environnementales ont été entreprises dans les années 60, ouvrant la voie aux méthodes de revégétalisation et à des méthodes d'exploitation plus réfléchies dans la décennie qui a suivi (Jaffré et Pelletier, 1992). Une collaboration avec l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD, anciennement Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, ORSTOM) a permis d'identifier à l'époque les végétations pionnières locales potentiellement utilisables pour la revégétalisation des anciens sites miniers. Au cours des années suivantes, plusieurs collaborations ont eu lieu, permettant d'approfondir les méthodes de revégétalisation locales, aboutissant en 1992 à la rédaction d'un ouvrage à destination des mineurs, scientifiques et pépiniéristes (Jaffré et Pelletier, 1992).

Parmi les techniques adoptées, on compte une meilleure gestion des eaux, avec notamment la mise en place de décanteurs, et la création de verses à stériles latéritiques pour remplacer les décharges à stériles (figure I.43) (Jaffré et Pelletier, 1992; Losfeld et al., 2015a). Ce procédé consiste à aménager les anciennes exploitations en verses pouvant accueillir un empilement de couches de stériles reposant sur un drain rocheux. Une fois comblées, les verses sont revégétalisées avec des plantes adaptées au substrat. Afin d'assurer une meilleure efficacité

19. *Daily Data* du 16 mai 2024 de Tristant Gaudiaut, "La Nouvelle-Calédonie, troisième producteur mondial de nickel" : https://fr.statista.com/infographie/32267/classement-pays-et-territoires-selon-la-production-miniere-de-nickel/

de la revégétalisation, le *topsoil* est maintenant ajouté en dernière couche des verses afin de recevoir les plants et les semis. Cette dernière couche, biologiquement très active, comporte une réserve de graines adaptées aux contraintes métalliques et des microorganismes d'intérêt pour le développement des plantes (Amir et al., 2022). Ces verses revégétalisées sont entrecoupées de caniveaux de mise hors d'eau qui agissent comme des décanteurs, limitant davantage les phénomènes d'érosion et de lessivage.

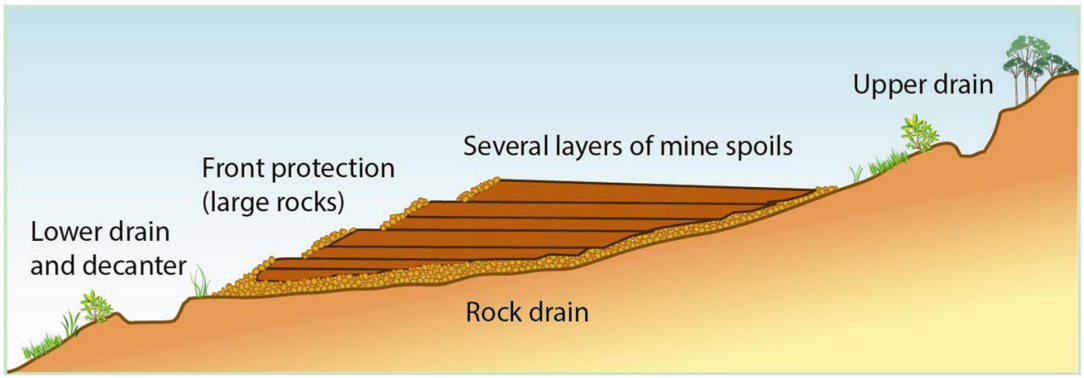


Figure I.43 – **Schéma d'une verse à stériles.** Figure extraite de Losfeld et al. (2015a).

Les différentes collaborations entre les institutions ont permis, en 2009, d'aboutir à la création d'un code minier intégrant des notions de protection environnementale, imposant notamment la réalisation d'études d'impact, l'élaboration de plans de réhabilitation et la mise en place de garanties financières pour restaurer les sites dégradés.

I.7.6 Les espèces hyperaccumulatrices de Ni : une ressource locale encore sous-exploitée

Les microorganismes associés aux hyperaccumulateurs — qu'ils soient mycorhiziens, endophytes ou rhizosphériques — jouent un rôle clé dans la survie des plantes sur ces sols extrêmes. Ils peuvent renforcer les phénotypes d'hyperaccumulation ou d'exclusion des métaux (Thijs et al., 2017). Cela se fait, par exemple, en modifiant la spéciation des métaux dans le sol ou en activant des gènes de résistance chez la plante. Pourtant, malgré leur importance, le microbiote complet de ces espèces, y compris dans leurs parties aériennes, reste peu exploré en Nouvelle-Calédonie. Cette lacune limite le développement de stratégies optimisées de phytoremédiation ou de phytoextraction assistée, alors même que les interactions hyperaccumulateur-microorganismes représentent un levier stratégique pour la revégétalisation des anciens sites miniers ainsi que pour la phytoextraction assistée (Lebeau et al., 2008; Benizri et al., 2020).

Par ailleurs, l'exposition accrue de la population locale au Ni et au Cr (jusqu'à 20% et 2% de plus qu'en France métropolitaine, respectivement) souligne l'importance de développer des

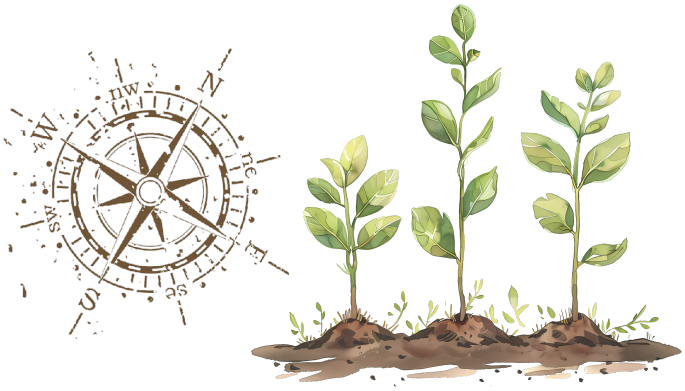
solutions de bioremédiation locales (Cordier et al., 2018). Les microorganismes indigènes des écosystèmes ultramafiques, naturellement résistants aux métaux, offrent des pistes prometteuses : sélectionnés et cultivés, ils pourraient stabiliser les métaux dans les sols, favoriser leur extraction par les plantes, ou servir de biofiltres pour dépolluer les eaux.

En Nouvelle-Calédonie, certains hyperaccumulateurs (*Grevillea*, *Geissois*, *Cloezia*) sont utilisés pour restaurer les sols miniers, limiter l'érosion et tester l'agromine pour le Ni (Burtet-Sarramegna et al., 2021). Toutefois, les résultats restent variables selon les espèces, les amendements et les sites, et leur utilisation peut être limitée par la faible biomasse ou la biodisponibilité restreinte des métaux. C'est pourquoi les programmes actuels étudient les microorganismes associés aux plantes, capables de favoriser leur croissance et leur hyperaccumulation, afin de développer des stratégies d'agromine et de restauration plus efficaces.

Les études combinant des approches cultures-dépendante et culture-indépendante offrent un axe de recherche privilégié pour mieux comprendre l'hyperaccumulation du Ni en intégrant le rôle du microbiome (Visioli et al., 2015). Caractériser les communautés et les réseaux microbiens ainsi que leur rôle potentiel dans l'atténuation du stress métallique et le phénotype d'hyperaccumulation est primordial pour exploiter ces ressources de manière efficiente et à bon escient (Burtet-Sarramegna et al., 2021). En combinant l'étude des hyperaccumulateurs et de leur microbiome, la recherche pourrait concevoir des systèmes intégrés — associant plantes et microorganismes — pour restaurer les écosystèmes miniers, limiter la dispersion des métaux et réduire l'exposition des populations. Ces avancées sont cruciales pour concilier exploitation des ressources, préservation de la biodiversité et protection de la santé publique en Nouvelle-Calédonie. Par ailleurs, cela pourrait permettre d'ouvrir la voie au développement de nouvelles filières économiques prometteuses : agromine bioaugmentée, ou développements biotechnologiques issus des plantes et/ou des biomasses bactériennes (vivantes ou mortes) ou de leurs coproduits.

CHAPITRE II

Présentation et caractérisation des espèces et sites d'étude



" Tout le succès d'une opération réside dans sa préparation "

Sun Tzu

Table des matières

II.1 Choix des espèces étudiées **111**
II.2 Présentation des espèces étudiées **113**
II.2.1 Généralités sur le genre *Psychotria* 113
II.2.2 Généralités sur le genre *Geissois* 114
II.3 Mécanismes d'hyperaccumulation du Ni chez *P. gabriellae* et *G. pruinosa* **115**
II.3.1 Teneur et distribution en/du Ni dans les organes et tissus 115
II.3.2 Molécules impliquées dans la chélation et le transport du Ni 120
II.4 Sites étudiés dans le cadre de la thèse **120**
II.4.1 Présentation des sites 120
II.4.2 Caractéristiques chimiques des sites d'étude 123

Ce chapitre constitue une étape de transition entre l'état de l'art et les chapitres de résultats. Il vise à présenter (i) les espèces modèles et leurs mécanismes connus d'hyperaccumulation du Ni, et (ii) les sites étudiés et leurs principales caractéristiques chimiques. L'objectif est de poser le cadre biologique et expérimental dans lequel s'inscrivent les CHAPITRES III et IV. Les détails méthodologiques propres à la caractérisation chimique des sites et des espèces sont détaillés dans l'annexe A, section A.1.

II.1 Choix des espèces étudiées

Cette thèse se concentre sur les microbiomes bactériens et fongiques de deux espèces hyperaccumulatrices de Ni endémiques de la Nouvelle-Calédonie : *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*. Le choix des espèces végétales s'est appuyé sur des travaux antérieurs menés au sein de (i) mon équipe de recherche, l'Institut de Sciences Exactes et Appliquées (ISEA), à l'Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), (ii) l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Nouvelle-Calédonie, (iii) l'Université du Queensland (Australie) et (iv) le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Institut des Sciences du Végétal de Gif-sur-Yvette (France), de manière indépendante ou en collaboration. Ainsi, différentes études précédemment menées sur ces espèces ont permis d'explorer divers axes de recherche, tels que : la phylogénie (Jaffré et al., 2013; Barrabé, 2013; Pillon et al., 2014), la germination des graines (Fogliani et al., 2004; Villegente, 2013), les associations mycorhiziennes (Amir et al., 2007), la distribution du Ni (Gei et al., 2020a), la caractérisation des molécules impliquées dans la chélation et le transport du Ni dans les feuilles (Callahan et al., 2012; García de la Torre et al., 2020), ainsi que l'utilisation de ces espèces en phytoextraction et en écocatalyse (Grison et al., 2013; Losfeld et al., 2015b; Grison et Escande, 2016). Cependant, avant ce travail doctoral, aucune étude n'avait examiné de manière systémique le rôle du microbiome dans l'hyperaccumulation du Ni chez ces espèces néo-calédoniennes, en analysant à une échelle fine l'ensemble des communautés bactériennes et fongiques associées, à la fois dans les compartiments souterrains et aériens de la plante, et en combinant des approches dépendantes et indépendantes de la culture des microorganismes.

Dans le cadre de ces travaux de thèse, et comme évoqué en Introduction générale, une approche comparative a été adoptée, dans laquelle une espèce hyperaccumulatrice de Ni a été comparée à une espèce non-accumulatrice (figure II.1). Les espèces non-accumulatrices retenues pour la mise en œuvre de ces comparaisons sont les suivantes :

- ***Psychotria semperflorens*** — cette espèce a l'avantage de se développer en sympatrie

sur certains massifs ultramafiques avec l'espèce hyperaccumulatrice de Ni, *Psychotria gabriellae*. De plus, des études antérieures se sont déjà appuyées sur ce couple pour étudier les mécanismes moléculaires impliqués dans l'hyperaccumulation du Ni par des approches transcriptomiques (García de la Torre et al., 2020).

→ ***Geissois racemosa*** – cette espèce, comparée à *G. pruinosa* n'est pas associée aux massifs ultramafiques et présente en moyenne (et très majoritairement) des concentrations foliaires en Ni très inférieures au seuil d'hyperaccumulation (1 000 µg.g^{-1}), bien que certains individus aient pu, de manière tout à fait anecdotique (1 individu sur 18 dans l'étude de Gei et al. (2020b)), présenter des concentrations foliaires en Ni égales ou supérieures à ce seuil (Jaffré et al., 1979a; Gei et al., 2020b).

Cette configuration permet à la fois : (i) d'étudier l'effet du phénotype (exclusion *vs.* hyperaccumulation) sur les communautés microbiennes dans un contexte édaphique partagé (couple *Psychotria*), (ii) d'évaluer l'effet combiné du phénotype et des conditions édaphiques sur les communautés microbiennes (couple *Geissois*) et (iii) d'analyser l'effet du genre de l'espèce végétale sur les communautés microbiennes (comparaison des espèces hyperaccumulatrices *P. gabriellae* et *G. pruinosa* entre elles).

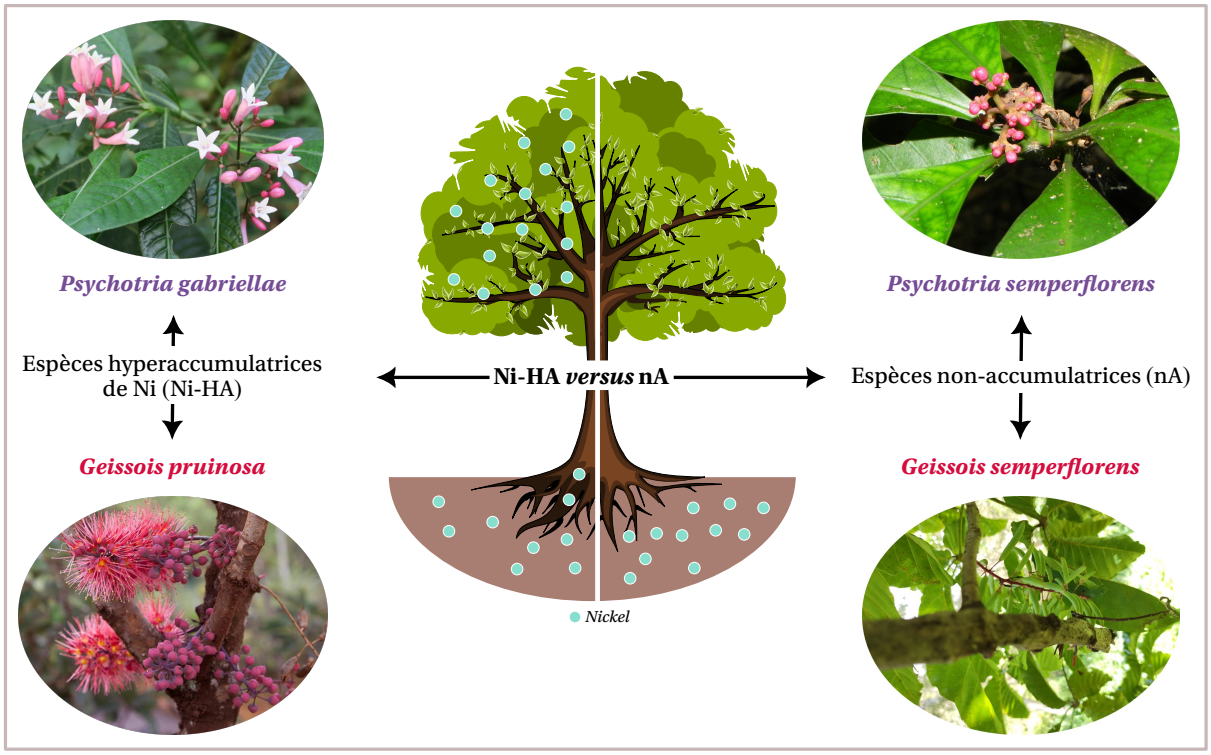


Figure II.1 – **Présentation des espèces étudiées dans le cadre de la thèse.**
Crédits images : Julie Dijoux (Geissois racemosa) ; Benoît Henry (Psychotria semperflorens, disponible sur https://endemia.nc/flore/fiche1193) ; Gei et al. (2020a) (Psychotria gabriellae et Geissois pruinosa).

II.2 Présentation des espèces étudiées

II.2.1 Généralités sur le genre *Psychotria*

Dans la famille des Rubiacées, le genre *Psychotria* est largement répandu dans le monde. Il représente le genre le plus riche en termes d'espèces au sein de sa fammille avec 1 834 espèces recensées à ce jour (Davis et al., 2009; Barrabé, 2013). La Nouvelle-Calédonie recense actuellement 85 espèces de *Psychotria*, toutes endémiques, ce qui classe ce genre parmi les plus diversifiés du territoire au sein des Angiospermes, après le genre *Phyllanthus* (comptant 116 espèces végétales distinctes).

Les espèces de *Psychotria* de l'archipel néo-calédonien sont subdivisées en deux lignées phylogénétiques, ou clades (Barrabé, 2013). Le premier clade, NC1, comporte des arbrisseaux ou arbustes écologiquement très spécialisés uniquement présents dans le Grand Massif (maquis miniers sur sols ultramafiques) du Sud de la Grande-Terre. Le second clade, NC2, comporte quant à lui des espèces beaucoup plus diversifiées, tant morphologiquement qu'écologiquement. Il comporte à la fois des arbrisseaux, des arbustes ou de petits arbres pouvant occuper diverses niches écologiques (e.g., sols ultramafiques, sols sédimentaires, forêts humides, maquis ou savanes). Selon Barrabé (2013), le clade NC1 de *Psychotria* correspond à une lignée relictuelle, vraisemblablement marquée par un épisode d'extinction et aujourd'hui cantonnée aux maquis miniers. À l'inverse, le clade NC2 — auquel appartiennent nos deux espèces d'étude, *P. gabriellae* et *P. semperflorens*, font partie — représente la radiation la plus vaste, récente et rapide de plantes en Nouvelle-Calédonie, probablement issue des forêts humides australiennes. Parmi ces deux clades, plusieurs espèces de *Psychotria* inféodées à des substrats ultramafiques présentent des phénotypes d'hyperaccumulation du Ni et Mn (tableau II.1).

Tableau II.1 – **Espèces néo-calédoniennes de *Psychotria* présentant des phénotypes d'hyperaccumulation de Ni et Mn.** Données extraites de Gei et al. (2020b).

Taxon	**Intervalle de Ni [moyenne] ($\mu g.g^{-1}$)**	**Médiane ($\mu g.g^{-1}$)**
P. gabriellae	22 700–79 900 [40 900]	34 500
P. comptonii	340–2 830 [1 610]	1 670
Taxon	**Intervalle de Mn [moyenne] ($\mu g.g^{-1}$)**	**Médiane ($\mu g.g^{-1}$)**
P. pseudomicrodaphne	14 900–158 000 [61 600]	36 900
P. saltiensis	1 810–21 400 [12 100]	12 600
P. declieuxioides	880–15 600 [8 470]	8 690
P. faguetii	3 690–15 300 [9 770]	10 100
P. leratii	1 860–19 300 [8 200]	5 820
P. poissoniana	3 460–12 300 [7 370]	6 880

II.2.2 Généralités sur le genre *Geissois*

Le genre *Geissois*, rattaché à la famille des Cunoniacées, comprend 19 espèces *sensu stricto*, réparties majoritairement en Nouvelle-Calédonie (13 espèces), ainsi qu'aux îles Fidji (4 espèces), au Vanuatu (1 espèce) et aux îles Salomon (1 espèce) (Pillon et al., 2014). Ce genre regroupe de grands arbustes et des arbres imposants, présents surtout dans les forêts tropicales humides et à leurs lisières, mais aussi dans la végétation secondaire, comme la savane à *Melaleuca quinquenervia* (niaouli) et le maquis sur roches ultramafiques (Pillon et al., 2014).

L'étude de Pillon et al. (2014) sur les espèces néo-calédoniennes de *Geissois* a montré que ce genre dérivait d'un unique colonisateur rapidement diversifié en 13 espèces. Celles-ci peuvent être inféodées aux sols ultramafiques, non ultramafiques, voire aux deux. Sur sols non ultramafiques, elles partagent les mêmes aires mais diffèrent par la composition élémentaire de leurs feuilles, tandis que, sur sols ultramafiques, elles présentent des compositions élémentaires similaires mais des répartitions distinctes. Cette spécialisation aux sols ultramafiques s'accompagne d'une hyperaccumulation de Ni chez toutes les espèces, excepté *G. belema*, bien qu'elles utilisent des molécules différentes pour la chélation métallique (Callahan et al., 2012). Selon Pillon et al. (2014), ce genre illustre une radiation adaptative cryptique, où la diversité des stratégies biochimiques face aux conditions édaphiques favorise la diversification et la coexistence des espèces. Cette radiation adaptative cryptique et la diversité des stratégies biochimiques se traduisent également par la capacité de nombreuses espèces de *Geissois* à hyperaccumuler plusieurs métaux, dont le Ni (tableau II.2).

Tableau II.2 – **Espèces néo-calédoniennes de *Geissois* présentant des phénotypes d'hyperaccumulation de Ni, Mn et Co.** Données extraites de Gei et al. (2020b). (1/2)

Taxon	**Intervalle de Ni [moyenne] ($\mu g.g^{-1}$)**	**Médiane ($\mu g.g^{-1}$)**
G. bradfordii	5 500–38 200 [16 800]	11 500
G. hirsuta	280–14 400 [3 720]	2 350
G. lanceolata	5 550–51 300 [21 100]	19 900
G. magnifica	1 570–17 300 [5 480]	5 060
G. pruinosa	1 320–42 500 [16 800]	14 800
G. pruinosa var. *intermedia*	7 180–36 100 [15 300]	13 900
G. pruinosa var. *pruinosa*	1 040–34 100 [13 200]	11 800
G. trifoliolata	1 240–17 800 [10 400]	11 200
G. velutina	320–9850 [2 040]	1 490
G. balansae	1 490–2 720 [2 110]	2 110
G. montana	2 180	2 180
G. racemosa	250–1 610 [610]	430
Taxon	**Intervalle de Mn [moyenne] ($\mu g.g^{-1}$)**	**Médiane ($\mu g.g^{-1}$)**
G. montana	450–20 000 [4 040]	2 720
G. balansae	520–15 200 [2 530]	1 330
G. polyphylla	1 090–12 900 [3 430]	2 450

Suite et fin (2/2).

Taxon	Intervalle de Co [moyenne] (µg.g^{-1})	Médiane (µg.g^{-1})
G. lanceolata	175–460 [250]	200
G. velutina	150–320 [230]	230

II.3 Mécanismes d'hyperaccumulation du Ni chez *P. gabriellae* et *G. pruinosa*

II.3.1 Teneur et distribution en/du Ni dans les organes et tissus

Plusieurs études ont mis en évidence le phénotype d'hyperaccumulation du Ni chez *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* (Jaffré et Schmid, 1974; Jaffré et al., 1979a; Callahan et al., 2012; Gei et al., 2020b), avec des concentrations foliaires pouvant atteindre en moyenne 40 900 µg.g^{-1} et environ 13 200 µg.g^{-1}, respectivement (Gei et al., 2020b). Ces espèces accumulent préférentiellement le Ni dans leurs feuilles, mais des gradients de concentrations élevées peuvent également être observés dans d'autres organes ou compartiments, comme les fleurs, les graines ou encore le latex (tableau II.3) (Gei et al., 2020a).

Tableau II.3 – **Concentrations en Ni dans différents organes de *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*.** Données extraites de Gei et al. (2020a).

Organe/tissu	[Ni] (mg.g^{-1}) chez Pg	[Ni] (mg.g^{-1}) chez Gp
Racine	2,51	nd
Écorce	nd	0,41
Feuille	21,4	8,99
Branche	8,12	0,72
Fleur	16,3	3,06
Fruit (péricarpe sauf pour Pg)	9,81	1,51
Graine (avec endocarpe chez Pg)	5,42	nd

*Légende : **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **nd** = non déterminé.*

L'exploration des structures fines et de la répartition du Ni au sein des tissus de ces deux espèces végétales a pu être réalisée au synchrotron par Gei et al. (2020a). Les paragraphes suivants résument les principaux résultats — de cette étude — concernant le Ni dans les parties aériennes de ces espèces.

Psychotria gabriellae • Dans le pétiole, le Ni et le Mn se concentrent dans l'épiderme, alors que leurs concentrations restent faibles dans le cortex externe (figure II.2). Dans les tiges, le Ni est principalement localisé dans l'épiderme et décroît progressivement vers les tissus

vasculaires, alors qu'il s'accumule fortement dans les nervures médianes et secondaires des feuilles, avec une répartition similaire dans l'épiderme de la nervure centrale et du limbe, et un enrichissement notable autour des veines principales (figure II.3). À une échelle plus fine, le Ni se retrouve surtout dans les vacuoles de l'épiderme adaxial, un peu dans l'épiderme abaxial et son apoplaste interne, et très peu dans le mésophylle palissadique (figure II.4). La distribution du Mn et du Co est globalement similaire, tous deux étant concentrés dans les vacuoles des cellules épidermiques adaxiales, tandis que le Zn montre un léger enrichissement dans le mésophylle lacuneux.

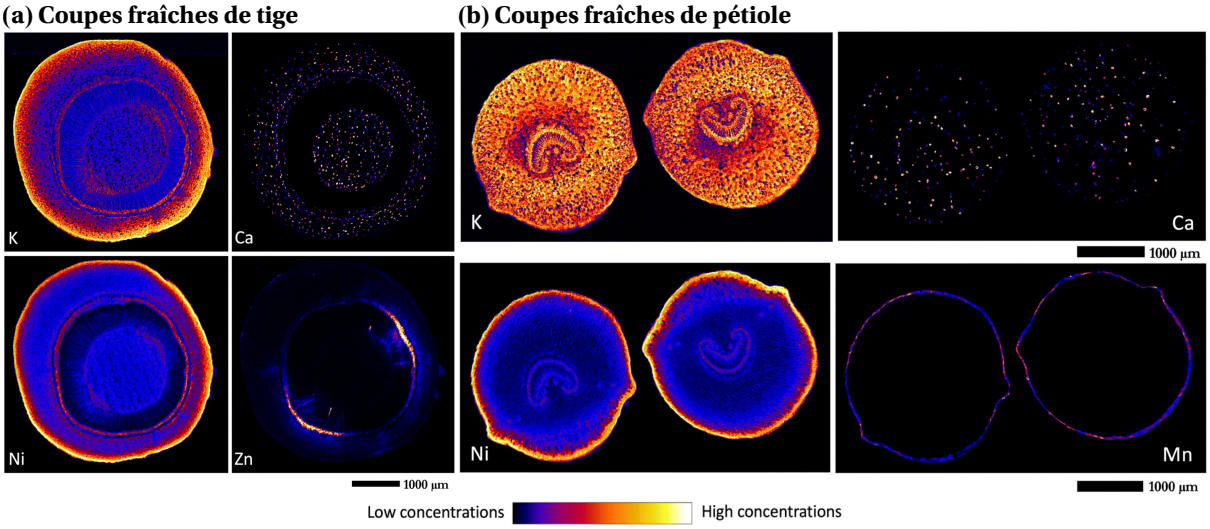


Figure II.2 – **Cartographies μXRF synchrotron d'éléments dans des sections fraîches de tiges et de pétioles de *Psychotria gabriellae*.** Figures extraites de Gei et al. (2020a).
*(**a**) K, Ca, Ni et Zn dans des tiges fraîches. (**b**) K, Ca, Ni et Mn, dans des pétioles frais.*
*Légende : **μXRF** = micro-fluorescence X.*

Par ailleurs, les travaux de Villegente (2013) ont permis de révéler, grâce à de la cartographie brute à rayons X, un gradient de Ni dans la graine de *P. gabriellae*. Dans cette graine, le Ni se concentre surtout dans les parties externes, épargnant ainsi l'embryon. Le P suit un gradient similaire, mais reste fortement présent dans l'embryon, probablement en raison d'une activité métabolique plus intense. À l'inverse, le Ca s'accumule principalement autour de l'embryon. Selon l'auteur, ce gradient de Ni pourrait constituer un mécanisme de protection de l'embryon contre la toxicité du métal.

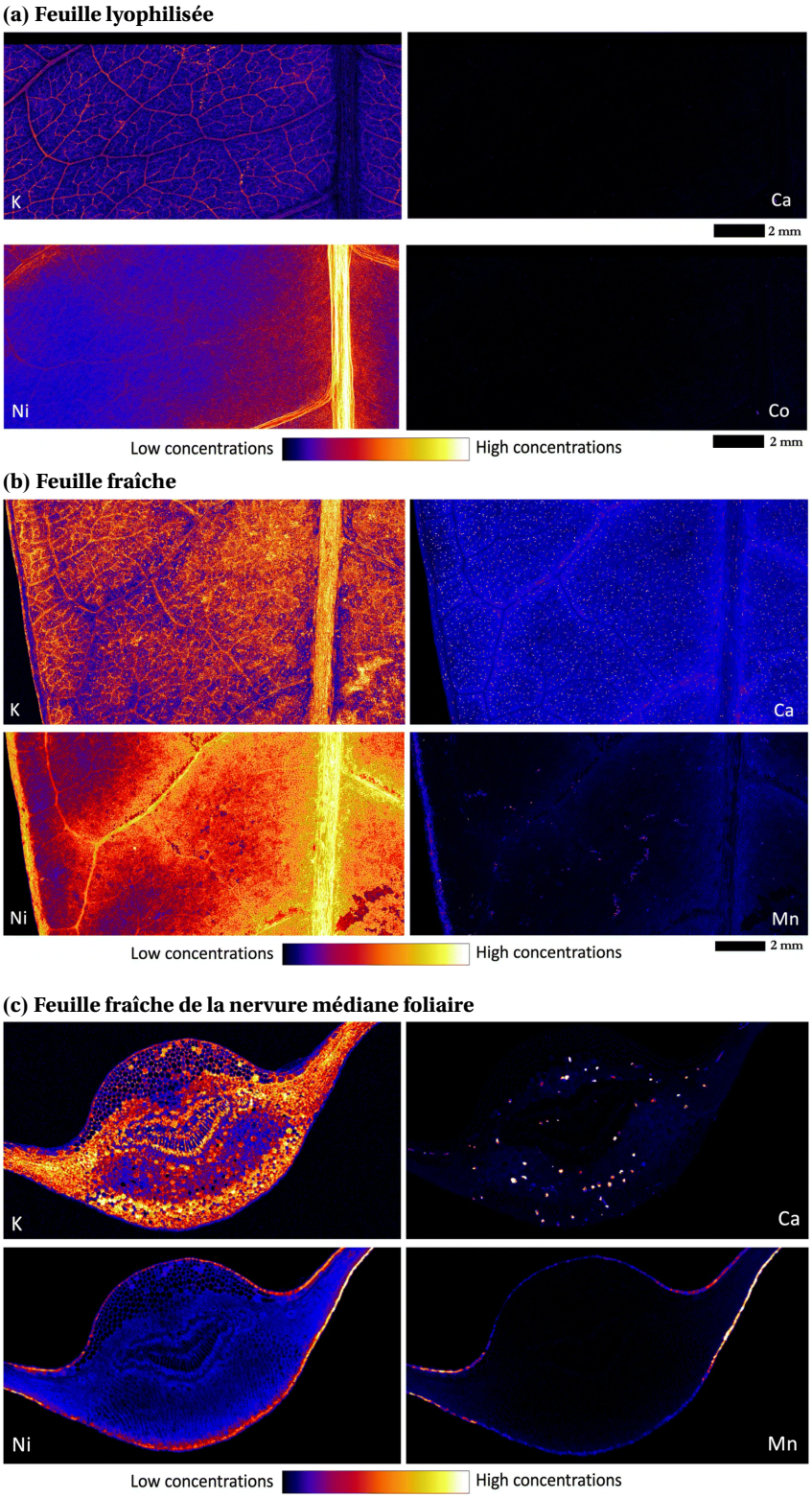


Figure II.3 – **Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des portions de feuilles de *Psychotria gabriellae*.** Figures extraites de Gei et al. (2020a).

*(**a**) K et Ca, ainsi que Ni et Co dans des feuilles lyophilisées. (**b**) K, Ca, Ni et Mn dans des feuilles fraîches. (**c**) K, Ca, Ni et Mn dans la nervure médiane de feuilles fraîches.*
*Légende : **μXRF** = micro-fluorescence X.*

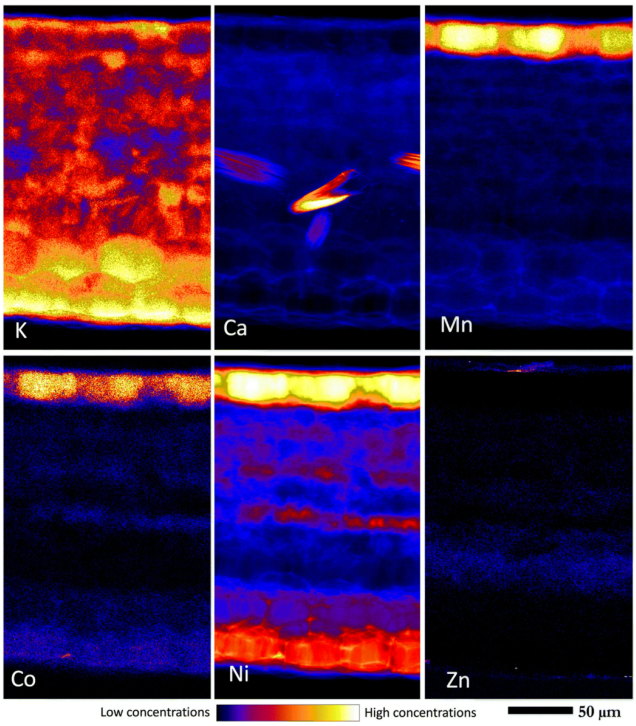


Figure II.4 – **Cartographies élémentaires du K, Ca, Ni et Zn obtenues par μXRF synchrotron dans des sections fraîches de feuilles de *Psychotria gabriellae*.** Figure extraite de Gei et al. (2020a).
*Légende : **μXRF** = micro-fluorescence X.*

Geissois pruinosa • Dans le pétiole, le Ni et le Mn se concentrent dans l'épiderme (figure II.5). Dans les feuilles, le Ni est fortement accumulé dans les nervures médianes, secondaires et mineures, tandis que le Mn est limité à la nervure médiane, absent des nervures secondaires et mineures, mais enrichi dans les tissus environnants (figure II.6).

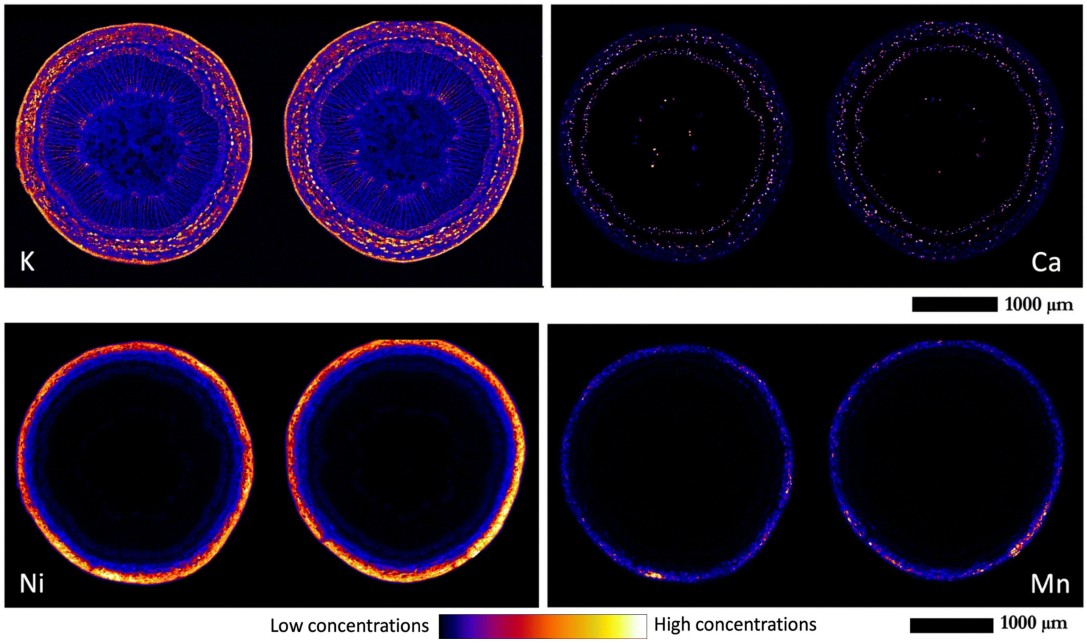


Figure II.5 – **Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des sections fraîches de pétioles de *Geissois pruinosa*.** Figures extraites de Gei et al. (2020a).
*(**a**) K et Ca dans des sections fraîches de pétioles. (**b**) Ni et Mn dans des sections fraîches de pétioles.*
*Légende : **μXRF** = micro-fluorescence X.*

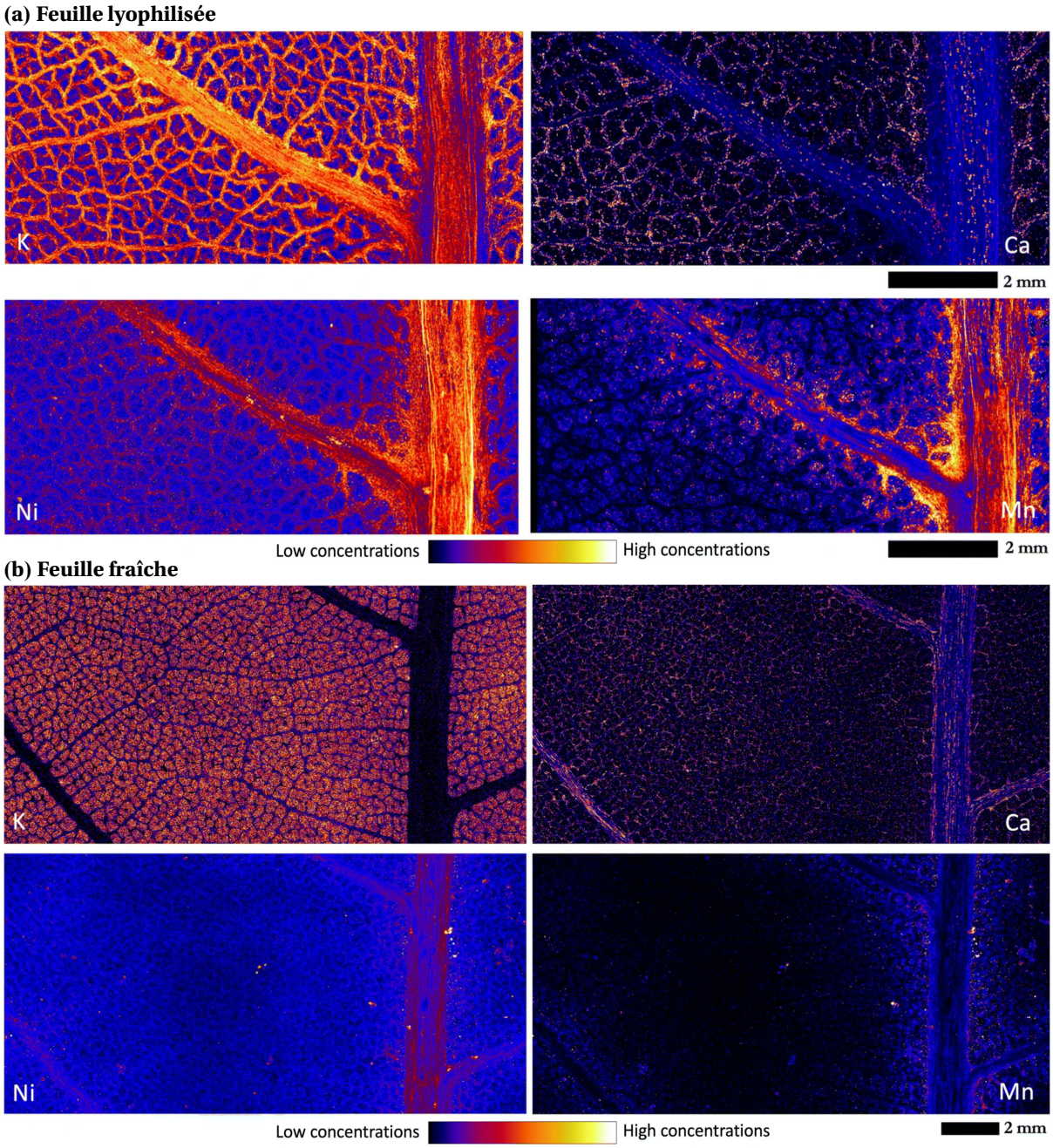


Figure II.6 – **Cartographies μXRF synchrotron des éléments dans des portions de feuilles de *Geissois pruinosa*.** Figures extraites de Gei et al. (2020a).
*(**a**) K, Ca, Ni et Mn dans des feuilles lyophilisées. (**b**) K, Ca, Ni et Mn dans des feuilles fraîches.*
*Légende : **μXRF** = micro-fluorescence X.*

Globalement, la distribution tissulaire du Ni dans les feuilles de *P. gabriellae* et *G. pruinosa* suit une dynamique similaire, le métal étant principalement localisé dans l'épiderme et les faisceaux conducteurs, avec toutefois quelques variations d'intensité ou de localisation selon les organes. Enfin, la distribution d'autres éléments, comme le Mn, diffère également entre les deux espèces, ce qui suggère des mécanismes distincts de transport et de stockage (Gei et al., 2020a).

II.3.2 Molécules impliquées dans la chélation et le transport du Ni

L'étude de Callahan et al. (2012) permis de mettre en évidence l'existence de complexes entre le Ni et différents métabolites dans les feuilles de *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* :

- chez *P. gabriellae* : l'acide maléique, l'acide salicylique, l'acide fumarique, l'acide férulique, l'acide malénique et la nicotianamine ;
- chez *G. pruinosa* : l'acide citrique et la nicotianamine.

Les travaux menés par Merlot et al. (2014) et García de la Torre et al. (2020) ont quant à eux mis en évidence l'implication convergente de transporteurs IREG/Ferroportin dans les feuilles de plusieurs espèces hyperaccumulatrices de Ni, notamment *P. gabriellae* et *G. pruinosa*. Ces transporteurs favorisent la séquestration du Ni dans les vacuoles. Par ailleurs, l'étude comparative de García de la Torre et al. (2020) entre espèces hyperaccumulatrices et non accumulatrices a montré non seulement la surexpression de gènes *IREG/Ferroportin* dans les parties foliaires des espèces hyperaccumulatrices de Ni, mais aussi la régulation de gènes impliqués dans la biogenèse de la paroi cellulaire (certains surexprimés, d'autres sous-exprimés) ainsi que la surexpression de gènes associés à la synthèse de métabolites spécialisés, potentiellement importants pour la tolérance ou le stockage du Ni.

II.4 Sites étudiés dans le cadre de la thèse

II.4.1 Présentation des sites

Les espèces végétales décrites supra ont été étudiées sur quatre sites, répartis sur trois zones géographiques (tableau II.4, figure II.7) :

- **Mont Koghi** : substrat ultramafique avec un couvert végétal de type maquis arbustif pour le site 1, et de type forêt dense humide pour le site 2. Le site 1 abrite une population de *Geissois pruinosa*, tandis que le site 2 comprend deux populations de *Psychotria* — *P. gabriellae* et *P. semperflorens* — en sympatrie.
- **Mont Mou** : substrat volcano-sédimentaire avec un couvert de type forêt relictuelle (site 3). Ce site abrite une population de *Geissois racemosa*.
- **Col de Mouirange** : substrat ultramafique avec un couvert végétal de type forêt dense humide (site 4). Ce site abrite une seconde population de *Psychotria gabriellae*, ainsi qu'une population de *G. pruinosa* (non étudiée dans le cadre de ces travaux doctoraux, faute de temps).

Les sites 2 et 3 ont été sélectionnés car ils avaient déjà été caractérisés dans le cadre du projet ANR EvoMetoNicks (Diversité et génomique de l'hyperaccumulation du nickel chez

les plantes) (Merlot, 2013). Le site 1 a été choisi en raison de sa proximité avec le site 2. Enfin, le site 4 a été retenu pour sa facilité d'échantillonnage, offrant ainsi l'opportunité d'étudier une autre population de *Psychotria gabriellae* sur un substrat ultramafique, ce qui pourra être utile pour de futures études comparatives.

Tableau II.4 – **Coordonnées géographiques (degrés décimaux) des sites d'étude.**

Zone d'étude	Substrat	Espèce végétale	Latitude (Y)	Longitude (X)
Mont Koghi (site 1)	Ultramafique	*Geissois pruinosa*	-22,1768823	166,501741
Mont Koghi (site 2)	Ultramafique	*Psychotria semperflorens* et *Psychotria gabriellae*	-22,176778	166,507922
Mont Mou (site 3)	Volcano-sédimentaire	*Geissois racemosa*	-22,0918551	166,380379
Col de Mouirange (site 4)	Ultramafique	*Psychotria gabriellae*	-22,22153	166,659978

Pour rappel, ce projet de thèse s'articule en deux axes majeurs (cf., Introduction générale). Le premier repose sur une approche indépendante de la culture (séquençage d'amplicons) visant à caractériser les associations sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique. Le second repose sur une approche dépendante de la culture, destinée à isoler des microorganismes d'intérêt pour des stratégies locales de revégétalisation, de bioaugmentation et/ou de bioremédiation. Le tableau II.5 précise à quelle fin chaque site a été utilisé pour mener à bien les travaux de recherche.

Tableau II.5 – **Utilisation des différents sites en fonction des objectifs de recherche du projet de thèse.**

Zone d'étude	Population étudiée	Axe de recherche associé*
Mont Koghi (site 1)	*Geissois pruinosa*	Axe 1 (séquençage amplicon) Axe 2 (culture dépendante)
Mont Koghi (site 2)	*Psycotria gabriellae*	Axe 1 (séquençage amplicon)
Mont Koghi (site 2)	*Psychotria semperflorens*	Axe 1 (séquençage amplicon) Axe 2 (culture dépendante)
Mont Mou (site 3)	*Geissois racemosa*	Axe 1 (séquençage amplicon) Axe 2 (culture dépendante)
Col de Mouirange (site 4)	*Psychotria gabriellae*	Axe 2 (culture dépendante)

**__Axe 1__ = caractériser les associations sol-plante-microorganismes en contexte ultramafique ; __Axe 2__ = isoler des microorganismes d'intérêt pour des stratégies locales de revégétalisation, bioaugmentation et/ou bioremédiation.*

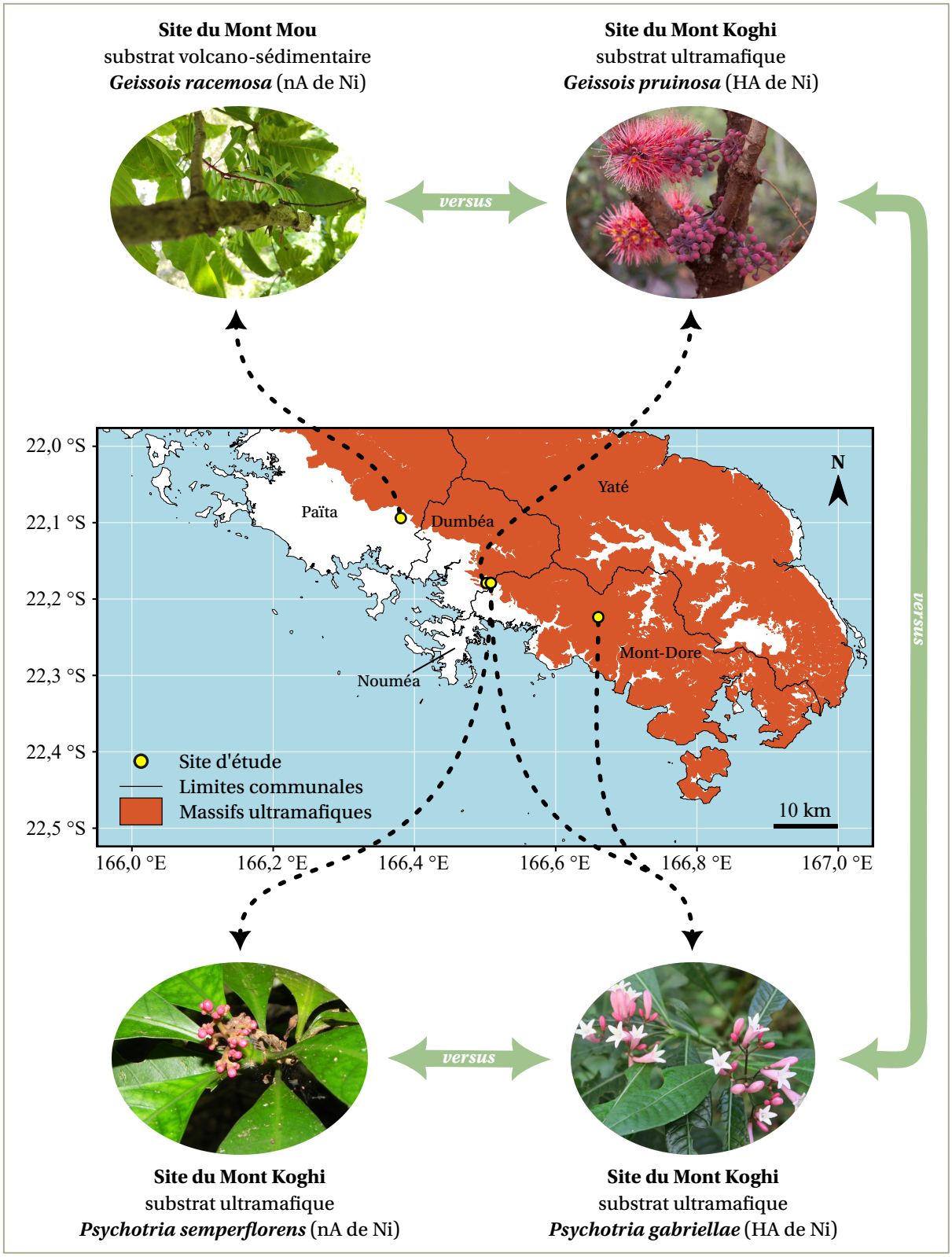


Figure II.7 – **Localisation des sites d'étude et espèces associées.**

Carte générée sous RStudio (Team, 2020) avec le package `ggplot2` (v3.5.1) (Wickham, 2016). Sources des shapefiles pour les limites communales et les massifs ultramafiques : https://georep.nc. Crédits images : Julie Dijoux (Geissois racemosa) ; Benoît Henry (Psychotria semperflorens, disponible sur https://endemia.nc/flore/fiche1193) ; Gei et al. (2020a) (Psychotria gabriellae et Geissois pruinosa).
*Légende : **nA** = non accumulateur ; **HA** = hyperaccumulateur.*

II.4.2 Caractéristiques chimiques des sites d'étude

Une caractérisation chimique des sols (pH et concentrations en éléments totaux et extractibles) et des feuilles (concentrations en éléments totaux) des espèces étudiées a été réalisée pour les sites 1, 2 et 3. Dans le cadre de ce travail doctoral, les données n'ont pas pu être établies pour le site 4 ; ceci en raison de la crise insurrectionnelle qui a frappé l'archipel en mai 2024, ayant conduit à des difficultés d'accès en toute sécurité à ce site. Ce site n'a donc pas pu être échantillonné et la caractérisation des feuilles et des sols n'a pas été réalisée à ce stade. La méthodologie employée pour cette caractérisation est développée en annexe A.

Comme énoncé en amont, les sites d'étude 2 et 3 avaient déjà été caractérisés lors du projet ANR EvoMetoNicks. Les données obtenues ont donc été comparées aux résultats déjà disponibles. Les concentrations en éléments sont présentées dans le tableau II.6 pour les sols et dans le tableau II.8 pour les feuilles ; les tests de significativité pour les variables disposant d'un nombre de données suffisant sont fournis en annexe A, section A.2. Certaines variables n'ont pas pu être validées (score z > |3| ou valeur inférieure à la limite de détection) après traitement des données (cf., section A.1.4) et sont donc absentes des tableaux de résultats (e.g., Al et Cr).

II.4.2.1 Caractérisation chimique des sols

Les sites présentent un pH faiblement acide à quasi neutre (5,58–6,70), avec des sols associés à *P. gabriellae* et *P. semperflorens* significativement (p-value < 0,05) plus acides en comparaison avec ceux associés à *G. pruinosa* (tableau II.6, tableau A.1).

Une hétérogénéité dans les prélèvements de "*bulk soil*" (sol à distance des plantes étudiées, mais sous influence d'autres espèces végétales) a été constatée, c'est pourquoi les trois prélèvements ont été analysés séparément. Cette hétérogénéité est particulièrement marquée au niveau des mesures d'éléments extractibles au DTPA (e.g., Ni et Co) (tableau II.6), probablement imputable aux différences de végétation présentes sur les points de prélèvement.

Globalement, des concentrations plus élevées en Ni, Co, Cu et Mn sont observées sur les sites associés aux substrats ultramafiques (sites 1, 2 et 4), comparativement au site sur substrat volcano-sédimentaire (site 3). À l'échelle des populations végétales étudiées, seule la concentration en Ni extractible est significativement (p-value < 0,05) plus élevée chez *P. gabriellae* (50,3 mg.kg^{-1}) que chez *P. semperflorens* (32,4 mg.kg^{-1}) (tableau II.6, tableau A.1). Ces résultats montrent un enrichissement logique en Ni au pied de l'espèce hyperaccumulatrice, dont la litière issue de la décomposition des feuilles riches en Ni concourt à un enrichissement local autour de la plante ; une stratégie évoquée comme compétitive, empêchant ponctuellement à cet endroit le développement d'autres espèces végétales non adaptées (Wilson et Agnew,

1992).

Pour le couple *Geissois*, l'effet site est logiquement plus marqué, avec des variables significativement différentes (p-value < 0,05) pour le Co, Mn, Ni, P et N totaux ainsi que pour le Co et Ni extractibles (tableau II.6, tableau A.1). Les sols associés à *G. pruinosa* présentent des concentrations significativement (p-value < 0.05) plus élevées en : Co total (Gp : 344,7 mg.kg^{-1} ; Gr : 5,6 mg.kg^{-1}) et extractible (Gp : 6,8 mg.kg^{-1} ; Gr : 0,2 mg.kg^{-1}), Mn total (Gp : 5 091,2 mg.kg^{-1} ; Gr : 924 mg.kg^{-1}), et Ni total (Gp : 8 494,9 mg.kg^{-1} ; Gr : 66,8 mg.kg^{-1}) et extractible (Gp : 48,4 mg.kg^{-1} ; Gr : 4,7 mg.kg^{-1}). Les sols associés à *G. racemosa* présentent, quant à eux, des concentrations significativement (p-value < 0.01) plus élevées en : P total (Gp : 156,3 mg.kg^{-1} ; Gr : 333,3 mg.kg^{-1}) et N total (Gp : 1 810 mg.kg^{-1} ; Gr : 2 852,2 mg.kg^{-1}).

La comparaison des deux espèces hyperaccumulatrices montre des différences significatives (p-value < 0,05) pour le K extractible ainsi que pour le Ni, le P, le N et le C totaux (tableau II.6, tableau A.1). Le K extractible est plus élevé chez *P. gabriellae* (25,2 mg.kg^{-1}) que chez *G. pruinosa* (14,5 mg.kg^{-1}). Le P, le N et le C totaux sont également plus élevés chez *P. gabriellae* (274,7 mg.kg^{-1}, 4 638,9 mg.kg^{-1} et 60 665,6 mg.kg^{-1}, respectivement) que chez *G. pruinosa* (156,3 mg.kg^{-1}, 1 810 mg.kg^{-1} et 37 671,1 mg.kg^{-1}, respectivement). En revanche, le Ni total est plus élevé chez *G. pruinosa* (Gp : 8 494,9 mg.kg^{-1} ; Pg : 3 437,4 mg.kg^{-1}).

Tableau II.6 – **Éléments totaux et extractibles des sols.** (1/2)

Bulk soil	***N***	**pH**	**Ni total mg.kg^{-1}**	**Ni DTPA mg.kg^{-1}**	**Co total mg.kg^{-1}**	**Co DTPA mg.kg^{-1}**
Bs_Gp_01	3	6,6 ± 0,0	8 883,5 ± 36,1	104,7 ± 1,5	391,7 ± 6,4	8,9 ± 0,1
Bs_Gp_02	3	6,1 ± 0,1	8 248,8 ± 200,5	6,0 ± 0,3	336,2 ± 21,7	3,8 ± 0,1
Bs_Gp_03	3	5,6 ± 0,0	8 047,9 ± 386,4	57,4 ± 0,9	397,1 ± 12,5	25,6 ± 0,2
Bs_Gr_01	3	6,3 ± 0,1	29,8 ± 2,9 †2	4,4 ± 0,0	6,9 ± 0,2	0,2 ± 0,0
Bs_Gr_02	3	6,5 ± 0,0	512,2 ± 22,3	33,7 ± 1,4	37,5 ± 0,9	1,0 ± 0,0
Bs_Gr_03	3	6,1 ± 0,0	25,9 ± 0,3 †2	3,8 ± 0,0	3,9 ± 0,2	0,1 ± 0,0
Bs_P_01	3	5,6 ± 0,1	1 552,6 ± 175,6	22,1 ± 1,7	268,6 ± 17,2	7,6 ± 0,4
Bs_P_02	3	6,7 ± 0,1	3 656,0 ± 452,6	386,5 ± 12,8	328,8 ± 42,0	8,6 ± 0,1
Bs_P_03	3	6,2 ± 0,0	1 675,9 ± 92,8	27,1 ± 0,3	249,8 ± 5,5	11,2 ± 0,3
Espèce	**N**	**pH**	**Ni total mg.kg^{-1}**	**Ni DTPA mg.kg^{-1}**	**Co total mg.kg^{-1}**	**Co DTPA mg.kg^{-1}**
Gp	9	6,6 ± 0,2	8 494,9 ± 2 973,7	48,4 ± 30,9	344,7 ± 60,2	6,8 ± 2,1
Gr	9	6,2 ± 0,5	66,8 ± 52,3 †5	4,7 ± 1,2	5,6 ± 1,9	0,2 ± 0,1
Pg	9	6,0 ± 0,3	3 437,4 ± 1 344,4	50,3 ± 8,3	495,5 ± 291,3	11,3 ± 5,4
Ps	9	5,9 ± 0,3	2 994,6 ± 1 411,6	32,4 ± 9,2	583,6 ± 364,0	14,5 ± 9,5
Bulk soil	***N***	**Cu total mg.kg^{-1}**	**Cu DTPA mg.kg^{-1}**	**Mn total mg.kg^{-1}**	**Mn DTPA mg.kg^{-1}**	**K total mg.kg^{-1}**
Bs_Gp_01	3	70,8 ± 0,3	0,2 ± 0,0	3 304,8 ± 45,9	34,7 ± 0,9	
Bs_Gp_02	3	91,3 ± 4,0	0,0 ± 0,0	4 698,6 ± 181,6	21,9 ± 1,2	
Bs_Gp_03	3	85,4 ± 2,6	0,2 ± 0,0	6 166,1 ± 310,1	113,1 ± 1,4	

Les résultats correspondent à la moyenne ± l'écart-type.
*Légende : **N** = effectif ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique ; **Bs** = bulk soil ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **P** = Psychotria ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; † = indique un effectif différent.*

Suite et fin (2/2).

Bulk soil	***N***	**Cu total mg.kg^{-1}**	**Cu DTPA mg.kg^{-1}**	**Mn total mg.kg^{-1}**	**Mn DTPA mg.kg^{-1}**	**K total mg.kg^{-1}**
Bs_Gr_01	3	12,1 ± 0,1	0,7 ± 0,0	394,6 ± 17,3	26,3 ± 0,3	7 752,8 ± 764,7
Bs_Gr_02	3	17,4 ± 0,4	0,8 ± 0,0	582,1 ± 51,3	25,3 ± 0,5	5 466,3 ± 374,6
Bs_Gr_03	3	9,7 ± 0,2	0,5 ± 0,0	967,8 ± 75,2	82,0 ± 0,6	4 818,1 ± 311,1
Bs_P_01	3	28,4 ± 1,0	0,4 ± 0,0	3 294,6 ± 248,4	86,9 ± 3,1	4 575,2 ± 471,7
Bs_P_02	3	30,4 ± 1,9	0,4 ± 0,0	4 151,8 ± 661,1	73,2 ± 3,1	3 081,3 ± 110,3
Bs_P_03	3	27,7 ± 1,0	0,8 ± 0,0	3 096,0 ± 131,9	124,6 ± 1,4	2 201,4 ± 127,1
Espèce	***N***	**Cu total mg.kg^{-1}**	**Cu DTPA mg.kg^{-1}**	**Mn total mg.kg^{-1}**	**Mn DTPA mg.kg^{-1}**	**K total mg.kg^{-1}**
Gp	9	70,3 ± 6,4	0,2 ± 0,1	5 091,2 ± 2 023,8	71,8 ± 10,6	
Gr	9	9,3 ± 0,9	0,3 ± 0,0	924,0 ± 1 046,2	26,3 ± 9,7	11 801,3 ± 8 380,1
Pg	9	32,2 ± 8,9	0,3 ± 0,2	5 899,6 ± 3 433,1	122,4 ± 16,1	3 013,9 ± 1 380,4
Ps	9	30,2 ± 11,1	0,2 ± 0,1	6 839,2 ± 3 198,7	120,5 ± 21,2	3 372,9 ± 1 541,3
Bulk soil	***N***	**K DTPA mg.kg^{-1}**	**P total mg.kg^{-1}**	**P DTPA mg.kg^{-1}**	**N total mg.kg^{-1}**	**C total mg.kg^{-1}**
Bs_Gp_01	3	14,1 ± 0,3	171,1 ± 4,5	NA	1 570,0 ± 104,4	38 926,7 ± 2 380,8
Bs_Gp_02	3	2,4 ± 0,0	141,9 ± 8,8	NA	706,7 ± 55,1	16 170,0 ± 1 165,7
Bs_Gp_03	3	3,8 ± 0,3	156,1 ± 6,5	0,3 †1	1 446,7 ± 15,3	30 930,0 ± 325,1
Bs_Gr_01	3	20,9 ± 0,2	294,2 ± 2,4	1,1 ± 0,1	2 393,3 ± 185,8	33 966,7 ± 3 295,0
Bs_Gr_02	3	6,6 ± 0,1	173,5 ± 13,4	0,8 ± 0,1	1 173,3 ± 271,4	18 426,7 ± 4 153,5
Bs_Gr_03	3	43,2 ± 0,8	321,5 ± 14,0	1,2 ± 0,1	2 496,7 ± 61,1	39 093,3 ± 437,5
Bs_P_01	3	21,8 ± 4,7	232,0 ± 14,7	1,6 ± 0,2	3 560,0 ± 272,2	45 160,0 ± 5 928,7
Bs_P_02	3	45,6 ± 1,8	577,5 ± 4,2	3,2 ± 0,2	11 060,0 ± 797,6	127 583,3 ± 12 270,0
Bs_P_03	3	25,5 ± 0,6	257,1 ± 16,2	2,3 ± 0,1	5 320,0 ± 295,1	7 1430,0 ± 2 666,1
Espèce	***N***	**K DTPA mg.kg^{-1}**	**P total mg.kg^{-1}**	**P DTPA mg.kg^{-1}**	**N total mg.kg^{-1}**	**C total mg.kg^{-1}**
Gp	9	14,5 ± 6,2	156,3 ± 14,9	0,3 ± 0,1 †2	1 810,0 ± 513,5	37 671,1 ± 10 483,9
Gr	9	52,1 ± 37,7	333,3 ± 49,3	0,8 ± 0,4	2 852,2 ± 334,4	42 448,9 ± 5 483,5
Pg	9	25,2 ± 4,2	274,7 ± 50,6	1,0 ± 0,9 †8	4 638,9 ± 694,4	60 665,6 ± 19 197,9
Ps	9	24,3 ± 7,8	299,7 ± 79,0	1,3 ± 1,1 †7	4 562,2 ± 936,1	54 366,7 ± 11 083,4

Les résultats correspondent à la moyenne ± l'écart-type.
*Légende : **N** = effectif ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique ; **Bs** = bulk soil ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **P** = Psychotria ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; † = indique un effectif différent.*

La comparaison des sites 2 et 3, caractérisés précédemment lors de l'ANR EvoMetoNicks, montre quelques différences notables, répertoriées dans le tableau II.7. L'ANR s'étant déroulé entre 2013 et 2017, il semble tout à fait logique d'observer certaines variations chimiques.

Tableau II.7 – **Différences notables entre les caractérisations réalisées au cours de l'ARN et celles de la présente étude.**

Éléments	***Psychotria gabriellae* (mg.kg^{-1})**	***Psychotria semperflorens*** (mg.kg^{-1})	***Geissois racemosa*** (mg.kg^{-1})
Co total		**583,6 ± 364,0** | 761,41–1063,25	**5,6 ± 1,9** | 23,17–204,32
Mn DTPA		**120,5 ± 21,2** | 210,85-706,23	**26,3 ± 9,7** | 51.84-605.17
K total			**11 801,3 ± 8 380,1** | 3 999–5 293
Cu total	**32,2 ± 8,9** | 3,48–5,36	**30,2 ± 11,1** | 4,66-5,75	
Co DTPA		**14,5 ± 9,5** | 21,42–96,04	

*Les données en gras correspondent aux résultats de la thèse (moyenne ± écart-type), tandis que les données en caractères normaux indiquent les valeurs min-max obtenues lors de l'ANR. Légende : **DTPA** = acide diéthylène-triaminepentaacétique.*

II.4.2.2 Caractérisation chimique des feuilles

Les mesures totales de Ni dans les feuilles confirment bien les phénotypes d'hyperaccumulation (2 110,8–14 549,4 mg.kg^{-1}) et d'exclusion (32,7–80,7 mg.kg^{-1}) du Ni chez les populations étudiées (tableau II.8). La composition chimique des feuilles du couple *Geissois* diffère significativement (p-value < 0,05) entre les espèces pour la majorité des éléments testés, à l'exception du Fe, du Pb et du Mg (tableau II.8, tableau A.2). Comme attendu, l'espèce *G. pruinosa* présente des concentrations en éléments métalliques beaucoup plus élevées que l'espèce *G. racemosa*, notamment pour le Ni (Gp : 2 110,8 mg.kg^{-1} ; Gr : 32,7 mg.kg^{-1}), le Cd (Gp : 1,3 mg.kg^{-1} ; Gr : 0,5 mg.kg^{-1}), le Co (Gp : 70 mg.kg^{-1} ; Gr : 2,4 mg.kg^{-1}) et le Zn (Gp : 31,3 mg.kg^{-1} ; Gr : 14,9 mg.kg^{-1}). À l'inverse, *G. racemosa* présente des concentrations plus élevées en Cu (Gr : 9,5 mg.kg^{-1} ; Gp : 6,3 mg.kg^{-1}), P (Gr : 832,6 mg.kg^{-1} ; Gp : 388,2 mg.kg^{-1}), Ca (Gr : 18 592,5 mg.kg^{-1} ; Gp : 15 417,2 mg.kg^{-1}), K (Gr : 12 451,2 mg.kg^{-1} ; Gp : 10 923,5 mg.kg^{-1}) et N (Gr : 12 520 mg.kg^{-1} ; Gp : 9 960 mg.kg^{-1}). Enfin, le C est quant à lui significativement plus élevé chez *G. pruinosa* (Gp : 422 685,6 mg.kg^{-1} ; Gr : 413 458,9 mg.kg^{-1}).

Concernant le couple *Psychotria*, la composition chimique des feuilles est également, comme attendu, significativement différente (p-value < 0,05) (tableau II.8, tableau A.2). Les feuilles de *P. gabriellae* sont significativement plus riches que celles de *P. semperflorens* en : Co (Pg : 10,9 mg.kg^{-1} ; Ps : 2,1 mg.kg^{-1}), Pb (Pg : 2,7 mg.kg^{-1} ; Ps : 0,3 mg.kg^{-1}), P (Pg : 539,6 mg.kg^{-1} ; Ps : 470,6 mg.kg^{-1}), Zn (Pg : 89,3 mg.kg^{-1} ; Ps : 14,9 mg.kg^{-1}), Ni (Pg : 14 549,4 mg.kg^{-1} ; Ps : 80,7 mg.kg^{-1}), N (Pg : 21 057,8 mg.kg^{-1} ; Ps : 16 424,4 mg.kg^{-1}) et C (Pg : 407 966,7 mg.kg^{-1} ; Ps : 393 774,4 mg.kg^{-1}). En revanche, les feuilles de *P. semperflorens* sont significativement plus riches que celles de *P. gabriellae* en Cd (Ps : 0,5 mg.kg^{-1} ; Pg : 0,3 mg.kg^{-1}) et en Mg (Ps : 8 329,1 mg.kg^{-1} ; Pg : 3 129,2 mg.kg^{-1}).

La comparaison des deux espèces hyperaccumulatrices montre également des différences significatives (p-value < 0,05) dans les concentrations en éléments métalliques (tableau II.8, tableau A.2). *G. pruinosa* est significativement plus riche que *P. gabrieallе* en Cd (Gp : 1,3 mg.kg^{-1} ; Pg : 0,3 mg.kg^{-1}) et en Co (Gp : 70 mg.kg^{-1} ; Pg : 10,9 mg.kg^{-1}), tandis que *P. gabriellae* présente des concentrations significativement plus élevées que *G. pruinosa* en Ni (Pg : 14 549,4 mg.kg^{-1} ; Gp : 2 110,8 mg.kg^{-1}), Mn (Pg : 572,1 mg.kg^{-1} ; Gp : 189,8 mg.kg^{-1}), Pb (Pg : 2,7 mg.kg^{-1} ; Gp : 0,4 mg.kg^{-1}) et Zn (Pg : 89,3 mg.kg^{-1} ; Gp : 31,9 mg.kg^{-1}). Pour les autres éléments, *P. gabriellae* présente des concentrations significativement plus élevées en P (Pg : 539,6 mg.kg^{-1} ; Gp : 388,2 mg.kg^{-1}), K (Pg : 15 863,4 mg.kg^{-1} ; Gp : 10 923,5 mg.kg^{-1}) et N (Pg : 21 057,8 mg.kg^{-1} ; Gp : 9 960 mg.kg^{-1}), mais plus faibles en Mg (Pg : 3 129,2 mg.kg^{-1} ; Gp : 4 840,4 mg.kg^{-1}) et en C (Pg : 407 966,7 mg.kg^{-1} ; Gp : 422 685,6 mg.kg^{-1}) comparativement à *G. pruinosa*.

Tableau II.8 – **Éléments totaux des feuilles.**

Espèce	***N***	**Al total (mg.kg^{-1})**	**Cd total (mg.kg^{-1})**	**Co total (mg.kg^{-1})**	**Cr total (mg.kg^{-1})**
G. pruinosa	9		1,3 ± 0,4	70,0 ± 14,6	27,4 ± 7,4
G. racemosa	9	89,4 ± 26,2	0,5 ± 0,2	2,4 ± 1,4	1,5 ± 0,5
P. gabriellae	9	158,4 ± 112,4 †7	0,3 ± 0,1	10,9 ± 1,0	21,0 ± 24,6
P. semperflorens	9	623,2 ± 350,2	0,5 ± 0,2	2,1 ± 0,3 †3	87,4 ± 122,6
Espèce	***N***	**Cu total (mg.kg^{-1})**	**Fe total (mg.kg^{-1})**	**Mn total (mg.kg^{-1})**	**Pb total (mg.kg^{-1})**
G. pruinosa	9	6,3 ± 0,6	57,9 ± 20,6	189,8 ± 56,8	0,4 ± 0,1 †8
G. racemosa	9	9,5 ± 2,2	102,6 ± 56,0	355,0 ± 139,9	0,4 ± 0,1 †6
P. gabriellae	9	6,5 ± 1,2	82,2 ± 21,7	572,1 ± 304,5	2,7 ± 0,7
P. semperflorens	9	7,5 ± 4,0	375,8 ± 492,5	659,8 ± 278,6	0,3 ± 0,1 †8
Espèce	***N***	**P total (mg.kg^{-1})**	**Zn total (mg.kg^{-1})**	**Ca total (mg.kg^{-1})**	**K total (mg.kg^{-1})**
G. pruinosa	9	388,2 ± 18,6	31,3 ± 3,9	15 417,2 ± 700,3	10 923,5 ± 1 156,5
G. racemosa	9	832,6 ± 170,5	14,9 ± 2,8	18 592,5 ± 1 663,8	12 451,2 ± 239,0
P. gabriellae	9	539,6 ± 72,2	89,3 ± 21,4	16 146,1 ± 1 269,1	15 863,4 ± 3 536,0
P. semperflorens	9	470,6 ± 56,2	14,9 ± 0,6	17 173,2 ± 2 729,1	22 515,5 ± 8 399,7
Espèce	***N***	**Mg total (mg.kg^{-1})**	**Ni total (mg.kg^{-1})**	**N total (mg.kg^{-1})**	**C total (mg.kg^{-1})**
G. pruinosa	9	4 840,4 ± 993,8	2 110,8 ± 188,3	9 960,0 ± 629,7	422 685,6 ± 3 789,6
G. racemosa	9	4 547,3 ± 1 026,6	32,7 ± 5,5	12 520,0 ± 1 557,2	413 458,9 ± 5 097,5
P. gabriellae	9	3 129,2 ± 268,1	14 549,4 ± 2 990,8	21 057,8 ± 554,5	407 966,7 ± 7 546,3
P. semperflorens	9	8 329,1 ± 527,8	80,7 ± 67,6	16 424,4 ± 757,4	393 774,4 ± 9 426,5

Les résultats correspondent à la moyenne ± l'écart-type.
*Légende : **N** = effectif; **G.** = Geissois; **P.** = Psychotria; † = indique un effectif différent.*

Enfin, si l'on compare les résultats obtenus à ceux de l'ANR EvoMetoNicks, seules les concentrations totales en Fe sont légèrement plus élevées dans notre population de *G. racemosa* (102,6 mg.kg^{-1}) que dans celle de l'ANR (42–74,5 mg.kg^{-1}).

II.4.2.3 Structuration globale des sites et des espèces associées

Afin de visualiser les différences globales entre les sites et les espèces étudiées, des analyses en composantes principales (ACP) et des matrices de corrélation ont été réalisées. Pour les échantillons de sols, les résultats montrent une structuration en fonction des sites (figure II.8). Les sites sur substrats ultramafiques se distinguent par des corrélations significativement positives entre le Ni, Mn, Cu et Co totaux, tandis que le site sur substrat volcano-sédimentaire se différencie par une concentration significativement plus élevée en Cu extractible dans les échantillons de bulk soil par rapport aux autres sites (p-*value* < 0,05 ; tableau A.1). De plus, les sols du site 1 se distinguent également de ceux du site 2, dont la variation chimique est principalement associée aux concentrations totales de N, P et C ainsi qu'à celle de Ni extractible, corrélées de manière significative. Pour les échantillons de feuilles, l'ACP distingue clairement les quatre espèces étudiées (figure II.9). Les deux hyperaccumulateurs présentent des profils chimiques plus riches en métaux et se rapprochent l'un de l'autre

sur les axes principaux, tandis que les deux espèces non-accumulatrices apparaissent isolées.

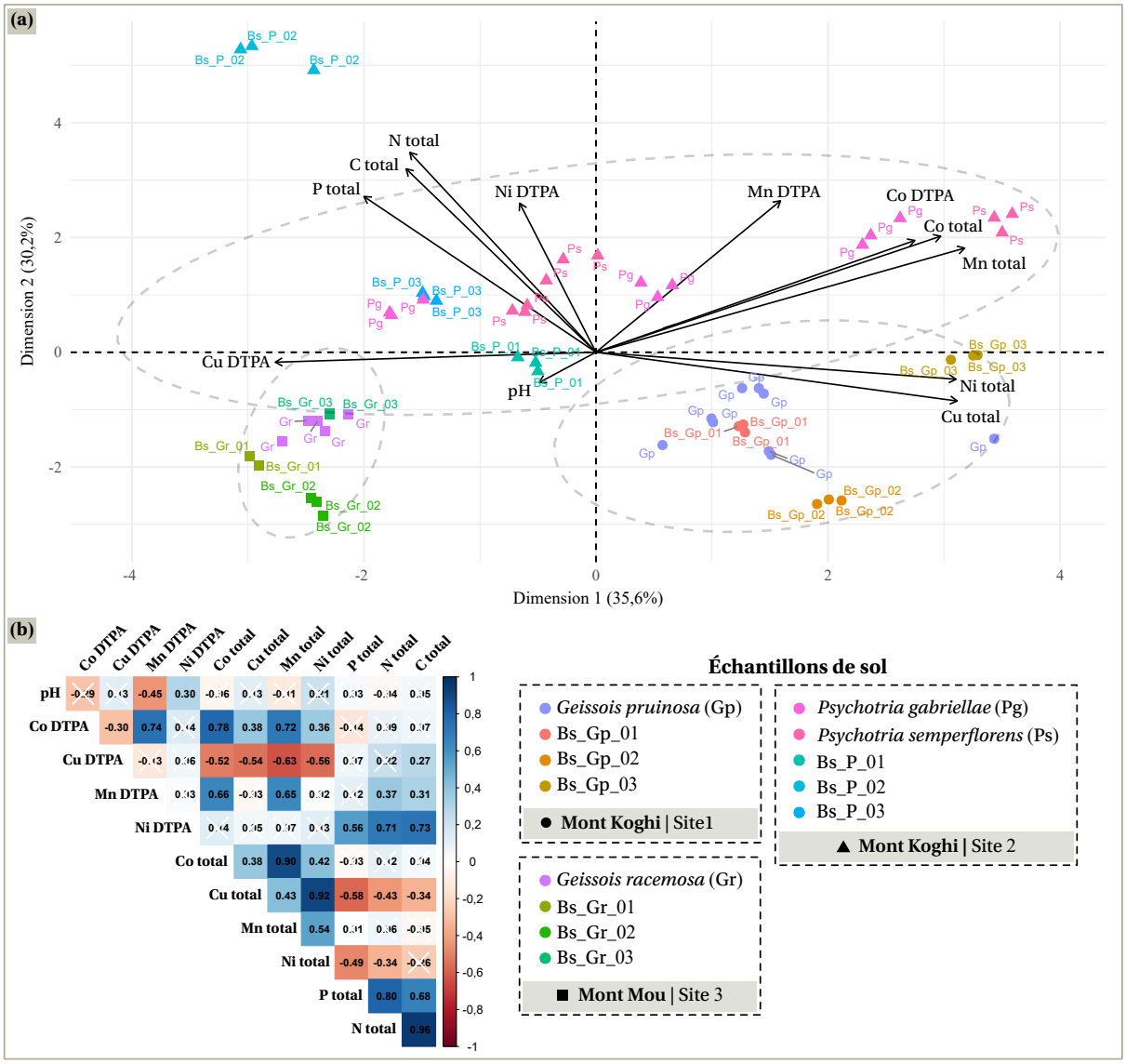


Figure II.8 – **Analyse en composantes principales (ACP) et matrices de corrélation des échantillons de sol.**

*(**a**) Analyse en composantes principales des échantillons de sol. Après suppression des variables et échantillons présentant beaucoup de valeurs manquantes, les données ont été centrées et réduites avant avant de procéder au calcul de l'ACP. (**b**) Matrice de corrélations des données de sols utilisées pour l'ACP. Les croix blanches indiquent les corrélations non significatives (p-value > 0,05).*
*Légende : **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique ; **Bs** = bulk soil ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** =Psychotria gabriellae ; **Ps** =Psychtria semperflorens ; **P** = Psychotria.*

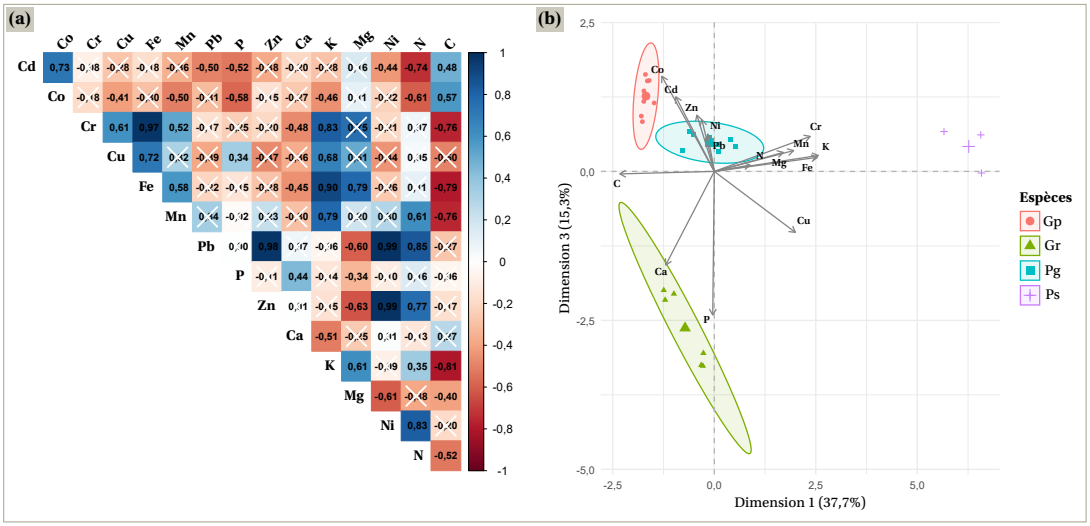


Figure II.9 – **Analyse en composantes principales (ACP) et matrices de corrélation des échantillons de feuille.**

*(**a**) Analyse en composantes principales des échantillons de feuille. Après suppression des variables et échantillons présentant beaucoup de valeurs manquantes, les données ont été centrées et réduites avant de procéder au calcul de l'ACP. (**b**) Matrice de corrélations des données de feuille utilisées pour l'ACP. Les croix blanches indiquent les corrélations non significatives (p-value > 0,05).*
*Légende : **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** =Psychotria gabriellae ; **Ps** =Psychotria semperflorens.*

II.4.2.4 Calcul des facteurs de bioconcentration

Afin de vérifier les capacités d'accumulation des métaux des populations choisies, les facteurs de bioconcentration (BCF) du Ni, Mn, Cu et Co ont été calculés pour l'ensemble des espèces associées aux substrats ultramafiques (tableau II.9). Comme attendu, l'espèce *P. gabriellae* présente la plus grande capacité de bioconcentration du Ni avec un facteur d'environ 295,4, suivie de *G. pruinosa* avec un facteur d'environ 67,7. L'espèce non accumulatrice, *P. semperflorens*, présente quant à elle un facteur beaucoup plus faible d'environ 2,6, ce qui est en adéquation avec son phénotype d'exclusion du Ni. Concernant les autres métaux, on note des BCF plutôt élevés pour le Cu chez les trois espèces (28–32,9) et le Co (11,5) chez *G. pruinosa*. Ces BCF ne traduisent cependant pas un phénotype d'hyperaccumulation du Cu et/ou du Co chez ces espèces étant donné que les concentrations de ces éléments dans les feuilles ont révélé des seuils en deçà des seuils d'hyperaccumulation établis dans la littérature (> 300μg.g^{-1}) (van der Ent et al., 2012).

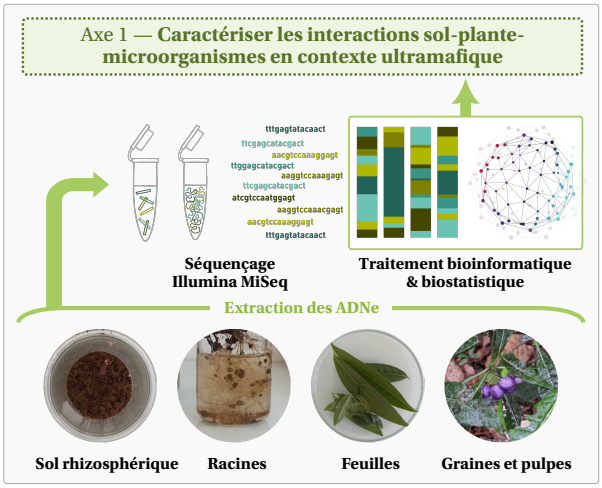
Tableau II.9 – **Facteurs de bioconcentration (BCF) du Ni, Mn, Cu et Co des espèces associées aux substrats ultramafiques du Mont Koghi.**

Espèce	Ni	Mn	Cu	Co
Geissois pruinosa (Ni-HA)	67,7 ± 52,9	2,7 ± 0,7	28 ± 9,6	11,5 ± 5,2
Psychotria gabriellae (Ni-HA)	295,4 ± 78,1	4,7 ± 2,7	31 ± 18,9	1,1 ± 0,4
Psychotria semperflorens (nA)	2,6 ± 2,4	5,9 ± 3,4	32,9 ± 0,9	0,2

***Ni-HA** = hyperaccumulateur de Ni ; **nA** = non-accumulateur.*

PARTIE 1 : APPROCHE "CULTURE-INDÉPENDANTE"

Axe 1 – Caractériser les associations sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique



- Objectif 1 : Déterminer si les plantes hyperaccumulatrices de Ni recrutent un microbiote spécifique (i.e., par rapport aux non-accumulatrices).
- Objectif 2 : Identifier la capacité de ce microbiote particulier à conférer aux plantes des avantages favorisant leur développement sur substrats ultramafiques.
- Objectif 3 : Évaluer la potentielle contribution de cemicrobiote au phénotype d'hyperaccumulation du Ni.

⇝ ***Les plantes hyperaccumulatrices de Ni recrutent-elles un microbiote particulier en comparaison de celles présentant un phénotype de non-accumulation ?***

⇝ ***Existe-t-il des cortèges microbiens spécifiques aux phénotypes d'exclusion et d'hyperaccumulation du Ni ?***

⇝ ***Ces cortèges microbiens sont-ils associés à des compartiments végétaux particuliers (e.g., racines et feuilles) ?***

⇝ ***Lemicrobiote recruté pourrait-il favoriser la croissance sur substrats ultramafiques et/ou influencer les phénotypes d'exclusion et/ou d'hyperaccumulation du Ni ?***

CHAPITRE III

Communautés microbiennes associées au couple *Psychotria*



" Dans la nature, nul n'est autosuffisant ; tout vit de l'autre et pour l'autre. "

Alexis Carrel

Table des matières

III.1 Présentation du chapitre **135**
III.1.1 Ancrage théorique 135
III.1.2 Travaux préliminaires 135
III.1.3 Le cas du couple *Geissois* 136
III.1.4 Contributions expérimentales et analytiques 137
III.2 Background **141**
III.3 Methods **142**
III.3.1 Sampling and sample conditioning 142
III.3.2 DNA extraction 144
III.3.3 Library preparation and sequencing 145
III.3.4 Bioinformatic pipeline 145
III.3.5 Statistical analysis 146
III.4 Results **148**
III.4.1 Alpha diversity 148
III.4.2 Beta diversity 150
III.4.3 Structure of Bacterial Communities at Class Level 150
III.4.4 Structure of fungal communities at class level 153
III.4.5 ASV distributions 156
III.4.6 Specific taxonomic biomarkers of *Psychotria* spp. at genus level 157
III.4.7 Co-occurrence networks between specific microbiotas of *Psychotria* spp. 158

III.5 Discussion **162**
III.5.1 How are metallophyte microbiotas structured? 162
III.5.2 Is there a distinct microbial signature associated with plants exclusion and hyperaccumulation phenotypes? 166
III.6 Conclusions **172**
III.7 Supplementary information **173**
III.7.1 Acknowledgments 173
III.7.2 Authors' contribution 173
III.7.3 Funding 173
III.7.4 Data availability 174
III.8 Résultats complémentaires du chapitre **175**
III.8.1 Prédiction des guildes écologiques avec FUNGuild 175
III.8.2 Prédiction des voies métaboliques bactériennes avec MetaCyc 177
III.9 Conclusions et perspectives du chapitre **181**

III.1 Présentation du chapitre

III.1.1 Ancrage théorique

La dynamique des associations sol-plantes-microorganismes joue un rôle crucial dans l'adaptation des plantes à leur environnement (Trivedi et al., 2020). En contexte ultramafique, les microorganismes peuvent présenter diverses stratégies adaptatives vis-à-vis des métaux influençant leur devenir dans le sol, et pouvant, de ce fait, favoriser ou non leur captation par les plantes (e.g., solubilisation ou immobilisation ; cf., section I.5.4). Par ailleurs, ces microorganismes peuvent aussi avoir un effet bénéfique sur la *fitness* de la plante hôte en stimulant ses systèmes de défense (e.g., stress oxydatif), et en favorisant sa croissance (cf., section I.5.3).

Dans la présente étude, nous faisons l'hypothèse que les espèces hyperaccumulatrices de Ni, *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*, possèdent chacune un microbiome particulier susceptible de contribuer à leur phénotype d'hyperaccumulation en conditions ultramafiques. Pour tester cette hypothèse, nous avons caractérisé, par séquençage d'amplicons, les communautés bactériennes et fongiques associées à ces espèces *in situ*, en comparant hyperaccumulateurs et non-accumulateurs et en évaluant la spécificité éventuelle de ces microbiomes selon les compartiments étudiés (compartiments souterrains et aériens, dont les feuilles et les racines).

III.1.2 Travaux préliminaires

Des tests d'extraction des ADNe ont été réalisés sur des échantillons de feuilles, de racines et de sols des quatre espèces étudiées. Les extractions d'ADN à partir des fruits (pulpes et/ou graines), indisponibles au moment des essais et constituant par ailleurs une variable limitante en termes de quantité de matière, n'ont pas pu être testées au préalable. L'ensemble des kits disponibles au laboratoire[1] a été évalué pour ces trois compartiments ; seul le kit E.Z.N.A.® Soil DNA a permis d'obtenir des concentrations d'ADN supérieures ou égales à 10 ng.µL^{-1} et un rapport 260/280 d'environ 1,8 (conditions requises pour le séquençage d'amplicons). Ces seuils correspondent à ceux conseillés par le prestataire choisi pour le séquençage[2] , MACROGEN Inc. Pour les compartiments foliaires et racinaires, des protocoles[3] "maison" à base de CTAB (bromure de cétyltriméthylammonium) ont également été testés avec plusieurs

1. Les kits testés sont les suivants : E.Z.N.A.® Soil DNA Kit (OMEGA) ; E.Z.N.A.® Tissue DNA Kit (OMEGA) ; MO BIO' PowerSoil® DNA Isolation Kit (QIAGEN) ; DNeasy® Plant Mini Kit (QIAGEN) ; MO BIO' PowerPlant® Pro DNA Isolation Kit (QIAGEN) ; Dynabeads® DNA DIRECT™ Universal (INVITROGEN™).

2. Seuils recommandés par MACROGEN Inc. : [ADN] ≥ 10 ng.µL^{-1} ; 260/280 ≥ 1,7 ; volume final ≥ 20 µL.

3. Les protocoles CTAB testés incluent ceux décrits par Khan et al. (2007) et Benbouza et al. (2006), appliqués tels quels, ainsi qu'un protocole combinant des éléments de Benbouza et al. (2006) et Ripoll et al. (2011), dont plusieurs variantes ont ensuite été testées.

variantes (e.g., concentration et temps de lyse). *In fine*, une adaptation du protocole de Salzman et al. (1999), initialement conçu pour l'extraction d'ARN et utilisé par notre équipe dans des études de transcriptomique (García de la Torre et al., 2020), a été appliquée à l'ADN et a permis l'extraction des ADNe à partir des feuilles des quatre espèces, ainsi que des racines du couple *Psychotria* uniquement.

Les analyses bioinformatiques étaient initialement incluses dans la prestation commandée au prestataire de séquençage pour le couple *Psychotria*. Cependant, les résultats obtenus présentaient un contraste marqué avec les études antérieures de métabarcodage sur des sols ultramafiques de Nouvelle-Calédonie. En effet, seulement 412 OTU (*operational taxonomic unit*) avaient été identifiés dans l'ensemble de la librairie fongique (échantillons de *bulk soil*, sols rhizosphériques, feuilles, racines et fruits), alors que l'étude de Gourmelon et al. (2016) avait rapporté un total de 2 722 OTU fongiques sur des échantillons de sols uniquement (cf., Annexes du CHAPITRE III, section B.1). Comme développé en section I.7.4, les sols ultramafiques hébergent une grande diversité fongique ; un nombre aussi faible d'OTU semblait donc surprenant. Nous avons ainsi opté pour un autre "pipeline" d'analyses bioinformatiques, basé sur le débruitage plutôt que sur le regroupement : DADA2 (Callahan et al., 2016). Cette approche permet d'obtenir des séquences exactes (ASV, *amplicon sequence variant*) en corrigeant les erreurs de séquençage, offrant une meilleure résolution et comparabilité que les méthodes classiques de "*clustering*", tout en étant "*open source*" et régulièrement mise à jour.

III.1.3 Le cas du couple *Geissois*

Les extractions d'ADNe à partir des échantillons racinaires du couple *Geissois* se sont révélées particulièrement délicates. Différents protocoles ont été testés (e.g., kits QIAGEN et OMEGA, protocoles à base de CTAB), et c'est finalement grâce au kit NucleoSpin Plant II que des ADNe de qualité suffisante ont pu être obtenus. Toutefois, les prestataires n'ont pas réussi à amplifier l'ensemble des librairies 16S et ITS. Comme cette étape fonctionnait parfaitement au laboratoire dans nos conditions expérimentales, et afin d'éviter tout biais méthodologique supplémentaire, nous avons choisi de leur envoyer directement les produits d'amplification d'ADNe des régions ciblées. Malheureusement, le colis est arrivé en mauvais état, ce qui nous a contraints à recommencer l'ensemble des amplifications PCR. Les prestataires ont néanmoins pu réaliser des tests de PCR1 et PCR2 sur quelques échantillons afin de vérifier la bonne fixation des amorces et des index ; ces tests se sont révélés concluants. Les amplifications PCR pour le couple *Geissois* étaient donc en cours de finalisation et d'envoi au moment de l'achèvement de ce manuscrit.

III.1.4 Contributions expérimentales et analytiques

Les tests d'extraction d'ADNe et les amplifications PCR ciblant les gènes d'intérêt pour les quatre espèces étudiées ont d'abord été réalisés par moi-même, puis poursuivis par Sarah Gigante (ingénieure de l'équipe support de l'UNC), qui a pris en charge les extractions à l'aide du kit NucleoSpin II, ainsi que les amplifications PCR des ADNe du couple *Geissois*. L'échantillonnage sur les sites 1, 2 et 3 a été conduit par moi-même avec le soutien de l'équipe support et encadrante. Les étapes de désinfection et de broyage des échantillons ont été réalisées en collaboration avec Sarah Gigante. La majorité des extractions d'ADNe a été effectuée par mes soins, à l'exception de celles issues des racines et des graines des *Geissois* spp., qui ont été prises en charge par Sarah Gigante. Enfin, j'ai mis en place un pipeline d'analyse bioinformatique spécifiquement adapté à nos échantillons et réalisé l'analyse statistique des données obtenues.

L'article qui compose ce chapitre présente en particulier les résultats de séquençage amplicon effectué sur les communautés bactériennes et fongiques du couple *Psychotria*. Les résultats non discutés dans cet article sont présentés comme des résultats complémentaires.

Plant nickel-exclusion versus hyperaccumulation: a microbial perspective

Julie Dijoux, Sarah Gigante, Gael Lecellier, Linda Guentas and Valérie Burtet-Sarramegna

Article published in the journal ***Microbiome*** *– Received on 5 Novembre 2024, revised on 8 January 2025, accepted on 24 March 2025, and published online on 4 May 2025.*

Abstract

Background In New Caledonia, nearly 2000 plant species grow on ultramafic substrates, which contain prominent levels of heavy metals and are deficient in essential plant nutrients. To colonise these habitats, such plants, known as metallophytes, have developed various adaptive behaviors towards metals (exclusion, tolerance, or hyperaccumulation). Ultramafic substrates also host many unique microorganisms, which are adapted to metallic environments and capable of boosting plant growth while assisting plants in acquiring essential micronutrients. Hence, plant-microbiota interactions play a key role in adapting to environmental stress. Here, we hypothesised that microbial associations in the different aboveground and underground compartments of metallophytes could be associated to their metal hyperaccumulation or exclusion phenotypes. This hypothesis was tested using a systematic comparative metabarcoding approach on the different compartments of two New Caledonian metallophytes belonging to the same genus and living in sympatry on ultramafic substrates: *Psychotria gabriellae*, a nickel-hyperaccumulator (Ni-HA), and *Psychotria semperflorens*, the related non-accumulator (nA) species.

Results The study of the diversity and specificity of fungal amplicon sequence variants (ASVs) reveals a structuring of fungal communities at both the plant phenotype and compartment levels. In contrast, the structure of bacterial communities was primarily shaped by the belowground compartments. Additionally, we observed a lower diversity in the bacterial communities of the aboveground compartments of each species. For each plant species, we highlighted a distinct global microbial signature (biomarkers), as well as compartment-specific microbial associations.

Conclusion To our knowledge, this study is the first to systematically compare the microbiomes associated with different compartments of New Caledonian metallophyte species growing on the same substrate and under identical environmental conditions but exhibiting different adaptive phenotypes. Our results reveal distinct microbial biomarkers between the Ni-hyperaccumulator and non-accumulator *Psychotria* species. Most of the highlighted biomarkers are abundant in various plants under metal stress and may contribute to improving the phytoextraction or phytostabilisation processes. They are also known to tolerate heavy metals and enhance metal stress tolerance in plants. The present findings highlight that the microbial perspective is essential for better understanding the mechanisms of hyperaccumulation and exclusion at the whole-plant level.

Keywords *Bacteria, Fungi, Hyperaccumulation, Metabarcoding, Metallophytes, Microbiota, Nickel, Psychotria sp., Ultramafic Substrates*

III.2 Background

At low or moderate concentrations, certain metallic trace elements (MTEs) are essential plant nutrients. However, at high concentrations, they can become toxic and disrupt basic plant metabolic processes (Hossain et al., 2012; Ghori et al., 2019). Some plants, known as metallophytes, can grow in metal-rich environments without exhibiting deleterious symptoms through adaptive mechanisms (Yang et al., 2022). These include restricting metal entry into cells (excluders) or modulating stress (accumulators and hyperaccumulators) by sequestering MTEs in different organs (Bothe et Słomka, 2017). Metal uptake restriction, the first line of defence, involves root exudates that alter rhizospheric pH or chelate MTEs, thus immobilising them in the rhizosphere or aiding their translocation and detoxification in plant tissues. Under metal stress, transporters such as zinc/iron-regulated transporter-like proteins (ZIP) and heavy-metal P-type ATPases (HMA) can be overexpressed (Ghori et al., 2019), playing roles in metal homeostasis and contributing to the hyperaccumulation phenotype.

The adaptation of plants to metals also depends on the plant-associated microbiota (Visioli et al., 2015; Thijs et al., 2017). The rhizosphere of hyperaccumulators may act as a valuable reservoir of specialised metal-tolerant microorganisms (Alford et al., 2010). Indeed, metal-tolerant bacteria and fungi can bioaccumulate metals inside their cells, adsorb them onto their cell surfaces, or bind them to extracellular polysaccharides, affecting the bioavailability of MTEs in soil and transforming them into less toxic forms through intra- or extracellular processes (Da Silva et al., 2014; Diego Valenzuela-Cobos et al., 2020; Mathivanan et al., 2021; Priyadarshini et al., 2021). Additionally, bacteria and fungi can promote plant growth under stress by stimulating root development, improving nutrient uptake, enhancing soil fertility, regulating pathogens, and boosting immunity (Flores-Gallegos et Nava-Reyna, 2019; Singh et al., 2022b). These plant-beneficial microorganisms (PBMs) can also increase plant resistance, tolerance, and MTE accumulation (Alford et al., 2010; Wang et al., 2022). In association, PBMs can have a synergistic effect (Henagamage et al., 2022) and may be more effective in promoting plant growth and removing metallic/organic pollutants (Liu et al., 2023). To understand how beneficial microbial associations help plants colonise metal rich substrates and modulate metal stress, studying the entire plant microbiota is essential. Advances in next-generation sequencing have facilitated studies on the rhizosphere, endosphere (Durand et al., 2022a,b), and seeds of hyperaccumulators, in which a common microbial core has been highlighted among certain hyperaccumulator families (Ancousture et al., 2023).

New Caledonia is a major reservoir of Ni-hyperaccumulators (Ni-HA), thriving on ultramafic substrates rich in heavy metals but deficient in essential nutrients, with an imbalanced Ca/Mg ratio (Jaffré et al., 2013; Gei et al., 2020b). These extreme edaphic conditions foster high diversity and endemism, offering a unique opportunity to study Ni hyperaccumulation

phenotypes. Previous studies have identified ligands and transporters involved in Ni hyperaccumulation, including chelation by citric, maleic, salicylic, fumaric, malonic, ketogluconic, and galacturonic acids, as well as nicotianamine in hyperaccumulator leaves (Callahan et al., 2012). Additionally, IRON-Regulated 1/Ferroportin transporters have been shown to play a key role in Ni uptake in species like *Psychotria gabriellae* (formerly known as *P. douarrei*), a hypernickelophore (> 1% Ni in leaves) (Jaffré et Schmid, 1974; García de la Torre et al., 2020; González et al., 2024). Despite these findings, no systematic investigation has assessed the role of New Caledonian metallophyte microbiota in hyperaccumulation or exclusion. Culture dependent studies, however, suggest that microorganisms from pioneer plants in ultramafic soils can enhance plant adaptation to metal stress, with some strains exhibiting MTE sorption capacity (Gonin et al., 2013; Bourles et al., 2019, 2020b).

In this study, we investigated the microbiota of two endemic New Caledonian metallophytes to better understand microbial roles in nickel hyperaccumulation and exclusion on ultramafic substrates. We selected two sympatric *Psychotria* species with contrasting Ni adaptive strategies: the hyperaccumulator *P. gabriellae* (Pg, Ni-HA) and the non-accumulator *P. semperflorens* (Ps, nA). Using metabarcoding, we characterised their bacterial and fungal communities across six compartments: leaves, seeds, pulps, roots, rhizospheric soil, and bulk soil. Our aim was to determine (a) whether microbial communities are structured by plant compartment and/or phenotype, and (b) whether Pg (Ni-HA) and Ps (nA) exhibit distinct microbial signatures (that might be involved in their differing phenotypes). We identified compartment-specific microbial biomarkers through an integrated approach combining linear discriminant and graph network analyses (Figure III.1).

III.3 Methods

III.3.1 Sampling and sample conditioning

According to the Environment Code of the South Province of New Caledonia (collect authorisation number: 4597–2022), sampling was conducted at an ultramafic massif called "Mont Koghi" (Figure III.2), where the two species grow in sympatry, located in the southern part of the main island, "Grande Terre" (21.31 °S, 165.30 °E). The sampling campaign began at the end of the wet season and continued into the dry season, with collections conducted between March and September 2022. Sampling was extended to align with plant fruiting periods, ensuring sufficient material while minimising the impact on individuals. We selected 13 specimens of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and 9 specimens of *Psychotria semperflorens* (Ps, nA). For each plant individual (specimen), we collected leaves, fruits, thin roots, and rhizospheric soil. Additionally, we collected 10 cores of bulk soil (Bs) from the surrounding

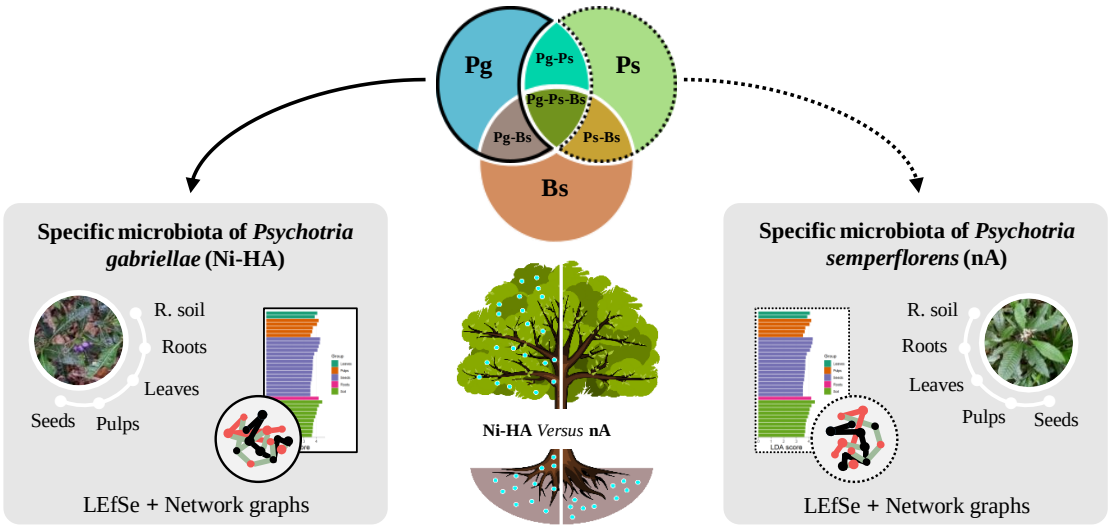


Figure III.1 – **Overview of the integrated approach applied to the specific microbiotas of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA).**

***Bs**: bulk soil; **R. soil**: rhizospheric soil.*

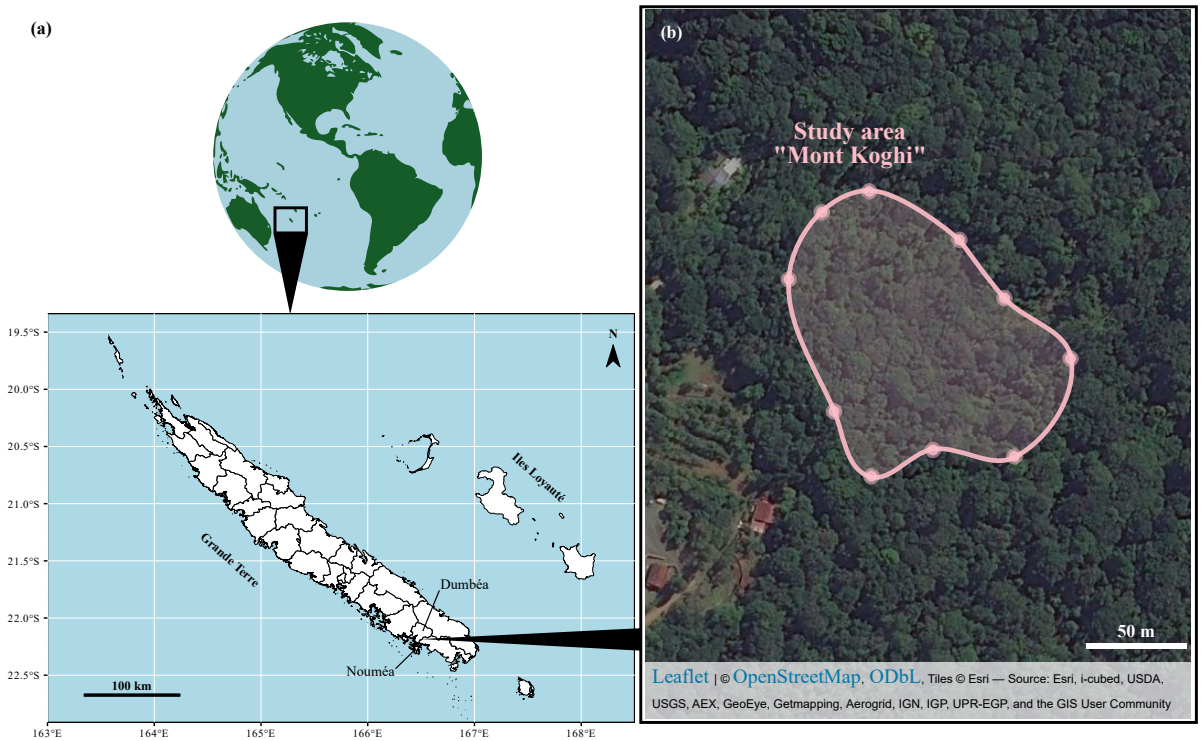


Figure III.2 – **Location of New Caledonia and its main island, "Grande Terre" (a), and the study area (b).**

The New Caledonia map was produced with ggplot2 (v3.5.1) (Wickham, 2016), using terrestrial administrative boundaries from https://georep-dtsi-sgt.opendata.arcgis.com/. The study area map was generated with leaflet (v2.2.2) (Cheng et al., 2024)

area of the study site at a depth of 0–20 cm, matching the sampling depth for roots and rhizospheric soil. This bulk soil, not directly associated with the plants, was used to compare with rhizospheric soil and identify microorganisms potentially recruited by each plant.

Aboveground compartments—leaves, pulps, and seeds—were thoroughly disinfected to study only the endophytic microbial communities. For disinfecting leaves, the following protocol was employed: the leaves were first washed three times with sterile water. They were then shaken for 10 s in 95% ethanol, followed by three additional washes with sterile water. Next, the leaves were shaken for 1–2 min in a 2% calcium hypochlorite solution, then washed three times with sterile water. Following this, the leaves were shaken for 10 min in a 2% T chloramine solution with a few drops of Tween20, then washed three more times with sterile water. Finally, the leaves were shaken for 10 min in an antibiotic solution containing 0.02% streptomycin sulfate and 0.01% gentamicin sulfate (Mosse, 1962; Daniels et Menge, 1981). Lastly, leaves were dried with sterile absorbent paper. Using the protocol of Villegente (Villegente, 2013) the fruits were first disinfected, followed by the recovery of the pulp (tissue surrounding the seed itself within the fruit), and then the seeds were disinfected (Villegente, 2013). For the roots, since both endophytic and surface-associated microorganisms were targeted, only three washes with sterile water were performed. After disinfection and washing, these compartments were lyophilised and stored at - 80 °C until required for DNA extraction.

Rhizospheric and bulk soils were dried at 60 °C for 3 days. They were then sieved through 2 mm, 1.25 mm, and 0.5 mm mesh to remove rocks and plant residues, and ground to homogenise the substrate. The samples were subsequently stored at - 80 °C.

III.3.2 DNA extraction

For each compartment and species, a composite sample was created with multiple technical replicates (15 for roots, leaves, and soils compartments; 10 for pulps and seeds compartments). This method allows us to study the plant microbiota at the population level and minimises fine-scale spatial heterogeneity in soil microorganisms (Durand et al., 2022a; Gourmelon et al., 2016). All eDNA was extracted using a CTAB protocol except for soil samples (1 g), which were extracted with the E.Z.N.A.® Soil DNA Kit according to the manufacturer's instructions. The CTAB protocol used is an adaptation of the RNA extraction method described by Salzman et al. (1999). The detailed protocol is described in Additional file 1. The quality of the extracted DNA was validated by agarose gel electrophoresis, while the purity and concentration of the DNA were assessed using a NanoDrop 2000™spectrophotometer (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA). All DNA samples were stored at - 20 °C before shipment to the sequencing company.

III.3.3 Library preparation and sequencing

Macrogen Inc. (Seoul, South Korea) performed the amplification and sequencing libraries using Illumina MiSeq SBS (Sequencing By Synthesis) technology. The V3–V4 region of the 16S rRNA gene was amplified for bacterial communities using primers Bakt_341F (5'- CCT ACG GGN GGC WGC AG - 3') and 805R (5'- GAC TAC HVG GGT ATC TAA TCC - 3') (Herlemann et al., 2011), while the ITS region was amplified for fungal communities using primers ITS-1F (5'- CTT GGT CAT TTA GAG GAA GTA A - 3') and ITS-2R (5'- GCT GCG TTC TTC ATC GAT GC- 3') (White et al., 1990).

III.3.4 Bioinformatic pipeline

III.3.4.1 Pre-processing

A total of 8,658,812 and 10,110,995 reads were obtained for the bacterial and fungal libraries, respectively. The average number of reads per sample was 52,798 for the bacterial library and 61,652 for the fungal library. We first assessed the quality of each read from Macrogen Inc. using the *FastQC* package (v0.12.1) (Andrews et al., 2017) and generated a report with *MULTIQC* (v1.0.dev0) (Ewels et al., 2016) in a *Python* (v2.7) (Van Rossum et Drake Jr, 1995) environment. To remove all adapters and primers, we used the *cutadapt* package (v4.4) (Martin, 2011) with the following parameters: a minimum length of 20 nucleotides was retained (-m 20), and untrimmed reads were discarded.

III.3.4.2 DADA2 workflow

To filter, remove chimeras, and perform taxonomic assignment, we used the DADA2 workflow (v1.26.0) (Callahan et al., 2016; Callahan, 2024). We filtered and trimmed the reads with the following parameters: truncation based on quality scores of 10 (truncQ = 10) and length-based truncation with truncLen = c(227,205) for the bacterial library and truncLen = c(170,170) for the fungal library. We set a maximum expected error rate of 2 (maxEE = 2). Chimeras were removed using the pooled method, and taxonomic assignment was performed with the formatted SILVA database version 138.1 (McLaren et Callahan, 2021) for the bacterial library and the updated UNITE all eukaryote version 9.0 database (Abarenkov et al., 2023) for the fungal library. To validate the quality of the filtered sequences, we conducted a second quality control report using *FastQC* and *MULTIQC*.

III.3.4.3 Correcting, filtering, and normalising data

Abundance tables of amplicon sequence variants (ASVs) from the DADA2 workflow were corrected using negative extraction controls. A total of 3933 and 161,010 sequences were removed from the bacterial and fungal abundance tables, respectively. Taxa not affiliated

with Bacteria and Fungi were removed from the bacterial (1,226,768 sequences) and fungal (1,517,936 sequences) ASV tables, using the *microeco* R package (v1.2.0) (Liu et al., 2020a). The abundance tables were then normalised to counts per million (CPM). All these steps and subsequent statistical analyses were performed using R (v4.2.0) Team (2022) with RStudio software (Team, 2020). Overall, 147 out of 152 samples were sequenced, with 131 passing bioinformatics processing for the 16S library. For the ITS library, 146 out of 152 samples were sequenced, with 145 passing bioinformatics processing.

III.3.5 Statistical analysis

III.3.5.1 Alpha diversity

Shannon and Inverse Simpson indices were calculated on the corrected, filtered, and normalised abundance tables using the *vegan* R package (v2.6–4) (Oksanen et al., 2001). The mean and standard deviation for each index were computed using the *aggregate* function from the *stats* R package. As the data did not follow a normal distribution (p-value < 0.05; computed using the *shapiro.test* function from the *stats* R package), a Wilcoxon test was performed using the *wilcox.test* function from the *stats* package, with p-value adjustment applied using the fdr method. Tukey's letters were then determined using the *rcompanion* package (v2.4.34) (Mangiafico, 2016).

Relative abundances were calculated and visualised using the *microeco* package. To provide an overview of the data, bacterial and fungal profiles at the class level were displayed for each compartment and each species using stacked bar plots. Note that the analysis of relative abundance was restricted to taxa with an abundance of 0.1% or greater. As with alpha diversity, the data did not follow a normal distribution, so a Wilcoxon test was performed with the fdr method for p-value adjustment (see Additional file 2).

III.3.5.2 Beta diversity

The distance matrix of beta diversity was generated using the *vegan* package with the Morisita method (Wolda, 1981). The optimal number of clusters (k) was determined using the hierarchical merging method, and ascending hierarchical clustering was then performed with the ward.D2 method using the *hclust* function from the *stats* R package.

III.3.5.3 ASV distributions

Truth tables were calculated using the *venn* package (v1.12) (Dusa, 2016), and Venn diagrams were created using Inkscape software (Inkscape Developers, 2022). Subsequently, the list of ASVs for each logical relationship between Pg (Ni-HA), Ps (nA), and Bs (bulk soil)

was determined using the *Reduce* and *setdiff* functions in R. These lists of ASV distributions allowed us to focus on ASVs that were exclusively present in each species ("Pg" and "Ps" subsets) and those specifically recruited by each species ("Pg–Bs" and "Ps–Bs" subsets). To simplify subsequent analyses, we combined the "exclusive ASVs" and "specifically recruited ASVs" for each species, resulting in two specific subsets of ASVs corresponding to the specific microbiotas of Pg (Ni-HA) and Ps (nA) (Figure III.1). Using the same method, we then determined the distribution of these specific ASVs across the different compartments for each plant species.

III.3.5.4 Linear discriminant analysis effect size

Linear discriminant analysis (LDA) effect sizes (LEfSe) were calculated using the *microeco* package. This method enabled us to characterise the differences between compartments in the specific microbiotas of Pg (Ni-HA) and Ps (nA). It identified discriminative features (biomarkers) that were statistically significant across compartments. To pinpoint specific microbial signatures for each species and each compartment (biomarkers), we conducted LEfSe analysis at the genus level on the two specific microbiotas (Figure III.1), applying a p-value threshold of 0.05 (see Additional file 3).

III.3.5.5 Co-occurrence networks

To complete the analysis, we aimed to identify specific associations between microorganisms within each compartment of the specific microbiotas of Pg (Ni-HA) and Ps (nA) (Figure III.1). We conducted Spearman correlation tests for each compartment of our two specific subsets using the *psych* package (v2.3.9) (Revelle, 2007). We then selected only the significant positive correlations ($R > 0.6$ and p-value < 0.05) and created graph networks for each compartment using the *igraph* package (v1.5.1) (Csárdi et al., 2006). To assess network stability and resilience, we calculated connectance, average degree, modularity, degree centralisation, and betweenness centrality (Yuan et al., 2021). Structural parameters for each graph network are available in Additional file 4. In these graph networks, vertices/nodes represent the ASVs, and links/edges denote the significant positive correlations between microbial ASVs (Additional file 4). By integrating the graph networks with the LEfSe results, we identified specific biomarkers that co-occur across the compartments of each species (Banerjee et al., 2018).

III.4 Results

III.4.1 Alpha diversity

A total of 3908, 3550, and 3805 bacterial ASVs were associated with Bs, Pg (Ni-HA), and Ps (nA), respectively. On average, the number of distinct ASVs per species and compartment ranged from 1 to around 1000. Belowground compartments (roots and rhizospheric soil) consistently exhibited a significantly higher abundance of ASVs (585–977 observed ASVs) compared to aboveground compartments (leaves, pulps, and seeds), which had between 1 and 20 observed ASVs, regardless of the species (Table III.1, Figure III.3).

Table III.1 – **Alpha diversity indices for bacterial communities.**

Species and compartments[a]	*N*[b]	Observed	Shannon	InvSimpson[c]
Pg (Ni-HA) Seeds	3	1 ± 1 bf	0.23 ± 0.4 h	1.33 ± 0.58 h
Ps (nA) Seeds	8	7 ± 2 c	1.31 ± 0.34 g	3.08 ± 1.63 g
Pg (Ni-HA) Pulps	10	8 ± 2 c	1.79 ± 0.26 e	4.88 ± 1.16 e
Ps (nA) Pulps	8	20 ± 3 g	2.52 ± 0.19 f	9.53 ± 2.35 f
Pg (Ni-HA) Leaves	13	2 ± 1 b	0.59 ± 0.53 h	2.06 ± 1.36 h
Ps (nA) Leaves	10	1 ± 0 f	0.2 ± 0.33 h	1.28 ± 0.45 h
Pg (Ni-HA) Roots	16	623 ± 205 d	5.58 ± 0.12 a	87.43 ± 8.22 b
Ps (nA) Roots	15	585 ± 64 d	5.46 ± 0.08 d	71.22 ± 7.37 d
Pg (Ni-HA) Soil	16	784 ± 143 e	5.12 ± 0.11 b	27.19 ± 2.33 c
Ps (nA) Soil	16	878 ± 140 ae	5.23 ± 0.11 i	31.68 ± 3.12 i
Bulk Soil	16	977 ± 264 a	6.34 ± 0.33 c	255.23 ± 42.31 a

Observed, Shannon, and InvSimpson values are presented as mean ± standard deviation and Tukey's letter
[a] ***Pg*** *= Psychotria gabriellae (Ni-HA) and* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA)*
[b] ***N*** *= number of samples*
[c] ***InvSimpson*** *= Inverse Simpson*

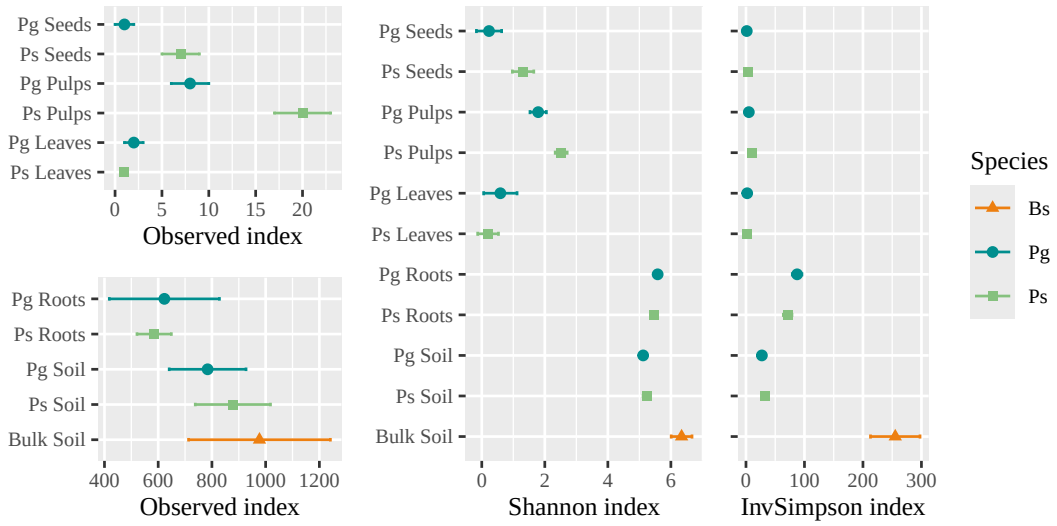


Figure III.3 – **Cleveland diagram of alpha diversity indices for bacterial communities.**
Pg *= Psychotria gabriellae (Ni-HA),* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA), and* ***InvSimpson*** *= Inverse Simpson.*

This trend was consistent across all alpha diversity indices, with Shannon (H) indices ranging from 0.23 to 2.52 in aboveground compartments and from 5.12 to 6.34 in belowground compartments. Similarly, Inverse Simpson indices ranged from 1.28 to 9.53 in aboveground compartments and from 27.19 to 255.23 in belowground compartments. Significant differences in diversity between species (e.g., pulps and seeds) were observed. Furthermore, when comparing the diversity of bulk soil to rhizospheric soil, both H and Inverse Simpson indices were significantly lower in rhizospheric soil for each species, as well as in fungal indices.

In the fungal analysis, a total of 2236, 2124, and 2761 ASVs were associated with Bs, Pg (Ni-HA), and Ps (nA), respectively. On average, we observed ranges from 10 to around 600 ASVs per species and compartment. Belowground compartments consistently showed a significantly higher abundance of ASVs (246–577 observed ASVs) compared to aboveground compartments (10–149 observed ASVs) for each species (Table III.2, Figure III.4).

Table III.2 – **Alpha diversity indices for fungal communities.**

Species and compartment[a]	**N**[b]	**Observed**	**Shannon**	**InvSimpson**[c]
Pg (Ni-HA) Seeds	9	10 ± 3 g	0.35 ± 0.33 f	1.23 ± 0.33 f
Ps (nA) Seeds	8	10 ± 2 g	0.9 ± 0.08 i	1.74 ± 0.1 h
Pg (Ni-HA) Pulps	10	58 ± 7 f	1.61 ± 0.16 e	2.67 ± 0.54 e
Ps (nA) Pulps	8	49 ± 8 h	1.06 ± 0.09 h	1.47 ± 0.06 g
Pg (Ni-HA) Leaves	16	90 ± 12 b	3.42 ± 0.13 b	11.46 ± 1.99 b
Ps (nA) Leaves	16	149 ± 23 e	4.31 ± 0.19 d	49.03 ± 12.05 a
Pg (Ni-HA) Roots	16	246 ± 30 c	2.23 ± 0.54 c	3.73 ± 1.31 c
Ps (nA) Roots	14	308 ± 14 d	3.96 ± 0.12 g	15.03 ± 3.15 d
Pg (Ni-HA) Soil	16	327 ± 47 d	3.93 ± 0.17 g	14.24 ± 2.19 d
Ps (nA) Soil	16	382 ± 37 i	3.53 ± 0.31 b	7.04 ± 1.6 i
Bulk Soil	16	577 ± 88 a	4.96 ± 0.1 a	49.91 ± 6.42 a

Observed, Shannon, and InvSimpson values are presented as mean ± standard deviation and Tukey's letter
[a] ***Pg*** *= Psychotria gabriellae (Ni-HA) and* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA)*
[b] ***N*** *= number of samples*
[c] ***InvSimpson*** *= Inverse Simpson*

This trend did not align with the H and Inverse Simpson indices. Specifically, the leaves compartments exhibited significantly higher diversity than the roots for each species and were even more diverse than the rhizospheric soil in Ps (nA). Inter-species comparisons also revealed significant differences, particularly within the leaves compartment.

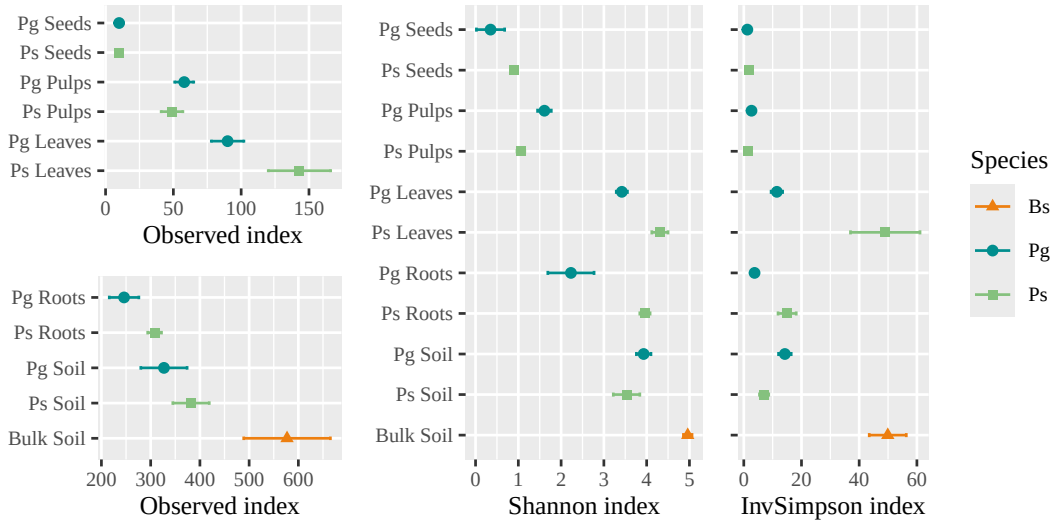


Figure III.4 – **Cleveland diagram of alpha diversity indices for fungal communities.**
Pg *= Psychotria gabriellae (Ni-HA),* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA), and* ***InvSimpson*** *= Inverse Simpson*

III.4.2 Beta diversity

As determined by the merge fusion figure, the bacterial communities were structured into 8 clusters (see Additional file 5). In belowground compartments, the bacterial community structure was distinct between roots (k2_B), rhizospheric soil (k1_B), and bulk soil (k3_B). However, these structures appeared to be similar between species. In contrast, for aboveground compartments, the leaves samples from each species were grouped with the seed samples of Pg (Ni-HA) (k6_B, k7_B, and k8_B). Only the pulps compartment of Pg (Ni-HA) (k5_B) and the fruits—both pulps and seeds—of Ps (nA) (k4_B) exhibited distinct bacterial community structures.

Concerning fungal communities, the merge fusion figure revealed 10 clusters (see Additional file 5). Unlike bacterial community structures, belowground compartments were distinct between species and compartments: k1_F for Pg (Ni-HA) rhizospheric soil, k2_F for Ps (nA) rhizospheric soil, k3_F for bulk soil, k4_F and k5_F for Pg (Ni-HA) roots, and k6_F for Ps (nA) roots. For aboveground compartments, the clustering differentiated between leaves samples (k7_F for Ps (nA), and k8_F for Pg (Ni-HA)) and fruit samples—both pulps and seeds—of each species (k9_F for Pg (Ni-HA) and k10_F for Ps (nA)).

III.4.3 Structure of Bacterial Communities at Class Level

A total of 71 classes were identified in the bacterial library. Bulk soil exhibited the highest class diversity, with 40 classes, followed by: Pg (Ni-HA) roots (35 classes) > Ps (nA) rhizospheric soil (32 classes) > Pg (Ni-HA) rhizospheric soil and Ps (nA) roots (28 classes) > Pg (Ni-HA)

pulps (8 classes) > Pg (Ni-HA) leaves (7 classes) > Ps (nA) pulps (5 classes) > Ps (nA) leaves (3 classes) > Pg (Ni-HA) and Ps (nA) seeds (2 classes) (Figure III.5).

For most compartments and both species, *Alphaproteobacteria* (20.5–96.6%) was the most abundant taxon, while the second and third most abundant taxa varied depending on the species and the compartment.

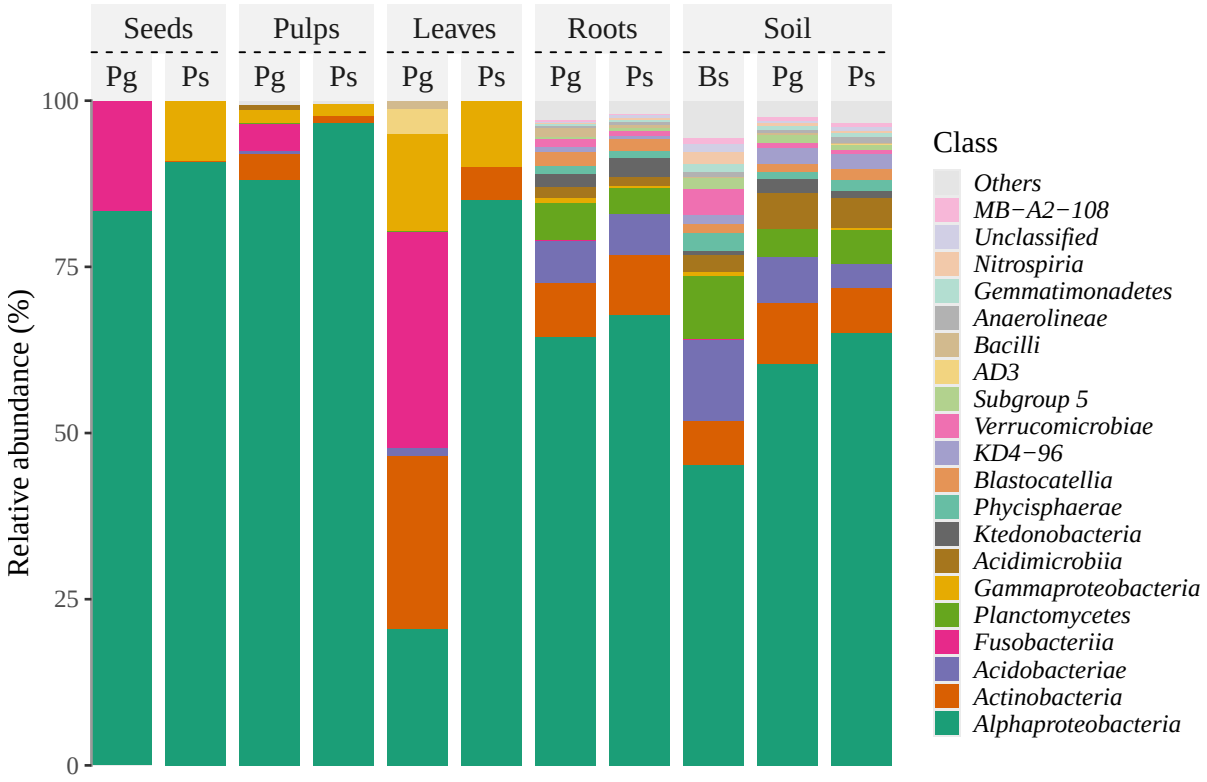


Figure III.5 – **Relative abundances of the 20 most abundant bacterial taxa at the class level in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) and bulk soil (Bs).**

III.4.3.1 Structure of bacterial communities of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA)

Overall, more classes were observed in belowground compartments compared to aboveground compartments, with a similar distribution between roots and rhizospheric soil compartments (Figure III.5). *Alphaproteobacteria* dominated both compartments (60.4% in rhizospheric soil and 64.4% in roots), followed by taxa such as *Actinobacteria* (8.1% in roots and 9.1% in rhizospheric soil), *Acidobacteriae* (6.4% in roots and 6.8% in rhizospheric soil), *Acidimicrobiia* (1.6% in roots and 5.4% in rhizospheric soil), *Planctomycetes* (4.3% in rhizospheric soil and 5.6% in roots), and Ktedonobacteria (1.9% in roots and 2.0% in rhizospheric soil). In addition to shared classes, these compartments also exhibited specific, rare classes. For example, *Dehalococcoidia* (0.1%) was only present in rhizospheric soil, while *Bacteroidia*

(0.2%), *Armatimonadia* (0.2%), *Polyangia* (0.1%), *Parcubacteria* (0.1%), *Myxococcia* (0.1%), and *Methylomirabilia* (0.1%) were found exclusively in roots.

In the aboveground compartments, *Alphaproteobacteria* was the most abundant taxon in seeds (83.3%) and pulps (88.1%). However, in leaves, this class was less abundant (20.5%), with the difference being significant only when compared to bulk soil (see Additional file 2). *Fusobacteriia* was also present as an abundant taxon in all aboveground compartments (32.6% in leaves, 16.7% in seeds, and 4.2% in pulps). *Actinobacteria* (25.9% in leaves and 3.8% in pulps), *Gammaproteobacteria* (14.6% in leaves and 2.1% in pulps), and *Acidobacteriae* (1.3% in leaves and 0.5% in pulps) were shared between leaves and pulps. Notably, leaves and pulps each contained unique classes: AD3 (*Chloroflexi* phylum 3.8%) was exclusive to leaves, and *Campylobacteria* (0.5%) was unique to pulps.

In summary, there was a clear distinction between the bacterial community structures of aboveground and belowground compartments in Pg (Ni-HA). Additionally, apart from seeds, few classes were specific to any single compartment in Pg (Ni-HA).

III.4.3.2 Structure of bacterial communities of *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

Alphaproteobacteria was the most abundant taxon in each compartment: pulps (96.0%), seeds (90.8%), leaves (85.0%), roots (67.8%), and rhizospheric soil (65.1%) (Figure III.5). *Actinobacteria* and *Gammaproteobacteria* were the only other taxa shared across all compartments. As observed in Pg (Ni-HA), the belowground compartments of Ps (nA) exhibited a more diverse class composition than the aboveground compartments. The composition between roots and rhizospheric soil was similar, with a high abundance of *Alphaproteobacteria*, followed by *Actinobacteria* (8.9% in roots and 6.6% in rhizospheric soil), *Acidobacteriae* (6.2% in roots and 3.4% in rhizospheric soil), and *Planctomycetes* (3.9% in roots and 5.1% in rhizospheric soil). These two compartments also contained specific rare classes: *Armatimonadia* (0.2%) and *Bacteroidia* (0.1%) in roots, and *Thermoleophilia* (0.5%), bacteriap25 (*Myxococcota* phylum 0.2%), *Methylomirabilia* (0.1%), *Dehalococcoidia* (0.1%), JG30-KF-CM66 (*Chloroflexi* phylum 0.1%), and *Limnochordia* (0.1%) in rhizospheric soil.

In the aboveground compartments, each compartment was primarily composed of *Alphaproteobacteria* (90.8% in seeds, 96.6% in pulps, and 85.0% in leaves) and *Gammaproteobacteria* (9.2% in seeds, 1.9% in pulps, and 10.0% in leaves). Notably, pulps contained a specific class: *Deinococci* (0.3%).

In summary, like Pg (Ni-HA), the structure of bacterial communities differed significantly between aboveground and belowground compartments in Ps (nA). Additionally, rhizospheric

soil, roots, and leaves also contained unique bacterial classes.

III.4.3.3 Inter-species comparison at the compartment level

When comparing bacterial classes between plant species within the same compartment, each plant species exhibited specific bacterial classes at the compartment level (Figure III.5). In seeds, *Fusobacteriia* (16.7%) and *Gammaproteobacteria* (9.2%) were specific to Pg (Ni-HA) and Ps (nA), respectively. In pulps, *Fusobacteriia* (4.2%), *Acidimicrobiia* (0.6%), *Acidobacteriae* (0.5%), *Campylobacteria* (0.5%), and *Clostridia* (0.3%) were specific to Pg (Ni-HA), while *Deinococci* (0.3%) and *Saccharimonadia* (0.2%) were specific to Ps (nA). In leaves and roots, only Pg (Ni-HA) exhibited specific classes: *Fusobacteriia* (32.6%), AD3 (*Chloroflexi* phylum 3.8%), and *Bacilli* (1.3%) in leaves, and *Polyangia* (0.1%), *Parcubacteria* (0.1%), *Thermoleophilia* (0.1%), *Myxococcia* (0.1%), bacteriap25 (*Myxococcota* phylum 0.1%), *Methylomirabilia* (0.1%), and *Fusobacteriia* (0.1%) in roots. Finally, only Ps (nA) exhibited specific classes in its rhizospheric soil: *Gammaproteobacteria* (0.2%), *Methylomirabilia* (0.1%), JG30-KF-CM66 (*Chloroflexi* phylum 0.1%), and *Limnochordia* (0.1%).

III.4.4 Structure of fungal communities at class level

Overall, 47 classes were observed in the fungal library. Bulk soil, along with Pg (Ni-HA) rhizospheric soil, exhibited the highest class diversity (18 classes) among compartments and species, followed by: Ps (nA) rhizospheric soil (17 classes) > Ps (nA) leaves (15 classes) > Ps (nA) roots (13 classes) > Pg (Ni-HA) leaves (12 classes) > Pg (Ni-HA) roots (11 classes) > Pg (Ni-HA) and Ps (nA) pulps (9 classes) > Pg (Ni-HA) seeds (8 classes) > Ps (nA) seeds (5 classes) (Figure III.6).

In contrast to bacterial communities, a significant proportion of unclassified fungi at the class level predominantly composed the fruits of Ps (nA), with 74.6% in seeds and 83.7% in pulps. This was also observed in the roots of Ps (nA) (49.1%) and bulk soil (30.3%). The proportion of unclassified fungi remained substantial in other compartments, ranging from 11.3 to 25.3%, except in Pg (Ni-HA) seeds, where it was markedly lower at 0.5%.

III.4.4.1 Structure of fungal communities of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA)

The structure of fungal communities varied significantly between compartments (Figure III.6). Although most classes were shared, they were not represented in the same proportions across compartments. Seeds were primarily composed of *Dothideomycetes* (91.9%) and *Agaricomycetes* (6.0%). Pulps consisted of *Dothideomycetes* (59.6%), unclassified fungi (24.2%), *Tremellomycetes* (5.8%), and *Sordariomycetes* (6.5%). Leaves contained *Dothideomycetes* (39.7%), *Sordariomycetes* (38.2%), and unclassified fungi (19.6%). Roots

were composed of *Agaricomycetes* (70.6%), unclassified fungi (13.2%), *Leotiomycetes* (6.5%), and *Sordariomycetes* (5.3%). Finally, rhizospheric soil included *Mortierellomycetes* (36.8%), *Agaricomycetes* (28.2%), unclassified fungi (16.0%), and *Sordariomycetes* (8.1%).

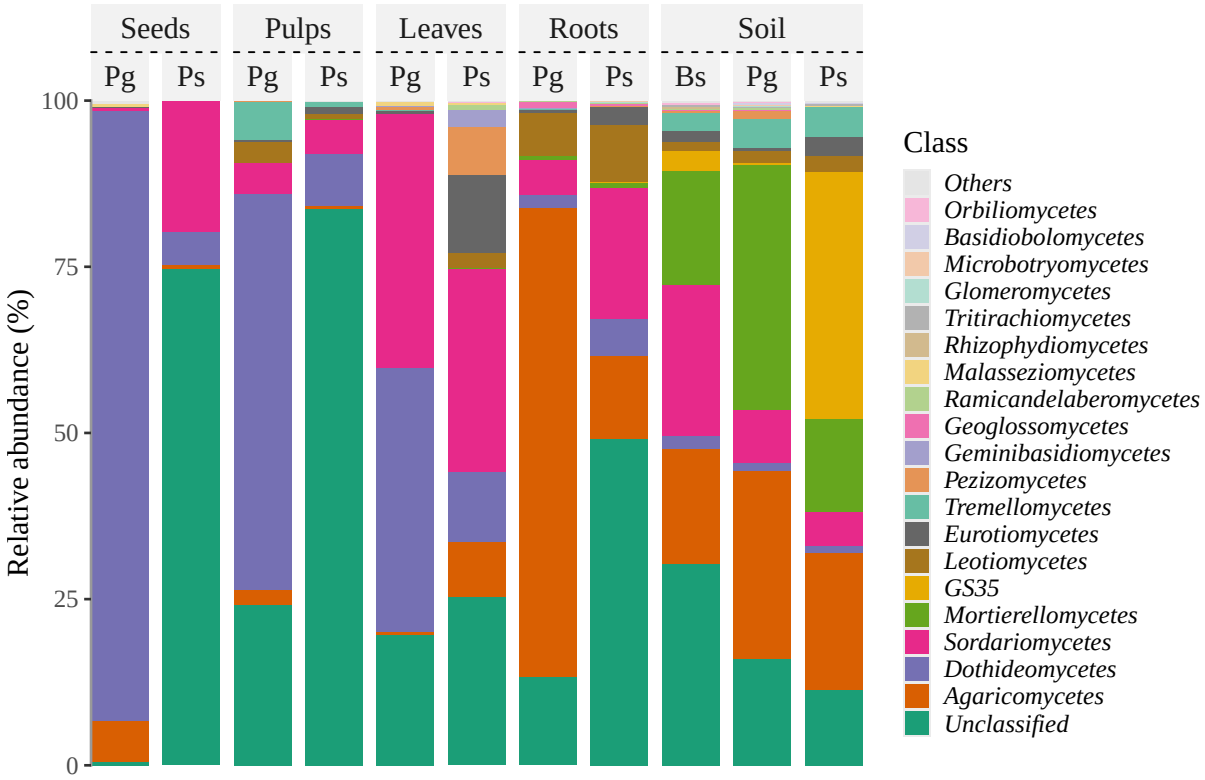


Figure III.6 – **Relative abundances of the 20 most represented fungal taxa at the class level in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) and bulk soil (Bs).**

Some classes were specific to certain compartments. GS35 (*Ascomycota* phylum 0.4%), *Basidiobolomycetes* (0.3%), *Microbotryomycetes* (0.2%), *Ramicandelaberomycetes* (0.3%), *Tritirachiomycetes* (0.2%), *Pucciniomycetes* (0.1%), and *Atractiellomycetes* (0.1%) were only found in rhizospheric soil, whereas *Geminibasidiomycetes* (0.1%) and *Umbelopsidomycetes* (0.1%) were specific to leaves.

III.4.4.2 Structure of fungal communities of *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

Like Pg (Ni-HA), the structure of fungal communities in Ps (nA) varied significantly between compartments (Figure III.6). Although abundant classes were shared, their proportions differed across compartments. Seeds were primarily composed of unclassified fungi (74.6%), *Sordariomycetes* (19.6%), and *Dothideomycetes* (5.1%). Pulps consisted mainly of unclassified fungi (83.7%), *Dothideomycetes* (7.9%), and *Sordariomycetes* (5.2%). Leaves contained *Sordariomycetes* (30.7%), unclassified fungi (25.3%), *Eurotiomycetes* (11.7%), *Dothideomycetes*

(10.4%), *Agaricomycetes* (8.3%), and *Pezizomycetes* (7.2%). Roots were composed of unclassified fungi (49.1%), *Sordariomycetes* (19.7%), *Agaricomycetes* (12.4%), *Leotiomycetes* (8.5%), and *Dothideomycetes* (5.7%). Finally, rhizospheric soil included GS35 (*Ascomycota* phylum 37.2%), *Agaricomycetes* (20.6%), *Mortierellomycetes* (14.0%), unclassified fungi (11.3%), *Sordariomycetes* (5.2%), and *Tremellomycetes* (4.5%).

Each compartment, except for seeds, contained specific classes. *Tritirachiomycetes* (0.2%), *Spizellomycetes* (0.1%), *Microbotryomycetes* (0.1%), *Saccharomycetes* (0.1%), and *Pucciniomycetes* (0.1%) were exclusive to rhizospheric soil. *Geoglossomycetes* (0.4%) and *Glomeromycetes* (0.2%) were specific to roots. In aboveground compartments, *Geminibasidiomycetes* (2.6%), *Umbelopsidomycetes* (0.2%), *Malasseziomycetes* (0.2%), and GS14 (*Chytridiomycota* phylum 0.1%) were unique to leaves, while *Ustilaginomycetes* (0.1%) and *Lecanoromycetes* (0.1%) were specific to pulps.

III.4.4.3 Inter-species comparison at compartment level

The comparison of fungal community structures between species within the same compartment revealed notable differences between Pg (Ni-HA) and Ps (nA) (Figure III.6). Even within identical compartments, species exhibited significantly distinct community structures (Additional file 2). As discussed in the previous sections, while abundant classes were shared, their proportions differed significantly between species. For instance, *Mortierellomycetes* was the most abundant class in Pg (Ni-HA) rhizospheric soil, whereas GS35 (*Ascomycota* phylum) dominated in Ps (nA) rhizospheric soil.

In aboveground compartments, the fungal composition of seeds differed markedly between species. Seeds of Pg (Ni-HA) were primarily composed of *Dothideomycetes* (91.9%, $p < 0.001$), while seeds of Ps (nA) consisted mainly of unclassified fungi (74.6%) and *Sordariomycetes* (19.6%, $p < 0.01$). In this compartment, only Pg (Ni-HA) contained specific classes compared to Ps (nA) *Malasseziomycetes* (0.5%), *Wallemiomycetes* (0.4%), and *Cystobasidiomycetes* (0.1%). In pulps, *Dothideomycetes*, *Tremellomycetes*, and *Leotiomycetes* were significantly more abundant ($p < 0.05$) in Pg (Ni-HA) (59.6%, 5.8%, and 3.2%) than in Ps (nA) (7.9%, 0.7%, and 0.9%). Conversely, unclassified fungi and Eurotiomycetes were significantly more abundant ($p < 0.001$) in Ps (nA) (83.7% and 1.0%) than in Pg (Ni-HA) (24.2% and 0.3%). Specific classes like *Wallemiomycetes* (0.1%) and *Cystobasidiomycetes* (0.1%) were unique to Pg (Ni-HA) pulps, while *Ustilaginomycetes* (0.1%) and *Lecanoromycetes* (0.1%) were unique to Ps (nA) pulps.

In leaves, the proportions of unclassified fungi, *Eurotiomycetes*, *Pezizomycetes*, and *Agaricomycetes* were significantly higher ($p < 0.01$) in Ps (nA) (25.3%, 11.7%, 7.2%, and 8.3%) than

in Pg (Ni-HA) (19.6%, 0.4%, 0.5%, and 0.4%). *Dothideomycetes*, however, were significantly more abundant ($p < 0.0001$) in Pg (Ni-HA) (39.7%) compared to Ps (nA) (10.4%). Additionally, *Ramicandelaberomycetes* (0.7%), *Mortierellomycetes* (0.1%), *Rhizophydiomycetes* (0.1%), and GS14 (*Chytridiomycota* phylum 0.1%) were exclusive to Ps (nA), while *Lecanoromycetes* (0.1%) was unique to Pg (Ni-HA).

In the belowground compartments, unclassified fungi and *Sordariomycetes* were significantly more abundant ($p < 0.0001$) in Ps (nA) roots (49.1% and 19.1%) compared to Pg (Ni-HA) roots (13.2% and 5.3%). On the other hand, *Agaricomycetes* were significantly more prevalent ($p < 0.0001$) in Pg (Ni-HA) roots (70.6%) than in Ps (nA) roots (12.4%). Specific classes like *Atractiellomycetes* (0.1%) and GS35 (*Ascomycota* phylum 0.2%) were found only in Ps (nA) roots.

Finally, *Pezizomycetes* (1.2%), *Ramicandelaberomycetes* (0.3%), and *Geoglossomycetes* (0.1%) were exclusive to Pg (Ni-HA) rhizospheric soil, while *Spizellomycetes* (0.1%) and *Saccharomycetes* (0.1%) were unique to Ps (nA) rhizospheric soil.

III.4.5 ASV distributions

Overall, 5602 ASVs were classified as Bacteria, while 4584 were classified as Fungi (Figure III.7). The Venn diagram showed that half of the bacterial ASVs (657 + 2188 = 50.88%) were shared between Pg (Ni-HA) and Ps (nA), while 1092 ASVs (19.5%) were strictly associated with bulk soil. Additionally, 17.1% (551 + 409) were specific to Ps (nA), and 12.6% (486 + 219) were specific to Pg (Ni-HA). For fungal ASVs, 32.9% (1132 + 377) were specific to Ps (nA), and 19.0% (644 + 228) were specific to Pg (Ni-HA).

When analysing the distribution of specific ASVs in Pg (Ni-HA) or Ps (nA), a similar trend was observed across all subsets of the libraries: the majority of ASVs were specifically associated with belowground compartments (roots and rhizospheric soil) (Figure III.7). Specifically, 97.5% (44.7% + 21.7% + 31.1%) of bacterial ASVs and 80.8% (54.1% + 19.5% + 7.2%) of fungal ASVs were uniquely associated with Pg (Ni-HA), while 97.4% (65.4% + 19.9% + 12.1%) of bacterial ASVs and 64.2% (44.9% + 12.6% + 6.7%) of fungal ASVs were associated with Ps (nA). For aboveground compartments (leaves, pulps, seeds), the proportion of specific ASVs varied between 0% and 8.1%, except for specific fungal ASVs in Ps (nA) leaves (26.4%).

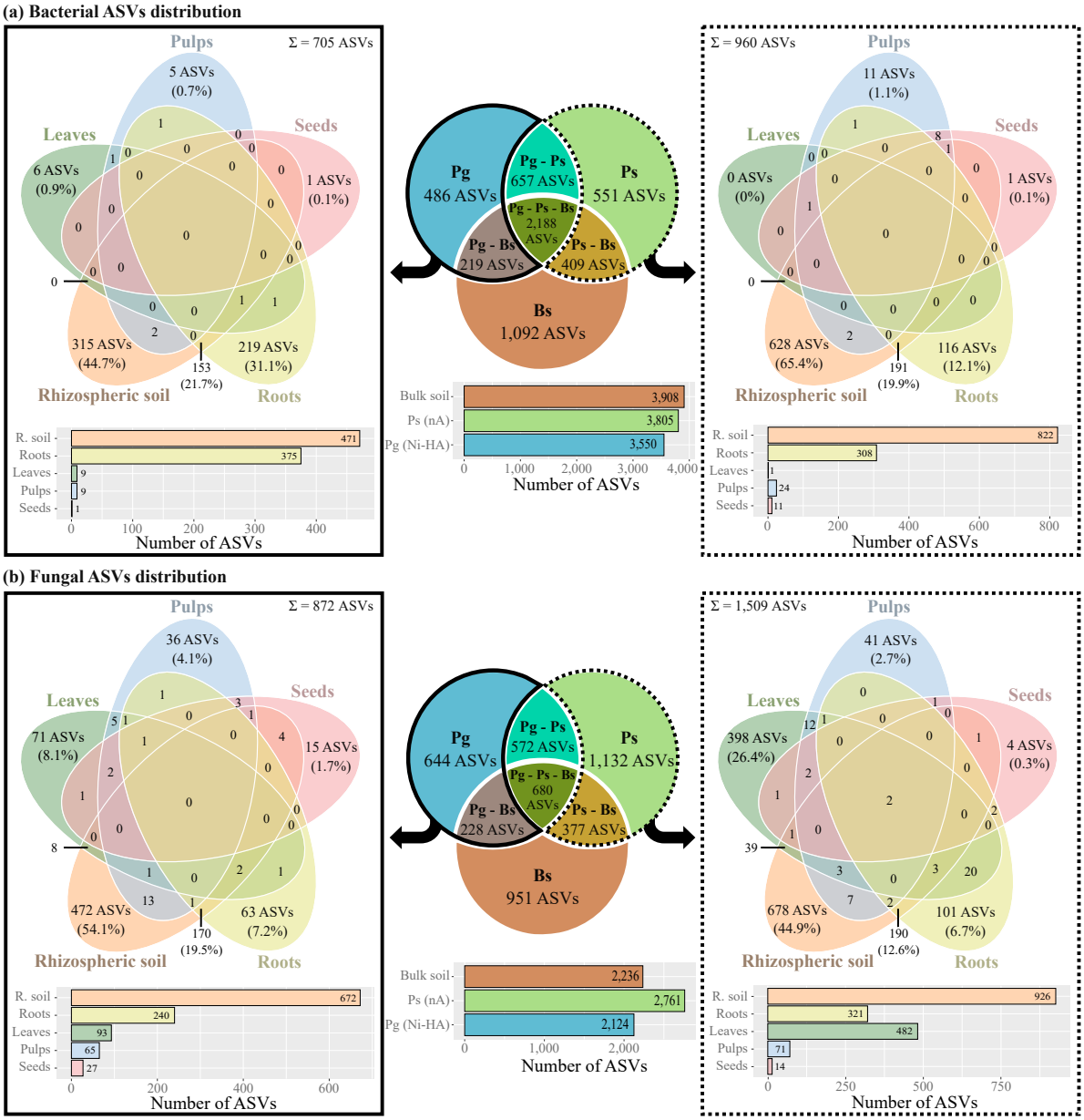


Figure III.7 – **Venn diagrams of (a) bacterial ASV distribution and (b) fungal ASV distribution.**

Pg = *Psychotria gabriellae (Ni-HA)*, ***Ps*** = *Psychotria semperflorens (nA)*, ***Bs*** = *bulk soil, and* ***r. soil*** = *rhizospheric soil*

III.4.6 Specific taxonomic biomarkers of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) at genus level

The intraspecific analysis of specific microbiotas at the genus level identified a total of 49 bacterial biomarkers for Pg (Ni-HA) and 74 for Ps (nA). For fungal biomarkers, 78 were identified for Pg (Ni-HA), while 126 were found for Ps (nA) (Table III.3). Seeds of Pg (Ni-HA) were the only compartment that did not exhibit any fungal biomarkers. Overall, Ps (nA) had nearly twice as many biomarkers across all libraries combined compared to Pg

Table III.3 – **Overview of LEfSe analysis results.**

Species[a]	Kingdom	Compartment	Number of biomarkers[b]	Number of "unclassified" biomarkers	LDA score range
Pg (Ni-HA)	*Bacteria*	Seeds	1 (2.0%)	0	5.3
		Pulps	2 (4.1%)	0	5.5–5.7
		Leaves	11 (22.4%)	5 (45.5%)	4.2–5.0
		Roots	18 (36.7%)	9 (50.0%)	4.1–4.9
		Rhizospheric soil	17 (34.7%)	12 (70.6%)	4.0–4.9
		Summary	49 (100.0%)	26 (53.1%)	4.0–5.7
	Fungi	Seeds	0	0	
		Pulps	7 (9.0%)	3 (42.9%)	4.0–5.3
		Leaves	34 (43.6%)	6 (17.6%)	3.1–5.6
		Roots	19 (24.4%)	9 (47.4%)	3.2–5.2
		Rhizospheric soil	18 (23.1%)	7 (38.9%)	3.4–5.2
		Summary	78 (100.0%)	25 (32.1%)	3.1–5.6
Ps (nA)	*Bacteria*	Seeds	2 (2.7%)	1 (50.0%)	4.8–5.6
		Pulps	6 (8.1%)	2 (33.3%)	4.2–5.1
		Leaves	11 (14.9%)	4 (36.4%)	3.6–4.5
		Roots	14 (18.9%)	8 (57.1%)	3.8–4.8
		Rhizospheric soil	41 (55.4%)	31 (75.6%)	3.7–4.7
		Summary	74 (100.0%)	46 (62.2%)	3.6–5.6
	Fungi	Seeds	3 (2.4%)	1 (33.3%)	4.60–5.63
		Pulps	12 (9.5%)	2 (16.7%)	3.95–4.90
		Leaves	61 (48.4%)	10 (16.4%)	2.88–4.57
		Roots	34 (27.0%)	14 (41.2%)	3.02–5.25
		Rhizospheric soil	16 (12.7%)	6 (37.5%)	3.30–4.87
		Summary	126 (100.0%)	33 (26.2%)	2.88-5.63

LEfSe parameters: alpha threshold = 0.05; taxa level = genus; p-value adjustment method = Bonferroni
[a] ***Pg*** *= Psychotria gabriellae (Ni-HA) and* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA)*
[b] *Refers to significant genus*

(Ni-HA). A noteworthy observation was the high proportion of unclassified genera among bacterial biomarkers, accounting for 53.1% in Pg (Ni-HA) and 62.2% in Ps (nA), representing the majority of the total bacterial biomarkers. In contrast, unclassified genera were less prevalent among fungal biomarkers, making up 32.1% in Pg (Ni-HA) and 26.2% in Ps (nA).

III.4.7 Co-occurrence networks between specific microbiotas of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

Except for Pg (Ni-HA) seeds and Ps (nA) leaves, all compartments met the Spearman correlation criteria ($R > 0.6$ with p-value < 0.05) required (Figure III.8). Each network exhibited low connectance (0.03–0.14), indicating that less than 1.4% of possible significant positive correlations were present (Table III.4). However, belowground compartment networks demonstrated a high average degree (17.60–41.95), suggesting that individual ASVs had significant positive correlations within these networks. This was indicative of complex and interconnected networks with numerous modules, as observed in the belowground compartments. Indeed, these networks exhibited high modularity (ranging from 0.70 to

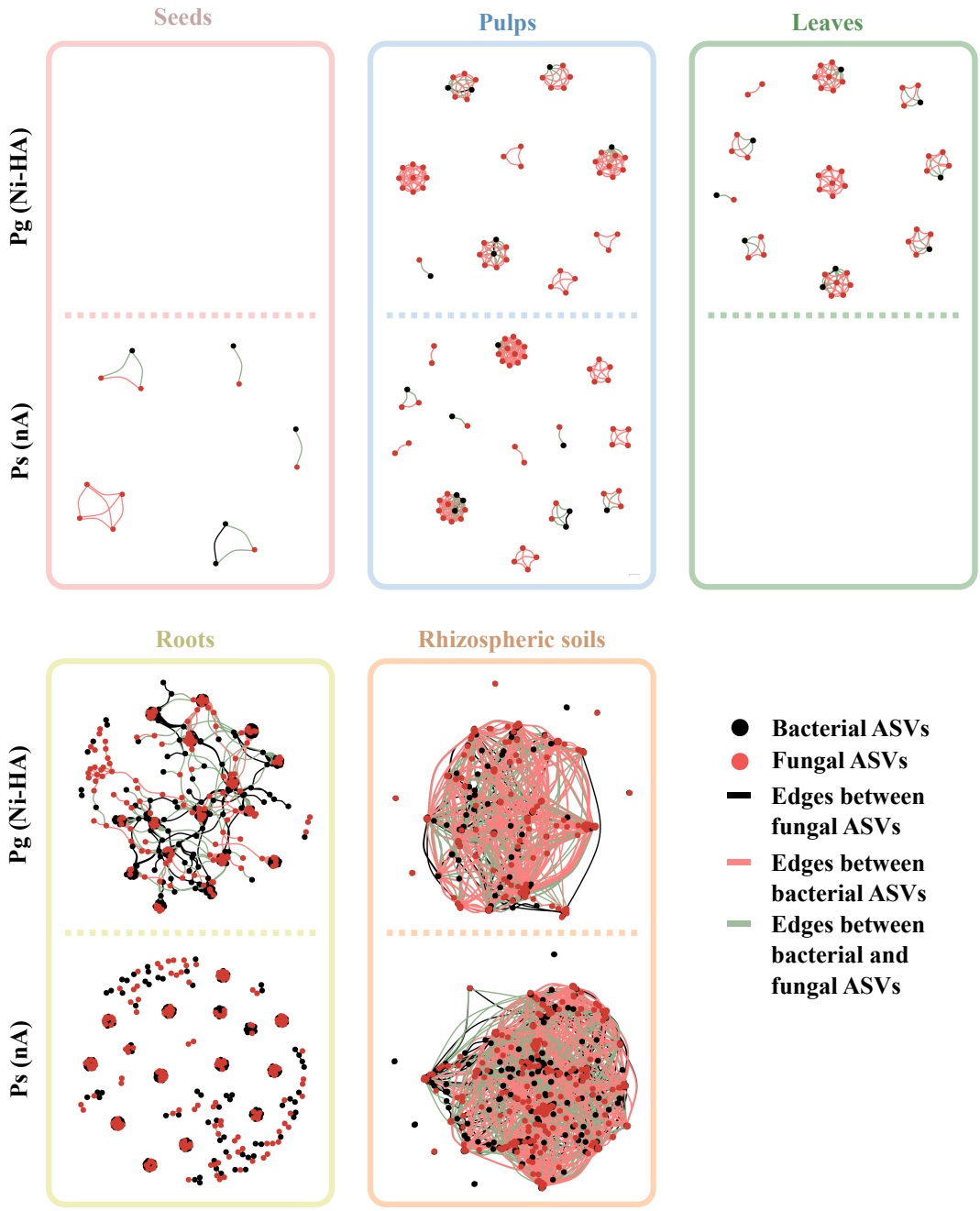


Figure III.8 – **Co-occurrence networks of significant positive correlations between specific microorganisms (bacteria and fungi) of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) in leaves, pulps, seeds, roots, and rhizospheric soils.**

0.92), reflecting substantial community structuring. Specifically, the number of modules was greater in belowground compartments compared to aboveground ones: Ps (nA) roots (54 modules), Pg (Ni-HA) roots (20 modules), Pg (Ni-HA) rhizospheric soil (19 modules), Ps (nA) rhizospheric soil (18 modules), Ps (nA) pulps (13 modules), Pg (Ni-HA) leaves (10 modules), Pg (Ni-HA) pulps (9 modules), and Ps (nA) seeds (5 modules). Concerning the centralisation degrees, they ranged between 0.04 and 0.09, suggesting that no single ASV

Table III.4 – **Graph network properties.**

Network graph[a]	Edges	Vertices	Connectance	Average degree	Modularity	No. modules	Centralization degree	Betweenness centrality
Ps (nA) seeds	14	14	0.15	2.00	0.71	5	0.08	0.00
Pg (Ni-HA) pulps	149	51	0.12	5.84	0.82	9	0.04	0.00
Ps (nA) pulps	163	57	0.10	5.72	0.71	13	0.09	0.00
Pg (Ni-HA) leaves	117	49	0.10	4.78	0.83	10	0.05	0.00
Pg (Ni-HA) roots	7,000	549	0.05	25.50	0.80	20	0.09	0.18
Ps (nA) roots	4,048	460	0.04	17.60	0.92	54	0.04	0.00
Pg (Ni-HA) r. soil	17,500	1,077	0.03	32.50	0.70	19	0.06	0.02
Ps (nA) r. soil	34,755	1,657	0.03	41.95	0.71	18	0.05	0.02

[a] ***Pg*** *= Psychotria gabriellae (Ni-HA),* ***Ps*** *= Psychotria semperflorens (nA), and* ***r. soil*** *= rhizospheric soil*

played a dominant role in any network. Additionally, betweenness centrality metrics did not exceed 0.18, indicating that no ASV was crucial for global interactions within networks. Except for the Pg (Ni-HA) leaves network, each network exhibited some modules containing bacterial and fungal biomarkers, which we highlighted in the previous section (Table III.5).

Summary of microbial biomarkers identified using the LEfSe method at the genus level, present in the co-occurrence networks of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA). (2/2)

Network graph	Biomarkers at genus level	Kingdom	Module number
Ps (nA) rhizospheric soil	*Candidatus Udaeobacter*	*Bacteria*	1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11, and 13
	Gemmata	*Bacteria*	2, 8, 11, 13, 16, and 18
	Pedomicrobium	*Bacteria*	2, 3, 4, 8, and 9
	Pirellula	*Bacteria*	2, 4, 9, 11, 12, and 13
	Reyranella	*Bacteria*	2, 3, and 16
	Rhodoplanes	*Bacteria*	1, 2, 7, and 11
	SM1 A02	*Bacteria*	1, 2, 3, 7, and 12
	SWB02	*Bacteria*	2 and 7
	Aphanoascus	*Fungi*	3 and 4
	Clitopilus	*Fungi*	2, 7, 9, 13
	Entoloma	*Fungi*	2, 3, 7, 9, 12, and 13
	Geastrum	*Fungi*	3 and 6
	Humicola	*Fungi*	2, 3, and 7
	Hygrocybe	*Fungi*	2, 3, 7, 9, 10, 13
	Mariannaea	*Fungi*	2
	Pilidium	*Fungi*	2 and 3
	Trichoderma	*Fungi*	2, 3, and 11
	Volutella	*Fungi*	1, 2, and 7

Genera in bold are those present in only one network.

In total, 62 biomarkers were present across all the networks, with only 11 not showing a specific association with any particular network (*Diaporthe*, *Acidothermus*, *Bryobacter*, *Gemmata*, SWB02 (*Proteobacteria* phylum), *Candidatus Solibacter*, *Mycena*, *Candidatus*

Table III.5 – **Summary of microbial biomarkers identified using the LEfSe method at the genus level, present in the co-occurrence networks of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA).** (1/2)

Network graph	Biomarkers at genus level	Kingdom	Module number
Ps (nA) pulps	***Methylobacterium-Methylorubrum***	*Bacteria*	11
	Derxomyces	*Fungi*	3
	Diaporthe	*Fungi*	2, 4, and 9
	Neocucurbitaria	*Fungi*	13
Pg (Ni-HA) leaves	***Ceratosphaeria***	*Fungi*	10
	Colletotrichum	*Fungi*	2 and 8
	Diaporthe	*Fungi*	8 and 9
Pg (Ni-HA) roots	*Acidothermus*	*Bacteria*	3 and 4
	Actinophytocola	*Bacteria*	2 and 20
	Bryobacter	*Bacteria*	2, 3, 6, 8, 11, and 12
	Gemmata	*Bacteria*	3, 4, 5, 7, 11, and 14
	Niastella	*Bacteria*	2, 3, 11, 12, and 13
	SWB02	*Bacteria*	5 and 8
	Diluviicola	*Fungi*	6
	Endoradiciella	*Fungi*	9
	Gymnopus	*Fungi*	6
	Junghuhnia	*Fungi*	19
	Leohumicola	*Fungi*	9 and 11
	Neonectria	*Fungi*	9
Ps (nA) roots	*Acidothermus*	*Bacteria*	18, 22, and 24
	Bryobacter	*Bacteria*	1, 3, 9, 11, 12, 14, 23, and 27
	Candidatus Solibacter	*Bacteria*	2, 3, 6, 12, and 17
	Mycobacterium	*Bacteria*	25 and 26
	Bourdotigloea	*Fungi*	8 and 23
	Castanediella	*Fungi*	1 and 2
	Cladophialophora	*Fungi*	7 and 13
	Mycena	*Fungi*	1
	Thozetella	*Fungi*	32
	Verruconis	*Fungi*	28
Pg (Ni-HA) rhizospheric soil	*Candidatus Solibacter*	*Bacteria*	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 and 13
	Candidatus Udaeobacter	*Bacteria*	3, 5, 6, 9, 10, 12, and 13
	Nocardioides	*Bacteria*	2 and 6
	Pirellula	*Bacteria*	10 and 12
	Calceomyces	*Fungi*	19
	Clonostachys	*Fungi*	2, 3, 15
	Entoloma	*Fungi*	2, 5, 6, 9, 12, and 13
	Fusarium	*Fungi*	3, 7, and 13
	Hygrocybe	*Fungi*	2, 6, and 12
	Mycena	*Fungi*	2, 5, and 13
	Pidoplitchkoviella	*Fungi*	2 and 10
	Pluteus	*Fungi*	2, 12, and 13
	Pulvinula	*Fungi*	2
	Talaromyces	*Fungi*	2
	Virgaria	*Fungi*	1, 2, 5, 7, and 13

Genera in bold are those present in only one network.

Udaeobacter, *Pirellula*, *Entoloma*, and *Hygrocybe*). Aside from the Pg (Ni-HA) leaves network, which contained only fungal biomarkers—specifically a co-occurrence of *Colletotrichum* and *Diaporthe*—the other networks presented both fungal and bacterial biomarkers. In some cases, these were associated with each other within one or more modules. For instance, in a non-exhaustive sense, *Acidothermus*, *Bryobacter*, and *Gemmata* in the Pg (Ni-HA) roots network; *Bryobacter*, *Castanediella*, and *Candidatus Solibacter* in the Ps (nA) roots network; *Candidatus* sp., *Entoloma*, and *Fusarium* in the Pg (Ni-HA) rhizospheric soil network; and *Pedomicrobium*, *Entoloma*, and *Hygrocybe* in the Ps (nA) rhizospheric soil network. In contrast, all biomarkers present in the Ps (nA) pulps network (*Methylobacterium-Methylorubrum*, *Derxomyces*, *Neocucurbitaria*, and *Diaporthe*) were not associated within the same modules. Lastly, no biomarkers were present in the Ps (nA) seeds or Pg (Ni-HA) pulps networks.

III.5 Discussion

III.5.1 How are metallophyte microbiotas structured?

Our work provides valuable evidence regarding the structure of the microbiotas of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA). By analysing alpha and beta diversities, the distributions of microbial ASVs, and relative abundance profiles, we revealed that the host plant and/or its compartment influence microbial communities depending on the microbial kingdom. To the best of our knowledge, we are the first to dissect *in situ*, through a systematic compartment-specific comparative approach, the structures and compositions of the fungal and bacterial microbiotas in relation to Ni hyperaccumulation or exclusion phenotypes of New Caledonian metallophytes. Moreover, we are the first to explore fungal and bacterial diversity within the pulps compartment of metallophytes. Therefore, this study provides the first comprehensive data on the microbiota across the entire fruit of Pg (Ni-HA) and Ps (nA).

III.5.1.1 Diversity of microbial communities in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

Alpha diversity indices effectively differentiate bacterial communities between above- and belowground compartments, with diversity decreasing from soil to endosphere (Trivedi et al., 2020). Our study shows similar values for belowground compartments but lower diversity in aboveground compartments compared to the literature (see Additional file 6). Several factors may explain this reduction. Firstly, the use of primers not suited to our study may lead to either a mismatch between bacterial 16S rRNA genes and universal primers (Ren et al., 2022) and/or increased amplification of plant-derived sequences (Thomas et al., 2019), which limits its amplification and reduces detected diversity. In this study, we filtered 1,226,768 sequences

affiliated with mitochondria or chloroplasts. The majority of these filtered sequences were represented by 2 ASVs (ASV5086_16S and ASV4803_16S), which accounted for an average of 90–92% of the reads in the plant compartments. This could led to an underestimation of bacterial diversity. Secondly, the lower diversity in aboveground compartments may reflect high niche specialisation, particularly in seed endophytes. The high Ni concentrations in Pg (Ni-HA) leaves (21,400 $\mu g.g^{-1}$) and seeds (9810 $\mu g.g^{-1}$) (Gei et al., 2020a) may have driven the selection. Indeed, the bacterial genera present in these compartments appear to be well adapted to heavy metal (HM) stress and promote plant growth. *Methylobacterium*, abundant in Pg (Ni-HA) pulps (17.9%) and Ps (nA) pulps (30.2%) and seeds (1.2%) (see Additional file 2), enhances plant fitness (Madhaiyan et al., 2007; Kwak et al., 2014). It also produces N-acyl-homoserine lactones, signaling molecules involved in quorum sensing, which may facilitate biofilm formation and endophyte colonisation (Dourado et al., 2015). Other genera, including *Rhizobium*, *Frankia*, *Brevundimonas*, *Sphingobium*, *Sphingomonas*, *Novosphingobium*, *Bradyrhizobium*, *Bosea*, and *Labrys*, exhibit similar plant growth-promoting (PGP) traits and HM tolerance (Wani et al., 2007; Rangel et al., 2017; Rathi et Nandabalan, 2017; Rosatto et al., 2019; Chen et al., 2020a; Stajković-Srbinović et al., 2020; Fan et al., 2023; Lee et al., 2024). Some genera also modulate metal uptake (Wani et al., 2007; Asaf et al., 2020). Their competitive advantages and pre-existing presence in micro niches may partly explain the observed low diversity. A third hypothesis concerns bacterial-fungal competition in leaf compartments. The high ASV count in fungal leaf endophytes (90 in Pg (Ni-HA) and 149 in Ps (nA)) suggests competition with bacteria. Notably, abundant genera in Pg (Ni-HA) and Ps (nA) include antimicrobial-producing fungi such as *Pseudocercospora* (30.6% in Pg (Ni-HA)), *Colletotrichum* (11.4% in Pg (Ni-HA), 4.8% in Ps (nA)), *Anthracobia* (5.9% in Ps (nA)), *Talaromyces* (5.0% in Ps (nA)), and *Penicillium* (4.8% in Ps (nA)) (Thomas et al., 2002; Yang et al., 2017; Zhao et al., 2019; Peng et al., 2022; do Espírito Santo et al., 2023; Riga et al., 2023). Lastly, a low diversity in seeds is in agreement with findings of Ancousture et al. (2023), who have shown a relatively low richness of the HA seeds bacterial communities. Moreover, the same authors have also demonstrated that significant differences in bacterial community diversity across hyperaccumulator seed families may be observed, which could explain the lower diversity observed in the species studied. However, further tests are needed to confirm if the New Caledonian *Psychotria* species studied belong to families with inherently reduced microbial diversity.

Regarding fungal communities, our results align with literature findings to varying degrees, depending on the study and compartments examined (see Additional file 6). Although we observed higher diversity in some compartments compared to the literature, we may have underestimated the overall diversity of fungal communities. One-third of ASVs (33.2%) were unclassified at the kingdom level, suggesting we might be overlooking fungal species

that have not yet been sequenced and are therefore absent from international databases. This knowledge gap is especially relevant to New Caledonia and tropical regions in general (Alexander et Selosse, 2009; Jourand et al., 2014). New Caledonia's ultramafic substrates are well known for their high levels of endemism and microendemism (Kier et al., 2009; Pillon et al., 2020). While research typically emphasises the endemism and microendemism of vascular organisms, microorganisms associated with these soils can also exhibit a significant proportion of native taxa. For example, a study by Carriconde et al. (2019) on ectomycorrhizal diversity in the New Caledonian tropical rainforest on ultramafic soils reported that up to 95% of taxa had only been recorded in New Caledonia. Therefore, our study emphasises the importance of implementing a comprehensive sequence database to better characterise New Caledonian metallophytes and their microbiomes.

III.5.1.2 Composition of microbial communities in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

The bacterial communities of both plant species are dominated by *Alphaproteobacteria*. At the class level, bacterial profiles differ between aboveground and belowground compartments, which reflects the observed patterns in alpha diversity. Belowground compartments primarily consist of *Alphaproteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Planctomycetes*, and *Acidimicrobia*. These profiles are consistent with those found in Ni-hyperaccumulator species on ultramafic soils (Lopez et al., 2019). Studies by Lopez et al. (2019) and Gourmelon et al. (2016) similarly identified *Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Chloroflexi*, and *Planctomycetes* in hyperaccumulator rhizospheres (Additional file 2). In contrast, Durand et al. (2018) found that *Actinobacteria*, *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, and *Betaproteobacteria* were dominant taxa in poplar roots on Hg-contaminated sites, while *Gammaproteobacteria* dominated *Odontarrhena chalcidica* roots under Ni pressure (Durand et al., 2023). However, in the seeds and leaves compartments of New Caledonian *Psychotria* species, there are slight deviations from those reported bacterial profiles. For example, Ancousture et al. (2023) revealed that seeds of various hyperaccumulator (HA) and non-HA species were predominantly associated with *Gammaproteobacteria*; a finding that was subsequently confirmed in *Odontarrhena* seeds by Durand et al. (2022a). In contrast, the present study found that *Alphaproteobacteria* to be dominant in the seeds of both species, with smaller proportions of *Fusobacteriia* in Pg (Ni-HA) and *Gammaproteobacteria* in Ps (nA). In the leaves compartment, we observed a dominance of *Proteobacteria*, *Fusobacteriota*, and *Actinobacteriota* in Pg (Ni-HA), while Ps (nA) leaves exhibited a predominance of *Alphaproteobacteria*. Jiang et al. (2025) reported that *Actinobacteria* and *Proteobacteria* were predominant in *Sedum alfredii* leaves, alongside minor *Firmicutes* and *Bacteroidetes*, while Durand et al. (2018) found that poplar leaves from Hg-contaminated sites were mainly composed of *Alphaproteobacteria*,

Bacteroidetes, *Actinobacteria*, and *Deinococcus*.

We also observed notable differences in fungal community profiles at the class level across compartments and species. Chen et al. (2022b) reported a dominance of *Ascomycota* and *Basidiomycota*, with smaller proportions of unclassified fungi and *Mortierellomycota* in the rhizosphere of *Ricinus communis* at an abandoned mining site. Although the same phyla were present in our study, we found that *Mortierellomycota* and *Basidiomycota* were predominant in Pg (Ni-HA) with smaller proportions of *Ascomycota* and unclassified fungi, while *Ascomycota* was dominant in Ps (nA), followed by *Basidiomycota* and *Mortierellomycota*. The higher proportion of *Mortierellomycota* in our rhizospheric samples was not noted by Gourmelon et al. (2016) in their characterisation of fungal diversity in multiple rhizospheres on New Caledonian ultramafic substrates. Similarly, Zhang et al. (2022b) found lower proportions of *Mortierellomycota*, with a dominance of *Ascomycota*, in their study on soil fungal diversity under Ni pressure. Sharma et al. (2019) reported a dominance of *Ascomycota* in the roots of *Arabis alpina*, while we observed a predominance of *Basidiomycota*, followed by *Ascomycota* and unclassified fungi, in Pg (Ni-HA) roots. In contrast, Ps (nA) roots were primarily composed of *Ascomycota*, *Basidiomycota*, and unclassified fungi. The dominance of *Ascomycota* in roots has also been reported in other studies (Zhu et al., 2021; Chen et al., 2022b). In leaves and seeds, we found that *Ascomycota* and *Basidiomycota* were predominant, consistent with other studies (Sharma et al., 2019; Chen et al., 2022b; Mao et al., 2024; Jiang et al., 2025).

III.5.1.3 Structure of microbial communities in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA)

Despite similar class composition in the belowground compartments of Pg (Ni-HA) and Ps (nA), we observed that bacterial communities in the rhizosphere primarily clustered according to the compartment type. The average number of observed ASVs does not significantly differentiate the communities between species in these compartments. Of the total 5602 ASVs, 2845 are shared between species (see Additional file 7). Of this core group, 98.7% are exclusively associated with the rhizosphere. Examining the distribution of species-specific ASVs in Pg (Ni-HA) and Ps (nA) reveals that a majority are exclusively present in the roots (31.1% for Pg (Ni-HA) and 12.1% for Ps (nA)) and in rhizospheric soil (44.7% for Pg (Ni-HA) and 65.4% for Ps (nA)). Similar clustering by root and soil compartments has been observed in other studies (Durand et al., 2018; Wu et al., 2020). In contrast to belowground compartments, the beta diversity analysis of aboveground compartments did not group all compartments together. Only the fruits of Ps (nA) and the pulps of Pg (Ni-HA) were distinctly separated. This separation was not always evident in aboveground compartments; for instance, in grapevine, the grape, leaf, and flower compartments clustered together (Zarraonaindia et al., 2015). The

leaves of Ps (nA) and the seeds of Pg (Ni-HA) were scattered among themselves (clusters k6_B and k7_B) and with the leaves of Pg (Ni-HA) (cluster k8_B) (see Additional file 5). The dispersion of these samples in the beta analysis can be attributed to their heterogeneity, particularly within the leaves compartment, where not all ASVs were consistently present in each replicate. This reduced distinction between aboveground compartments aligns with findings by Durand et al. (2018) in poplar, where stem and leaf compartments showed less marked dissimilarity ($R = 0.61$; $p = 0.001$) compared to roots and soil ($R = 1$; $p = 0.001$) on Hg-contaminated sites. Additionally, the dispersion is influenced by the fact that most ASVs associated with these samples are shared across compartments. Analysis of ASV distribution in Ps (nA) revealed that, out of 24 ASVs associated with pulps, 11 are exclusive to pulps, while 8 are strictly shared between pulps and seeds (out of a total of 11 ASVs associated with seeds). This distribution likely accounts for the distinct clustering of Ps (nA) fruits samples. Similarly, in Pg (Ni-HA), we observed that 5 of the 9 ASVs found in pulps are unique to this compartment (with an average of 8 ± 2 ASVs in Pg (Ni-HA) pulps), potentially accounting for the distinct clustering of Pg (Ni-HA) pulps samples.

In contrast to bacterial communities, fungal communities are distinctly grouped by species and compartment, including rhizospheric soil, roots, leaves, and fruits (seeds and pulps). This grouping is primarily explained by the distribution of ASVs, where compartment- and species-specificity are most pronounced.

III.5.2 Is there a distinct microbial signature associated with plants exclusion and hyperaccumulation phenotypes?

A total of 1577 and 2469 microbial ASVs were strictly associated with *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), respectively. Using an integrated approach that combines linear discriminant analysis and graph networks, we identified specific biomarkers for Pg (Ni-HA) and Ps (nA) (Table III.5, Figure III.9). As highlighted below, several specific and common biomarkers identified are known to secrete molecules—such as siderophores, organic acids, hydrogen cyanide (HCN), and exopolysaccharides (EPS)—that complex metals, sorb Ni, enhance plant metal stress tolerance, or even amplify metal accumulation (Table III.6 and Table III.7).

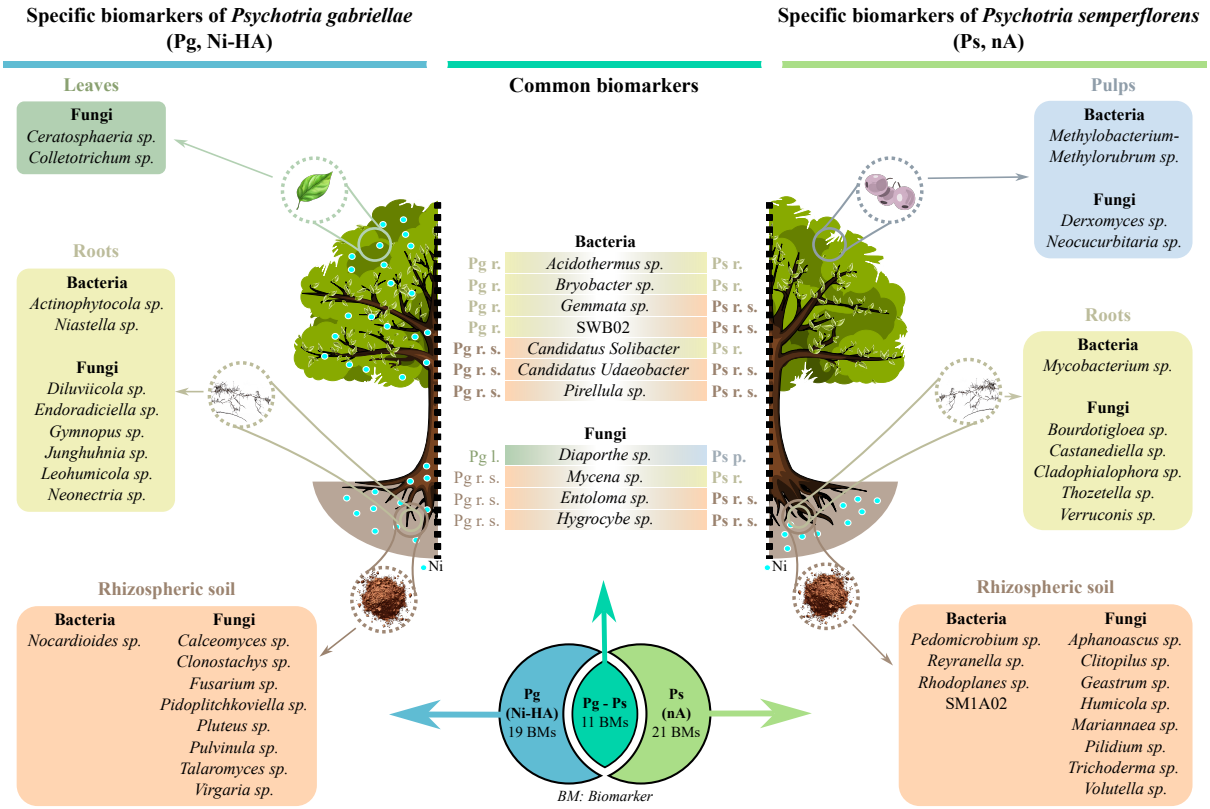


Figure III.9 – **Summary diagram of the results obtained from the analysis performed (LEfSe + graph network) on the specific microbiotas of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA).**

Legend: ***r.****: roots;* ***r. s.****: rhizospheric soil;* ***l.****: leaves; p.: pulps;* ***Ni****: nickel.*

Table III.6 – **Overview of the effects on plant growth and adaptation to nickel stress, as well as nickel tolerance, of genera identified as biomarkers in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) (non-exhaustive listing).**

Species and compartment	Biomarker[a]	Environment	PGP effect	Ni-tolerance and effect on plant under metal stress[b]
Pg (Ni-HA) leaves / Ps (nA) pulps	*Diaporthe* (F)	Endophytes from *Noccaea caerulescens* (Ni-HA population and Pb-Zn adapted population from Spain), *Noccaea goesingensis* (Ni-HA population from Austria and non-toxic metal-adapted population from Spain), and *Odontarrhena serpyllifolia* (Ni-HA from Spain) (Ważny et al., 2021a) Isolated from roots of *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* (Spain) (Toghueo et al., 2022)	Siderophore production (Toghueo et al., 2022)	Ni-tolerance (3000 μM) (Ważny et al., 2021a) ↑ [Ni] in shoots and roots of *Noccaea caerulescens* (Ni-HA) (with an inoculation of native strain) (Ważny et al., 2021a) ↑ [Ni] in shoots and roots of *Noccaea goesingensis* (Ni-HA) (with an inoculation of native or foreign strain) (Ważny et al., 2021a) ↑ gene expression of *IRT1*, *ITR2*, and *ZIP5* in *Noccaea caerulescens* (Ni-HA) under Ni pressure. (Ważny et al., 2021a)
Pg (Ni-HA) rhizospheric soil / Ps (nA) roots	*Mycena* (F)			Ni-tolerance (Lankinen et al., 2011)

[a] ***(F)*** *= fungal genus*

[b] ***IRT1*** *= IRON REGULATED TRANSPORTER 1 gene;* ***IRT2*** *= IRON-REGULATED TRASNPORTER 2 gene;* ***ZIP5*** *= ZINC TRANSPORTER 5 PRECURSOR gene;* ***Ni-HA*** *= Ni-hyperaccumulator*

Table III.7 – **Overview of the effects on plant growth and adaptation to nickel stress, as well as nickel tolerance, of genera identified as biomarkers in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) or *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) (non-exhaustive listing).** (1/2)

Species and compartment	Biomarker[a]	Environment[b]	PGP effect[c]	Ni-tolerance and effect on plant under metal stress[d]
Ps (nA) pulps	*Neocucurbitaria* (F)	Endophyte of *Noccaea caerulescens* (Ni-HA, from Pb-Zn adapted population) (Spain) (Ważny et al., 2021a)		↑ [Ni] accumulation in roots and leaves of *Noccaea caerulescens* (Ni-HA) (Ważny et al., 2021a)
	Methylobacteriun Methylorubrum (B)	Isolated from the phyllosphere of *Oryza sativa* (Kwak et al., 2014) Isolated from stem and leaf of *Oryza sativa* (Korean) (Madhaiyan et al., 2007) Isolated from the rhizosphere of *Thlaspi goesingense* (Ni-HA) in serpentine soil (Austria) (Idris et al., 2004)	Siderophore production (Idris et al., 2004) ACCD activity (Idris et al., 2004; Madhaiyan et al., 2007; Kwak et al., 2014)	Genes involved in HM biosorption or reduction of metal toxicity (Kwak et al., 2014) Ni and Cd-tolerance and sorption abilities (Madhaiyan et al., 2007) ↓ [Ni] and [Cd] in roots and shoots of *Lycopersicon esculentum* under Ni/Cd stress (Madhaiyan et al., 2007) Ni-tolerance (Idris et al., 2004)
Pg (Ni-HA) leaves	*Colletotrichum* (F)	Leaf-endophytes of *Eupatorium triplinerve* (India) (Mukherjee et al., 2022) Endophyte of *Plumbago zeylanica* (India) (Roy et al., 2021)	ACCD activity (Mukherjee et al., 2022) Siderophore production (Roy et al., 2021; Mukherjee et al., 2022) EPS production (Roy et al., 2021) Organic acid production (Roy et al., 2021) HCN production (Roy et al., 2021)	
Ps (nA) roots	*Mycobacterium* (B)	Isolated from the rhizoplane of *Graminaceae* in grasses in HM-polluted water meadow soil (Italy) (Dell'Amico et al., 2005)	ACCD activity (Dell'Amico et al., 2005)	Cd, Zn, Co, and Ni-tolerance (Dell'Amico et al., 2005)

[a] ***(B)*** *and* ***(F)*** *indicate a bacterial genus and a fungal genus, respectively.*
[b] ***HM*** *= Heavy Metal.*
[c] ***ACCD*** *= 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***EPS*** *= Exopolysaccharide;* ***HCN*** *= Hydrogen Cyanide.* [d] ***ureG*** *= Urease accessory protein G;* ***ureC*** *= Urease subunit alpha.*

Overview of the effects on plant growth and adaptation to nickel stress, as well as nickel tolerance, of genera identified as biomarkers in *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) or *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) (non-exhaustive listing). (2/2)

Species and compartment	Biomarker[a]	Environment[b]	PGP effect[c]	Ni-tolerance and effect on plant under metal stress[d]
Pg (Ni-HA) rhizospheric soil	*Clonostachys* (F)	Saprotrophic fungi isolated from soil in a derelict Fe-Cu sulphide mine (Italy) (Cecchi et al., 2017)		Ni-tolerance (Cecchi et al., 2017)
	Fusarium (F)	Isolated from textile-dye contaminated soil (India) (Mondal et al., 2019) Isolated from agricultural soil (Egypt) (Mohammed et Khedr, 2021) Isolated from landfill soil (Malaysia) (Hassan et al., 2022)		Cr, Ni, Pb and Cd-accumulation (Mondal et al., 2019) Can be used to remove Cu^{2+}, Pb^{2+}, Co^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}, and Fe^{2+} from wastewater (Mohammed et Khedr, 2021) In consortia ↑ [Cr], [Cu], [Mn], [Ni], [Pb], and [Zn] in shoots of *Alocasia calidora* (Hassan et al., 2022)
	Talaromyces (F)	Isolated from waste sites (India) (Sharma et al., 2021) Isolated from wastewater (Egypt) (Montaser et al., 2022) Leaf-endophyte of *Rosmarinus officinalis* (Egypt) (El-Shahir et al., 2021)		In consortia, can be used to remove Pb(II) and Ni(II) from industrial effluents (Sharma et al., 2021) Can be used in consortia and *Paraserianthes falcataria* mycorrhizae for the phytoremediation of Ni and Pb (Rossiana et al., 2018) Ni-sorption abilities (Montaser et al., 2022) ↓ [Cd], [Ni], [Cu], and [Zn] in *Triticum aestivum* under phytoremediation process (El-Shahir et al., 2021)
	Nocardioides (B)	Isolated from unplanted serpentine soils (USA) (Abou-Shanab et al., 2007)		HM-tolerance, including Ni, Cr, Cd, Pb, Cu, and Co (Abou-Shanab et al., 2007) Has histidine-rich regions homologous to predicted metallohistidines in HM efflux transporters (Schmidt et al., 2010)
	Rhodoplanes (B)	Identified in Au mining abandoned site (China) (Hu et al., 2021a)		Presents genes encoding binding proteins, notably involved in Ni regulation (*ureG* and *ureC*) (Hu et al., 2021a)
Ps (nA) rhizospheric soil	*Trichoderma* (F)	Isolated from rhizosphere of *Pinus koraiensis* in contaminated mining soil (South Korea) (Babu et al., 2014) Isolated from rhizosphere of plants in polluted soil (Syed et al., 2023) Isolated from decaying feather (Cao et al., 2008)	ACCD activity (Babu et al., 2014; Syed et al., 2023) Siderophore production (Babu et al., 2014; Syed et al., 2023) HCN production (Syed et al., 2023)	As, Cu, Cd, Ni, Pb, and Zn-tolerance (Babu et al., 2014) ↑ growth of *Zea mays* under metal stress (Babu et al., 2014) Cd, Cr, Pb, and Ni-tolerance (Syed et al., 2023) ↑ Ni and Cd phytoextraction by *Brassica juncea* in Cd-Ni contaminated soils (Cao et al., 2008)

[a] ***(B)*** *and* ***(F)*** *indicate a bacterial genus and a fungal genus, respectively.*
[b] ***HM*** *= Heavy Metal.*
[c] ***ACCD*** *= 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***EPS*** *= Exopolysaccharide;* ***HCN*** *= Hydrogen Cyanide.* [d] ***ureG*** *= Urease accessory protein G;* ***ureC*** *= Urease subunit alpha.*

III.5.2.1 Common biomarkers that may explain the adaptation of both *Psychotria* species to ultramafic constraints

The genera *Diaporthe* and *Mycena*, which are common biomarkers for both Pg (Ni-HA) and Ps (nA) (Table III.6), are both known to exhibit tolerance to Ni (Lankinen et al., 2011; Ważny et al., 2021a). The genus *Diaporthe*, a biomarker in the leaves of Pg (Ni-HA) and the pulps of Ps (nA), plays a crucial role in Ni accumulation in the Ni-hyperaccumulating species *Noccaea caerulescens* and *N. goesingensis* (Ważny et al., 2021a). Inoculation of plantlets with the *Phomopsis* strain (the anamorph form of *Diaporthe*) increases Ni accumulation in the roots and leaves of these two species under controlled conditions. In the case of *N. caerulescens*, inoculation with the *Phomopsis* strain also induced the overexpression of genes associated with metal transporters. This study, conducted by Ważny et al. (2021a), underscores the complexity of the hyperaccumulation process in plants. This specific HA mechanism seems to depend not only on the plant but also on its microbiome. Indeed, depending on the source of the inoculated *Phomopsis* strain, Ni accumulation in *N. caerulescens* varies. A significant increase in Ni accumulation is observed only when the inoculated strain is native to the plant (i.e., isolated from the plant using culture dependent methods). The presence of this genus in the foliar compartment of Pg (Ni-HA) could, therefore, potentially promote the Ni hyperaccumulation phenotype in Pg (Ni-HA). Furthermore, this genus also exhibits numerous growth-promoting effects, which could support the establishment and/or development of Pg (Ni-HA) and Ps (nA) on ultramafic substrates (Toghueo et al., 2022).

III.5.2.2 Specific biomarkers of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) that may explain its Ni-hyperaccumulation phenotype

Several biomarkers associated with the rhizosphere of Pg (Ni-HA) exhibit sorption capacities for different HM, such as *Fusarium* (Hanley et al., 2023) and *Talaromyces* (Montaser et al., 2022) (Table III.7). These sorption capacities can render HM, other than Ni, present in the soil unavailable and thus reduce metal induced stress and the accumulation of HM in the plant. Additional microbial-assisted mechanisms could also assist in reducing metal-induced stress in the plant. For example, the *Colletotrichum* genus, which is a biomarker in Pg (Ni-HA) leaves in our study, is known for producing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase (ACCD) (Mukherjee et al., 2022). This enzyme degrades ACC (Singh et al., 2015), a precursor of ethylene, which is a hormone produced in response to metal stress (Arteca et Arteca, 2007). When present in high concentrations, ethylene can inhibit growth and induce senescence processes (Iqbal et al., 2017). ACCD production by microorganisms can therefore mitigate the impact of metal stress on the growth of the host plant. Interestingly, some *Colletotrichum* strains are also capable of producing HCN, EPS, and siderophores (Da Silva et al., 2014; Roy et al., 2021; Mukherjee et al., 2022); three compounds that can form

complexes with metals, affecting their bioavailability (Hummel, 2004; Gupta et Diwan, 2017; Gomes et al., 2024). All these mechanisms work together to promote the development of the host plant, even in the presence of metal stress.

Concerning the Ni hyperaccumulation trait in Pg (Ni-HA), several biomarkers associated with its rhizosphere are capable of inducing, in some species, an increase or decrease in the concentration of one or more HM in the foliar and/or root tissues of their host plants. For example, *Leohumicola*, which is a biomarker in Pg (Ni-HA) roots, can decrease Zn and Cd concentrations in the leaves of *Salix caprea* under metal stress (Likar et Regvar, 2013). *Fusarium*, which is a biomarker in the rhizospheric soil of Pg (Ni-HA), can increase Fe, Pb, and Zn concentrations in the roots of *Alocasia calidora*, as well as Cr, Cu, Mn, Ni, Pb, and Zn concentrations in the leaves (Hassan et al., 2022). Meanwhile, *Talaromyces*, also a biomarker in the rhizospheric soil of Pg (Ni-HA) in our study, can increase Cd concentration in *Arabidopsis thaliana* under Cd stress (Xiao et al., 2023) and decrease concentrations of Cd, Ni, Cu, and Zn in *Triticum aestivum* during a phytoremediation process (El-Shahir et al., 2021). It is undeniable that these microbial genera exhibit metal tolerance/resistance mechanisms and play a role in metal bioavailability for the plant. Therefore, the microbial ecotypes specifically associated with Pg (Ni-HA) could influence its Ni hyperaccumulation phenotype. However, further studies are needed to confirm or refute these hypotheses. For instance, inoculation tests of Pg (Ni-HA) under metal stress conditions with cultivable strains isolated from this species could confirm the role played by certain microbial strains in the Ni-hyperaccumulation phenotype evolved by Pg (Ni-HA).

III.5.2.3 Specific biomarkers of *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) that may explain its Ni-exclusion phenotype

As observed in Pg (Ni-HA), the rhizosphere of Ps (nA) also contains biomarkers with HM sorption capacities such as *Trichoderma* (Babu et al., 2014; Sun et al., 2015) (Table III.7). The *Mycobacterium* genus, a biomarker in Ps (nA) roots, exhibits numerous metal tolerances (Dell'Amico et al., 2005) and promotes root elongation in *Brassica napus* under Cd stress (Dell'Amico et al., 2008). This growth-promoting effect in *B. napus* can be explained by its ability to produce ACCD (Dell'Amico et al., 2005). This genus may thus mitigate metal stress in Ps (nA) on ultramafic soils.

The biomarkers present in the rhizospheric soil also exhibit interesting capacities that support the development of Ps (nA) despite metal stress. For instance, the *Clitopilus* genus increases potassium and nitrogen acquisition in certain plants (Jin et al., 2019; Peng et al., 2021). The *Mariannaea* genus is capable of synthesising selenium nanoparticles (Zhang et al., 2019), which can contribute to plant growth and stress tolerance (Samynathan et al., 2023). The

genus *Trichoderma*, known for its tolerance and sorption capacities towards several heavy metals, displays a wide range of plant growth-promoting effects, notably the siderophore production (Babu et al., 2014; Syed et al., 2023). Depending on the species, this genus can either enhance or reduce metal accumulation in the host plant. For example, under Cd stress, it reduces Cd accumulation in *Cicer arietinum* (Syed et al., 2023). In contrast, under Ni and Cd stress, inoculating *Brassica juncea* with *Trichoderma* increases the phytoextraction of Ni and Cd by the host plant (Cao et al., 2008). This trend of enhancing metal accumulation in the host plant is also observed in *Zea mays*, where accumulation of As, Cd, Cu, Pb, and Zn in roots and shoots is increased (Babu et al., 2014). These studies highlight the specificity of plant-microorganism associations, which, depending on the species and type of metal considered, can promote either metal accumulation or exclusion mechanisms in plants. Lastly, the genus *Rhodoplanes*, a biomarker of Ps (nA) roots, presents genes encoding binding proteins, notably involved in Ni regulation (Hu et al., 2021a).

Additionally, the competitive advantages of the *Methylobacterium-Methylorubrum* genus could explain Ps (nA) ability to grow and thrive on ultramafic soils. As mentioned above, this genus exhibits numerous plant growth-promoting effects. Its presence as a biomarker in Ps (nA) pulps could potentially support the plantlet's establishment and development on ultramafic substrates (Abanda-Nkpwatt et al., 2006). In fact, Kwak et al. (2014) identified genes involved in HM tolerance and even in reducing metal toxicity. In addition to its tolerance to HMs (Idris et al., 2004; Fernandes et al., 2008; Dourado et al., 2012), this genus also displays sorption capacities for Ni and Cd (Madhaiyan et al., 2007). Moreover, under metal stress, this genus can reduce Ni and Cd accumulation in the roots and shoots of *Lycopersicon esculentum* (Madhaiyan et al., 2007). Therefore, *Methylobacterium-Methylorubrum* could play a key role in the establishment of Ps (nA) and in its Ni exclusion mechanism.

As with the Ni hyperaccumulation phenotype in Pg (Ni-HA), further studies are necessary to more precisely explore the role of Ps (nA) biomarkers in its development and Ni exclusion phenotype.

III.6 Conclusions

This study builds upon previous research focusing on the plant-specific aspects of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA) and *Psychotria semperflorens* (Ps, nA) by introducing a microbial perspective on their different adaptive behaviours towards nickel. We aimed to explore whether microbial communities are shaped by plant compartments or by plant species themselves, and whether each species has a distinct microbial signature, which may contribute to the hyperaccumulation or exclusion phenotypes. Our findings reveal a notably low bacterial

diversity in aboveground compartments, which merits further exploration. We observed that bacterial communities are compartmentalised within the belowground compartments, while both compartments and plant species influence fungal communities. Both Pg (Ni-HA) and Ps (nA) exhibit unique microbial signatures that could enhance their respective phenotype of hyperaccumulation and exclusion (non-accumulation). However, further research on the functional roles of these specific microbiotas is now needed to confirm these findings. This study is pioneering in characterising the microbiota of these two New Caledonian species, and it would be valuable to include other Ni-accumulating or excluding species at the same site to determine if there is a common microbial core contributing to Ni-adaptive phenotypes. Future works, including studies on other Ni-HA from New Caledonia and comparisons with species from different ultramafic sites, will provide deeper insights into the site-specific effects and broader microbial patterns.

III.7 Supplementary information

III.7.1 Acknowledgments

We are sincerely grateful to the South Province of New Caledonia and the owner of the Mont Koghi site (private property) for granting permission to sample Psychotria species. We express our gratitude to the MACROGEN team for conducting Illumina MiSeq sequencing. Our thanks also go to Adrien Thomas, Alizée Le Floc'h, Valérie Medevielle, Nina Brunet, and Mathilde Memeteau for their assistance during the sampling process. Finally, we extend our gratitude to Rodrigue Govan and Romane Scherrer for their expertise in Linux.

III.7.2 Authors' contribution

VBS conceptualised and designed the study. VBS and LG acquired funding for the project. JD, SG, LG, and VBS carried out the sampling. JD and SG prepared the samples for eDNA extraction. JD performed the eDNA extractions, bioinformatic treatments, statistical analysis, data visualisation, figure editing, and wrote the original manuscript draft. GL supervised the bioinformatics and statistical analyses. VBS, LG, GL, and SG reviewed the draft. All authors read and approved the final manuscript.

III.7.3 Funding

This work was supported by the Doctoral School of Pacific (EDP) of the University of New Caledonia (PhD research grant to Julie DIJOUX). Funding for this study was provided by a local project supported by the CRESICA (Consortium for the research, higher education and innovation in New Caledonia) as part of the "DEPOLEAU" project and by the Fonds Pacific

fundings on the two projects: “Pacific Nickelators” (Project N°1795) and “MATRISS” (Project N°2330). We are also grateful to the PIURN (Pacific Island Universities Research Network) who supported this work via a dedicated funding through the project “Pacific Nickelators 2” as well as to the University of New Caledonia and the Institute of Exact and Applied Sciences for their strong support throughout the course of this project.

III.7.4 Data availability

The raw sequencing reads are available in the NCBI SRA database under **BioProject PRJNA1157462**. All scripts used in this study are available at https://github.com/juliedijoux/PgxPs_article.git.

III.8 Résultats complémentaires du chapitre

Initialement, les résultats obtenus à partir des deux couples d'espèces — *Psychotria* spp. et *Geissois* spp. — devaient ensuite être analysés d'un point de vue "fonctionnel". Plusieurs études ont en effet développé des bases de données et des outils capables de prédire les guildes écologiques ainsi que les gènes, protéines et voies métaboliques associés aux communautés microbiennes. C'est le cas par exemple des outils FUNGuild, FungalTraits, Tax4Fun, Tax4Fun2, ainsi que PICRUSt1 et 2 (Langille et al., 2013; Aßhauer et al., 2015; Nguyen et al., 2016; Douglas et al., 2020; Wemheuer et al., 2020; Groenewald et al., 2024). Certains de ces outils permettent de prédire les guildes écologiques des communautés fongiques, tandis que d'autres permettent d'identifier les voies métaboliques et les fonctions géniques et/ou enzymatiques associées aux communautés microbiennes qui composent un jeu de données. Ceci en s'appuyant sur des bases de génomes de référence, comme KEGG (*Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes*) ou MetaCyc, et/ou sur des données taxonomiques issues de la littérature.

Dans le cadre de cette thèse, l'objectif était de mettre en évidence des biomarqueurs fonctionnels tout en intégrant les réseaux de co-occurrence fonction/taxon bactérien/taxon fongique à l'échelle des quatre espèces végétales étudiées, en comparant les microbiomes spécifiques — comme pour l'étude sur les *Psychotria* spp. — mais aussi les microbiomes recrutés ou propres aux deux espèces hyperaccumulatrices de Ni.

Les résultats présentés ci-dessous concernent les abondances relatives des guildes écologiques prédites pour les communautés fongiques associées au couple *Psychotria* et les abondances relatives des voies métaboliques prédites pour les communautés bactériennes de ce même couple. Ces résultats sont préliminaires et seront retravaillés, complétés et valorisés dès l'obtention des résultats de séquençage du couple *Geissois*.

III.8.1 Prédiction des guildes écologiques avec FUNGuild

FUNGuild est un outil d'annotation permettant de classer les communautés fongiques par guilde écologique (Nguyen et al., 2016). Essentiellement basé sur les données taxonomiques, cet outil présente certaines limites, notamment liées aux classifications manquantes, à la résolution taxonomique et à la couverture fonctionnelle de la base de données utilisée. Cependant, son utilisation offre la possibilité d'obtenir une vision exploratoire et comparative des guildes fonctionnelles fongiques au sein d'un jeu de données, fournissant une première approximation des stratégies trophiques et permettant de mettre en évidence des tendances générales entre compartiments et espèces étudiées.

Les guildes écologiques ont été attribuées sous R (v4.2.0) (Team, 2022) avec le package *microeco* (v1.15.0) (Liu et al., 2020a) en utilisant l'outil FUNGuild (Nguyen et al., 2016). La figure III.10 illustre les guildes les plus abondantes retrouvées dans les fruits (pulpes et graines), feuilles, racines, sols rhizosphériques et *bulk soil* de *P. gabriellae* et *P. semperflorens*.

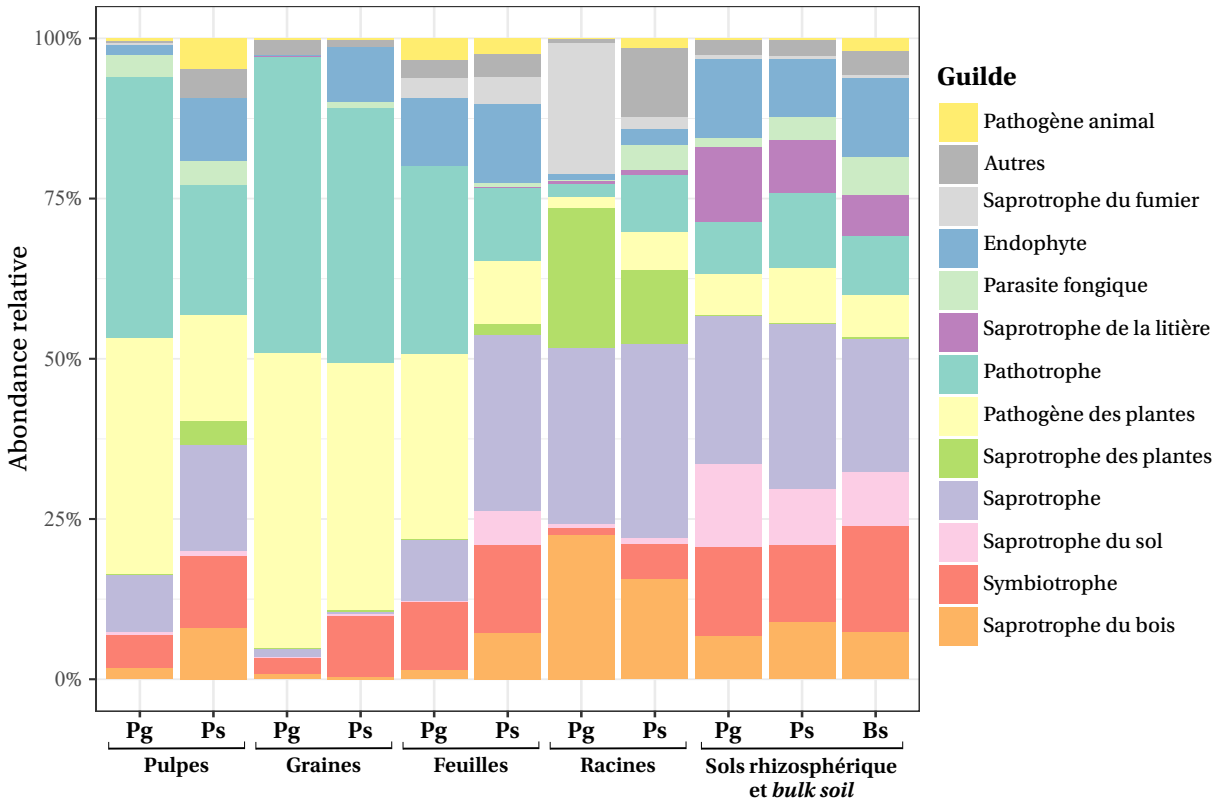


Figure III.10 – **Abondances relatives des guildes écologiques des communautés fongiques associées à *Psychotria gabriellae* (Pg), *P. semperflorens* (Ps) et au sol *bulk soil* (Bs).**
La figure a été éditée sous R (v4.2.0) (Team, 2022) avec le package ggplot2 (v4.0.0) (Wickham, 2016).

Dans l'ensemble des compartiments étudiés, les guildes saprotrophes et pathotrophes dominent largement, bien que leur importance relative varie selon l'espèce et le compartiment. Dans les sols, les communautés fongiques de *P. semperflorens* et *P. gabriellae* sont toutes deux dominées par les saprotrophes (53,1–55,6%), suivis par les pathotrophes (14,8–20,7%) et les symbiotrophes (11,8–13,8 %), alors que le *bulk soil* présente une proportion légèrement plus faible de saprotrophes (43,8%) et une diversité fonctionnelle plus équilibrée. Dans les racines, les contrastes sont marqués entre espèces. Les racines de *P. semperflorens* montrent une forte dominance de saprotrophes (64,1%), mais conservent des proportions notables de pathotrophes (14,9%), de parasites (8%) et de symbiotrophes (5,4%). En revanche, les racines de *P. gabriellae* sont quasi exclusivement dominées par des saprotrophes (93,2%), les autres guildes ne représentant qu'une part marginale. Dans les feuilles, *P. semperflorens* présente un assemblage dominé par les saprotrophes (46,3%) et les pathotrophes (23,8%), alors que chez *P. gabriellae* la guilde pathotrophe domine largement (61,4%), reléguant les saprotrophes au

second plan (14%). Dans les fruits, les différences sont encore plus marquées. Les graines sont massivement colonisées par des pathotrophes, atteignant 78,7% chez *P. semperflorens* et jusqu'à 92,5% chez *P. gabriellae*, les autres guildes n'y occupant que des parts résiduelles. Les pulpes de *P. semperflorens* présentent une composition plus diversifiée, dominée par les pathotrophes (41,6%) mais avec des proportions non négligeables de saprotrophes (29,1%) et d'endophytes (9,8%). Les pulpes de *P. gabriellae* sont quant à elles fortement dominées par les pathotrophes (77,9%), les autres guildes restant minoritaires.

Globalement, les communautés fongiques des deux espèces sont dominées par des guildes saprotrophes dans les sols et les racines, et par des pathotrophes dans les compartiments aériens et reproducteurs, avec une tendance plus marquée chez *P. gabriellae*. La forte proportion de saprotrophes dans les parties souterraines peut en partie s'expliquer par la proportion importante de genres non assignés dans nos données pour les compartiments sol et racines (cf., Additional file 2, figure B.3). En effet, une résolution taxonomique trop faible peut conduire à des prédictions incorrectes ou trop générales. Comme déjà souligné par Nguyen et al. (2016), la catégorie des saprotrophes inclut une large part d'"*undefined saprotrophs*", ce qui en fait une guilde relativement large et hétérogène, regroupant de nombreux taxons dont la fonction réelle reste incertaine. Par ailleurs, les différences de profils obtenus pour les abondances relatives des genres révèlent des tendances similaires : les sols présentent des profils proches, tandis que les compartiments aériens présentent des différences plus marquées (cf., Additional file 2, figure B.3). Quelques genres abondants, comme *Pseudocercospora*, viennent de plus appuyer certaines prédictions. Ce taxon comprend plusieurs phytopathogènes connus dans les régions tropicales et sub-tropicales (Groenewald et al., 2024) ; dans notre étude, il apparaît comme un genre notable dans les compartiments aériens de *P. gabriellae* et *P. semperflorens*. Dans les graines de *P. gabriellae*, son abondance dépasse 80% (cf., Additional file 2, figure B.3), ce qui concorde avec la forte proportion de pathotrophes observée dans ce compartiment.

Les tendances observées doivent néanmoins être interprétées avec prudence en raison des limites de FUNGuild. L'utilisation complémentaire d'outils similaires, tels que FungalTraits (Põlme et al., 2020), offrirait une approche comparative permettant d'évaluer ces assignations fonctionnelles.

III.8.2 Prédiction des voies métaboliques bactériennes avec MetaCyc

PICRUSt2 est un outil d'annotation permettant de prédire le profil fonctionnel des communautés bactériennes à partir de séquences de gène 16S ARNr (Douglas et al., 2020). Il permet d'identifier les KO (*KEGG Orthology*), EC (*Enzyme Commission number*) et voies métaboliques des bactéries, ainsi que les EC prédits à partir des séquences ITS pour les champignons, bien que cette approche soit moins robuste, du fait d'une base de données

moins complète. Basé sur la taxonomie et sur des génomes de référence, PICRUSt2 présente certaines limites liées à la couverture des génomes, à la résolution taxonomique et à la précision pour les taxons peu étudiés. Malgré ces contraintes, cet outil permet d'obtenir une estimation exploratoire et comparative des fonctions métaboliques microbiennes au sein d'un jeu de données, fournissant une première approximation des capacités enzymatiques et métaboliques et permettant de mettre en évidence des tendances générales entre compartiments et conditions étudiées.

Les prédictions des voies métaboliques des communautés bactériennes ont été obtenues sous un environnement *Python* (v3.8.18) (Van Rossum et Drake Jr, 1995) grâce à l'outils PICRUSt2 (Douglas et al., 2020; Barbera et al., 2018; Czech et al., 2020; Mirarab et al., 2011; Louca et Doebeli, 2017; Ye et Doak, 2009) et à la base de données MetaCyc. La figure III.11 illustre l'abondance relative de plusieurs catégories de voies métaboliques pouvant avoir un rôle plus ou moins direct sur la tolérance/résistance au stress métallique ainsi que sur les effets promoteurs de la croissance des plantes. Les voies métaboliques prédites composant chacune des catégories sont précisées en Annexes du CHAPITRE III, dans le tableau B.3.
Un total de 410 voies métaboliques a été prédit à partir de notre jeu de données 16S, dont 164 ont été regroupées dans les 13 catégories suivantes :

- **Signalisation, hormones et composés aromatiques** : les hormones et certains composés aromatiques jouent un rôle dans la signalisation et l'adaptation des plantes au stress métallique (cf., figure I.23) (Kumar et al., 2023). Plusieurs voies métaboliques impliquées dans la biosynthèse de précurseurs de phytohormones ont été prédites. C'est notamment le cas de la voie de biosynthèse du tryptophane, un précurseur de l'AIA, qui joue à la fois un rôle dans la croissance des plantes et dans leur tolérance au stress métallique (Gangwar et al., 2014).
- **Biosynthèse de sidérophores** : les sidérophores sont des molécules assurant l'apport en Fe^{3+} non seulement aux microorganismes (cf., figure I.30 et figure I.31), mais aussi aux plantes (cf., figure I.29). Selon leur composition, ces molécules sont également capables de chélater d'autres types d'ions métalliques et de réduire le stress oxydatif. C'est notamment le cas des entérobactines, dont la voie de biosynthèse a été prédite (Khan et al., 2018).
- **Fixation de l'azote et production d'ammonium** : l'azote est un nutriment essentiel pour les microorganismes et les plantes. Certains microorganismes sont capables de favoriser sa biodisponibilité (Singh et al., 2022b). Ici, plusieurs voies prédites peuvent influencer la biodisponibilité de l'azote (e.g., réduction du nitrate I et IV, cycle de l'urée, dénitrification par les nitrifiants).

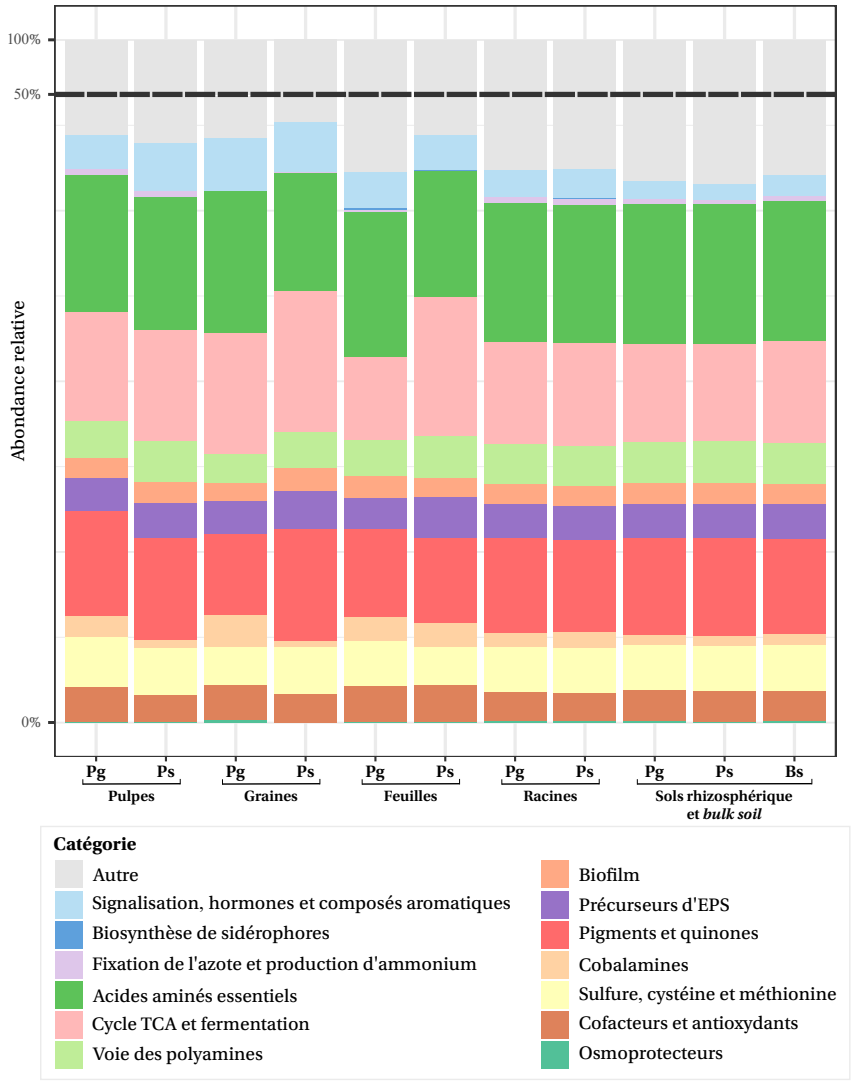


Figure III.11 – **Abondances relatives des voies métaboliques prédites des communautés bactériennes associées à *Psychotria gabriellae* (Pg), *P. semperflorens* (Ps) et au *bulk soil* (Bs).**

La figure a été éditée sous R (v4.2.0) (Team, 2022) avec le package ggplot2 (v4.0.0) (Wickham, 2016).

- **Acides aminés essentiels** : plusieurs voies de biosynthèse d'acides aminés ont été prédites. Ces acides aminés peuvent être des précurseurs de molécules clés dans la tolérance au stress métallique chez les plantes (e.g., le glutamate, précurseur de la proline), mais aussi agir comme chélateurs de métaux (e.g., histidine et asparagine) (Sharma et Dietz, 2006).
- **Cycle TCA et fermentation** : le cycle de l'acide tricarboxylique (TCA), aussi appelé cycle de Krebs, et les processus de fermentation impliquent plusieurs acides organiques connus pour leur rôle dans la chélation du Ni chez différentes espèces hyperaccumulatrices (cf., tableau I.4) (Yin et al., 2015). Plusieurs voies métaboliques impliquées dans le cycle du TCA et dans la fermentation du pyruvate ont été prédites.
- **Voie des polyamines** : les polyamines jouent un rôle à la fois dans la réduction du stress

oxydatif et dans la tolérance aux métaux (cf., figure I.21). Plusieurs voies métaboliques prédites concernent notamment la biosynthèse de précurseurs des polyamines (e.g., ornithine et arginine), ainsi que celle des polyamines elles-mêmes.

- **Biofilm** : le biofilm est une structure microbienne complexe capable de faciliter l'apport de certains nutriments à la plante hôte et de la protéger contre divers stress environnementaux (Wippel, 2023). En situation de stress métallique, il peut agir sur la spéciation des ions métalliques en les détoxifiant ou en les immobilisant (cf., figure I.34). Plusieurs voies métaboliques, dont la biosynthèse des précurseurs de l'acide colanique favorisant le développement du biofilm (Pando et al., 2017), ont été prédites.
- **Précurseurs d'EPS** : les EPS sont des molécules glucidiques excrétées par les microorganismes. Leur composition peut leur conférer des capacités de chélation des métaux (Rana et Upadhyay, 2020). Dans notre analyse, plusieurs voies de biosynthèse de précurseurs précurseurs tels que le GDP-mannose, impliqué dans la synthèse des glucides constitutifs des EPS (Welman et Maddox, 2003), ont été prédites.
- **Pigments et quinones** : certaines voies métaboliques prédites concernent la biosynthèse de précurseurs de pigments tels que les caroténoïdes, éléments clés du système antioxydant des plantes (e.g., biosynthèse du géranylgéranyl diphosphate, GGPP) (Barja et al., 2021; Maslova et al., 2021). D'autres voies métaboliques prédites sont impliquées dans la biosynthèse de quinones (e.g., ubiquinol), également très impliquées dans la réduction du stress oxydatif (Liu et Lu, 2016).
- **Cobalamines** : la cobalamine est un élément essentiel à la fixation biologique de l'azote par les bactéries (Hu et al., 2021b). Plusieurs voies métaboliques associées à la biosynthèse de la cobalamine ont été prédites.
- **Sulfure, cystéine et méthionine** : ces composés peuvent participer à la chélation des métaux et constituer des précurseurs de chélatants et d'antioxydants (Hendrix et al., 2017). Parmi les voies métaboliques prédites, certaines concernent la biosynthèse de la S-adénosyl-L-méthionine, précurseur de la nicotianamine (Bonneau et al., 2016), un chélateur impliqué dans l'hyperaccumulation du Ni chez plusieurs espèces hyperaccumulatrices (cf., tableau I.4). D'autres voies prédites concernent la biosynthèse de la cystéine, précurseur du glutathion, un chélateur métallique et antioxydant (Hendrix et al., 2017).
- **Cofacteurs et antioxydants** : plusieurs voies métaboliques impliquant des cofacteurs et antioxydants (e.g., thiamine et mycothiol) ont été prédites. Ces molécules sont connues pour participer à la détoxification des ERO et favoriser la tolérance des plantes vis-à-vis du stress métallique (Newton et al., 2008; Bouhadi et al., 2024).
- **Osmoprotecteurs** : les osmoprotecteurs sont des composés qui protègent les cellules soumises à un stress osmotique. Par exemple, en cas de stress métallique, l'apport exo-

gène d'ectoïne chez le maïs soumis à un stress au Cd induit une meilleure tolérance, en augmentant la croissance, le potentiel hydrique et en renforçant le système antioxydant de la plante (Ozfidan-Konakci et al., 2022). La biosynthèse de l'ectoïne fait partie des voies métaboliques prédites.

Globalement, des profils similaires sont observés entre les compartiments, ainsi qu'entre les espèces. Une analyse plus approfondie des voies associées aux communautés "recrutées" — c'est-à-dire celles identifiées à la fois dans le bulk soil et chez une seule espèce, indépendamment de l'autre — serait nécessaire afin de mieux évaluer leur influence sur les voies métaboliques prédites. Par ailleurs, certaines voies métaboliques étant communes à plusieurs catégories, il pourrait être pertinent, dans les analyses futures, de reconsidérer la structuration actuelle de ces catégories.

Enfin, la base de données de PICRUSt2 a récemment été mise à jour (PICRUSt2-SC), intégrant désormais 26 868 génomes bactériens contre 19 493 auparavant (Wright et Langille, 2025). Il serait donc judicieux d'exploiter cette mise à jour une fois l'ensemble des résultats de séquençage du couple *Geissois* acquis.

III.9 Conclusions et perspectives du chapitre

Ce chapitre visait à caractériser les associations sols-plantes-microorganismes en contexte ultramafique à l'aide d'une approche "culture indépendante" : le séquençage d'amplicons. Cette méthode a été appliquée sur deux couples d'espèces, chacun comprenant une espèce hyperaccumulatrice de Ni (Ni-HA) et une espèce non accumulatrice (nA) :

- ***Psychotria gabriellae*** (Ni-HA) *versus* ***P. semperflorens*** (nA) ;
- ***Geissois pruinosa*** (Ni-HA) *versus* ***G. racemosa*** (nA).

Dans le cadre de cette thèse, seules les analyses menées sur le couple *Psychotria* ont pu être finalisées et ont donné lieu à une publication scientifique dans le journal *Microbiome* (Dijoux et al., 2025). En effet, en raison de nombreux problèmes d'extraction d'ADNe puis d'amplification PCR rencontrés avec le couple *Geissois*, les résultats de séquençage n'ont pas pu être exploités durant la thèse.

L'étude des communautés microbiennes associées au couple *Psychotria* a permis néanmoins d'aborder plusieurs des questions scientifiques posées dans ce chapitre, à savoir :

- Les plantes hyperaccumulatrices de Ni recrutent-elles un microbiote particulier comparées aux non-accumulatrices ?
- Existe-t-il des cortèges microbiens spécifiques aux phénotypes d'exclusion et d'hyperaccumulation du Ni ?

⇝ Ces cortèges microbiens sont-ils associés à des compartiments particuliers ?

Les résultats ont montré que les deux espèces de *Psychotria* présentaient chacune une signature microbienne spécifique. L'analyse des biomarqueurs et des cooccurrences a permis de préciser ces signatures à l'échelle des compartiments, en identifiant plusieurs genres caractéristiques, déjà connus pour leur résistance aux métaux et leurs effets promoteurs de croissance, susceptibles de favoriser leur plante hôte dans un contexte ultramafique et d'influencer leur phénotype vis-à-vis du Ni. Par ailleurs, les prédictions de guildes écologiques associées aux communautés fongiques ont, elles aussi, mis en évidence des profils distincts entre compartiments aériens et souterrains. Ces résultats doivent toutefois être interprétés avec prudence, en raison des limites propres à l'outil FUNGuild, notamment liées au manque de connaissances sur la fonction réelle de certains taxons.

Cette étude a également mis en évidence deux limites notables pouvant conduire à une sous-estimation des diversités microbiennes. La première tient au fait que les bases de données actuelles pour la région ITS se sont révélées très limitées pour l'étude de nos espèces : 33,2% des ASV n'ont pas pu être assignés au règne des *Fungi*, soit près d'un tiers des données non exploitées. La seconde limite concerne la forte proportion de séquences dérivées des plantes, parfois supérieure à 90%. Cette potentielle sous-estimation semble particulièrement marquée pour les communautés bactériennes des compartiments aériens. Dans ces compartiments, notre étude a été axée sur les communautés endophytes, ce qui a nécessité une étape de désinfection, susceptible d'avoir affecté la diversité microbienne (Yu et al., 2022). Afin de vérifier cela, nous avons entrepris de tester différents protocoles de désinfection et de recourir à une PCR nichée, en pré-amplifiant l'intégralité du gène 16S ARNr, afin de déterminer si (i) le protocole de désinfection impacte ou non les communautés endophytes, et (ii) si l'utilisation d'autres amorces permet de limiter l'amplification de séquences dérivées des plantes. La figure III.12 illustre la stratégie adoptée. Les échantillons sont en cours d'amplification avant d'être envoyés à Macrogen Inc.

Enfin, la dernière question de ce chapitre portait sur le potentiel rôle du microbiote recruté dans l'adaptation aux substrats ultramafiques et/ou son influence sur les phénotypes d'exclusion et/ou d'hyperaccumulation du Ni. Pour y répondre, nous avons utilisé des approches de prédictions fonctionnelles avec l'outil PICRUSt2. Les tests préliminaires ont révélé des voies métaboliques impliquées directement ou indirectement dans la tolérance des plantes au stress métallique. Cependant, ces résultats restent préliminaires et devront être complétés par l'étude du couple *Geissois*. De plus, à l'instar de FUNGuild, PICRUSt2 demeure un outil de prédiction, et les interprétations issues de son utilisation doivent être considérées comme une approche exploratoire des tendances fonctionnelles.

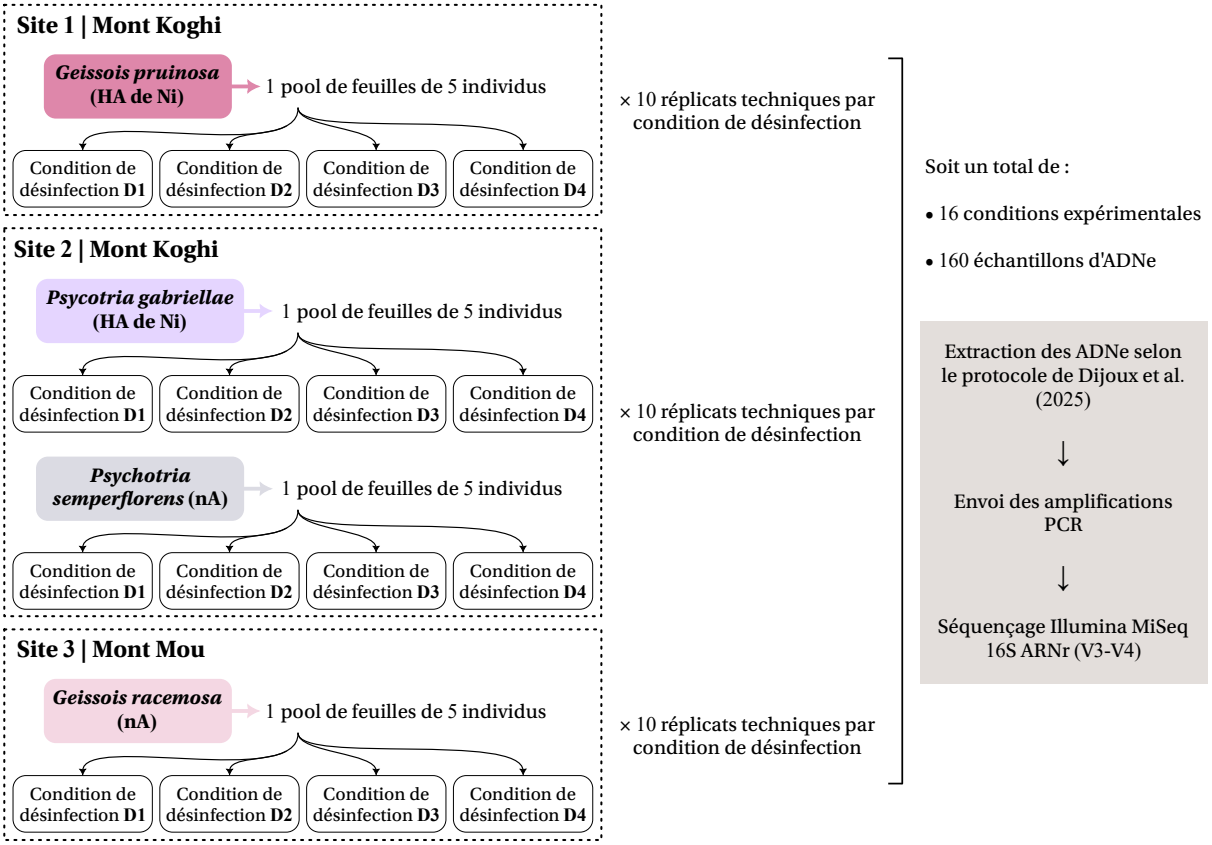
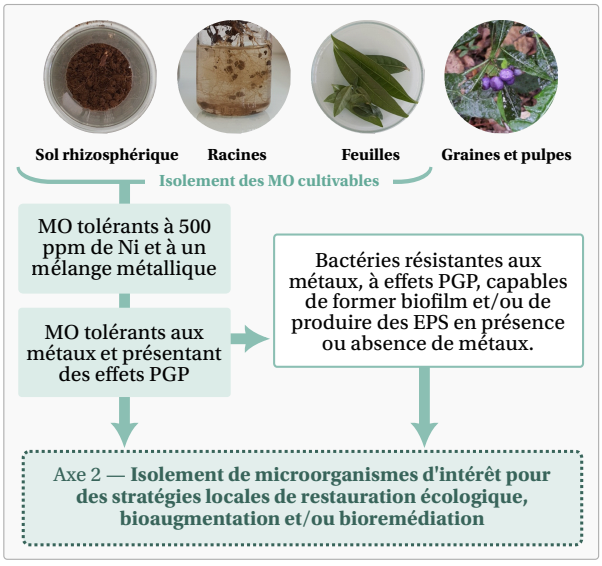


Figure III.12 – **Stratégie d'échantillonnage employée pour la comparaison de l'impact des désinfections sur les analyses de séquençage amplicon du 16S ARNr (V3-V4).**

À terme, il serait pertinent d'inclure d'autres espèces hyperaccumulatrices de métaux, qu'elles appartiennent ou non aux mêmes genres, qu'elles accumulent le Ni et/ou d'autres métaux, et qu'elles soient associées ou non aux mêmes sites d'étude. Dans ce cadre, la comparaison des communautés microbiennes des deux espèces hyperaccumulatrices de Ni (*P. gabriellae* et *G. pruinosa*), initialement prévues dans le cadre de cette thèse, seront particulièrement intéressantes. Également, dans le cas des *Psychotria* par exemple, une espèce comparative d'intérêt serait *P. pseudomicrodaphne,* aussi inféodée aux massifs ultramafiques et endémique de Nouvelle-Calédonie, mais hyperaccumulatrice de Mn. Son étude permettrait de déterminer si la spécificité du métal hyperaccumulé par la plante influence également la structuration des communautés microbiennes.

PARTIE 2 : APPROCHE "CULTURE-DÉPENDANTE"

Axe 2 – Isoler des microorganismes d'intérêt pour des stratégies locales de revégétalisation, bioaugmentation et/ou bioremédiation

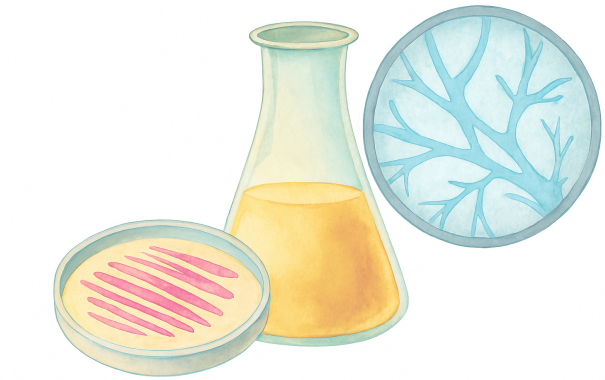


- Objectif 1 : Évaluer si les microbiotes cultivables associés aux espèces étudiées présentent des résistances aux ETM.
- Objectif 2 : Caractériser les traits des microorganismes cultivables pouvant favoriser la croissance des plantes.

⇝ ***Pouvons-nous valoriser les microorganismes associés à des espèces végétales néocalédoniennes d'intérêt, et par quels leviers (revégétalisation, bioaugmentation et/ou bioremédiation) ?***

CHAPITRE IV

Vers la valorisation du microbiote cultivable des métallophytes néo-calédoniennes



“ La nature ne laisse subsister que les plus aptes. ”

Charles Darwin

Table des matières

IV.1 Présentation du chapitre **189**
IV.1.1 Ancrages théoriques 189
IV.1.2 Travaux préliminaires 190
IV.1.3 Contributions expérimentales et analytiques 190
IV.2 Introduction **195**
IV.3 Materials and Methods **198**
IV.3.1 Sampling Sites, Plant and Soil Sample Collections 198
IV.3.2 Screening for Metal-Resistant Microorganisms 200
IV.3.3 DNA Extraction, Sequencing, and Taxonomic Assignment 200
IV.3.4 Selection of Metal-Resistant Plant-Beneficial Microorganisms 202
IV.3.5 Assays of Biofilm Formation and EPS production with or without metals 205
IV.3.6 Visualisation of the data 205
IV.4 Results **205**
IV.4.1 Isolation, Selection, and Identification of Metal-Resistant Microorganisms 205
IV.4.2 Plant-Growth-Promoting Traits of Metal-Resistant Microorganisms . . . 209
IV.5 Discussion **214**
IV.5.1 Beneficial Bacterial Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA) 215

IV.5.2 Beneficial Fungal Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA) . . . 218
IV.5.3 Potential of Multi-Microbial Interactions for Enhancing Phytomanagement Strategies . . . 221
IV.6 Conclusion . . . **222**
IV.7 Supplementary information . . . **222**
IV.7.1 Acknowledgments and Funding . . . 222
IV.7.2 Authors' contribution . . . 223
IV.7.3 Data availability . . . 223
IV.8 Résultats complémentaires du chapitre . . . **225**
IV.8.1 Étude du souchier bactérien de *Geissois racemosa* . . . 225
IV.8.2 Essai de bioaccumulation des métaux par la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01 226
IV.8.3 Essai de chélation des métaux par les exopolymères de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01 . . . 229
IV.9 Conclusions et perspectives du chapitre . . . **230**

IV.1 Présentation du chapitre

IV.1.1 Ancrages théoriques

Les sols métallifères (e.g., sols ultramafiques) et les espèces végétales qui leur sont associées, appelées métallophytes, représentent des niches préférentielles pour le développement de microorganismes fongiques et bactériens adaptés au stress métallique (Rosatto et al., 2019). Ces microorganismes, qui participent au développement des espèces métallophytes sur les substrats ultramafiques, revêtent un intérêt majeur en bioremédiation, puisqu'ils possèdent des effets promoteurs de la croissance des plantes (effets PGP, *Plant-Growth Promoting effects* en anglais) et sont eux-mêmes adaptés aux fortes concentrations métalliques (cf., section I.6.2).

En Nouvelle-Calédonie, les études de type "cultures-dépendantes" menées sur des sols ultramafiques et des espèces associées (e.g., Cypéracées) ont permis d'isoler plusieurs rhizobactéries d'intérêt présentant à la fois des résistances au Ni, Mn, Cr et Co, et des effets significatifs de promotion de la croissance des plantes, ainsi que des capacités de phytostabilisation ou de phytoextraction augmentée (Gonin et al., 2013; Guentas et al., 2016; Bourles et al., 2019, 2020b, 2024). En effet, les microorganismes résistants aux métaux peuvent non seulement favoriser la croissance des plantes en contexte de stress métallique, mais aussi influer sur leur phénotype d'accumulation ou d'exclusion des métaux (cf., section I.5). Parallèlement, les travaux portant sur les microorganismes fongiques néo-calédoniens en contexte ultramafique se sont essentiellement concentrés sur les champignons mycorhiziens (Amir et al., 2007, 2008, 2013; Crossay et al., 2018, 2019; Bourles et al., 2020b), alors que les endophytes et les ubiquistes fongiques ont été très peu étudiés.

Dans la présente étude, nous faisons l'hypothèse que les espèces végétales étudiées, en particulier celles associées aux substrats ultramafiques, abritent des microorganismes fongiques et bactériens d'intérêt susceptibles d'influer sur le devenir des métaux dans le sol, ainsi que sur la *fitness* et les phénotypes d'exclusion ou d'hyperaccumulation de leur plante hôte. Pour tester cette hypothèse, nous avons isolé, chez les différentes espèces végétales étudiées, les microorganismes associés à trois compartiments :

- ↠ Le **sol rhizosphérique** : isolement des microorganismes bactériens uniquement.
- ↠ Les **racines** : isolement des microorganismes bactériens et fongiques.
- ↠ Les **feuilles** : isolement des endophytes bactériens et fongiques.

Les microorganismes ont ensuite été sélectionnés pour leurs résistances aux ETM, leurs traits promoteurs de croissance (e.g., production d'AIA et de sidérophores), ainsi que pour leurs capacités à produire des coproduits d'intérêt (EPS) ou à former du biofilm.

IV.1.2 Travaux préliminaires

La création des souchiers bactériens et fongiques a été réalisée en amont des travaux de thèse, au cours de divers stages de licence (L3) et de master (M1 et M2), pour les espèces végétales *Psychotria gabriellae* (Ni-HA), *P. semperflorens* (nA) et *Geissois pruinosa* (Ni-HA). Ces travaux préliminaires incluent l'isolement et la purification des souches, étapes rendues particulièrement délicates en raison des trois confinements liés à la crise sanitaire lors de la pandémie de COVID-19, qui ont fortement impacté la création des souchiers à partir de *P. semperflorens* et *G. pruinosa*. L'ensemble des souches a ensuite été caractérisé morphologiquement et sélectionné selon un gradient de concentrations de Ni (50, 100, 250 et 500 ppm), ainsi que sur un mélange métallique (50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co). Une grande partie des souches a par la suite été caractérisée moléculairement par séquençage Sanger. Ce travail préliminaire a conduit à la constitution d'un souchier bactérien et d'un souchier fongique. Le souchier bactérien a par la suite été complété au cours de la thèse par les souches isolées de *G. racemosa* (nA). Enfin, la présence d'associations mycorhiziennes a également été évaluée chez les deux espèces hyperaccumulatrices (cf., section C.1).

IV.1.3 Contributions expérimentales et analytiques

La constitution et la caractérisation des souchiers microbiens, ainsi que les tests de résistances métalliques, ont été menés de fin 2019 à mi-2023 avec le soutien de l'équipe support de l'UNC et de l'équipe encadrante, dans le cadre de stages de licence et de master, de mon CUIP (Certificat Universitaire d'Insertion Professionnelle, dispositif interne à l'UNC), de mon contrat en tant qu'assistante technicienne contractuelle, puis de ma thèse de doctorat. Le tableau IV.1 récapitule la contribution de chaque étudiant.

La mise en place et l'exécution des protocoles pour l'étude des traits PGP chez les bactéries et champignons ont été réalisées respectivement par Adrien Thomas et Chaïa Akhoun, dans le cadre de leur stage de M2, sous mon encadrement (à 100 et 20% respectivement) avec l'appui de l'équipe support (notamment Valérie Medevielle) de l'UNC et de mon équipe encadrante.

La mise en place des tests de production d'EPS et de formation de biofilm, ainsi que les tests de bioaccumulation des ETM sur deux souches bactériennes d'intérêt, ont été assurés par Alizée Le Floc'h (assistante technicienne).

L'identification au MALDI-TOF (*Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization–Time Of Flight*) des souches bactériennes d'intérêt a été réalisée par Alizée Le Floc'h (UNC) et Malia Kainiu (assistante ingénieure à l'Institut Pasteur de Nouvelle-Calédonie, IPNC). Enfin, l'identification

des clones de *Bacillus* sp. par RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*) a été réalisée par Sarah Gigante (ingénieure UNC).

Tableau IV.1 – **Contribution à la création et à la caractérisation des souchiers fongiques et bactériens, ainsi qu'à la sélection des microorganismes résistants aux ETM.**

Espèce végétale	Contributions*
Psychotria gabriellae	**Stage de L3 de Léna Chesnais** • Isolements et caractérisations morphologiques des bactéries des racines et du sol rhizosphérique **Stages de M1 et M2 de Céphas Xuma** • Isolements et caractérisations morphologiques et moléculaires des endophytes des feuilles (bactéries et champignons) et racines (champignons) • Tests de résistances métalliques sur les souches isolées **CUIP, CDD et thèse de Julie Dijoux** • Tests de résistances métalliques sur les souchiers bactériens et fongiques • Caractérisations moléculaires
Psychotria semperflorens	**Stage d'Océane Fogliani** • Isolements et caractérisations morphologiques et moléculaires des bactéries des racines et du sol rhizosphérique, ainsi que des endophytes des feuilles (bactéries et champignons) et racines (champignons) • Tests de résistances métalliques sur les souches isolées **CUIP, CDD et thèse de Julie Dijoux** • Tests de résistances métalliques sur les souchiers bactériens et fongiques • Caractérisations moléculaires
Geissois pruinosa	**Stage de L3 de Léna Chesnais** • Isolements et caractérisations morphologiques des bactéries des racines et du sol rhizosphérique **Stage de M2 , CUIP, CDD et thèse de Julie Dijoux** • Isolements et caractérisations morphologiques et moléculaires des endophytes des feuilles (bactéries et champignons) et racines (champignons) • Tests de résistances métalliques sur les souchiers bactériens et fongiques
Geissois racemosa	**Thèse de Julie Dijoux** • Isolements et caractérisations morphologiques et moléculaires des bactéries des racines et du sol rhizosphérique, ainsi que des bactéries endophytes des feuilles • Tests de résistances métalliques

Tests métalliques réalisés aux concentrations suivantes : 50 ppm de Ni, 100 ppm de Ni, 250 ppm de Ni, 500 ppm de Ni, ainsi qu'un mélange métallique composé de 50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co. Durées et années des différents stages et contrat : ***Léna Chesnais*** *: stage de 6 semaines en 2019 ;* ***Céphas Xuma*** *: stage de 2 mois en 2020 (M1) et de 5 mois en 2021 (M2) ;* ***Océane Fogliani*** *: stage de 3 mois en 2021 ;* ***Julie Dijoux*** *: stage de 6 mois en 2020 (M2), CUIP de 6 mois courant 2020 et 2021, et CDD de 7 mois en 2021.*
******L3*** *= licence, année 1 ;* ***M1*** *et* ***M2*** *= master, année 1 et 2 ;* ***CUIP*** *= Certificat Universitaire d'Insertion Professionnelle ;* ***CCD*** *= Contrat à durée déterminée en tant qu'assistante technique contractuelle.*

L'article qui compose ce chapitre, intitulé : "*New Caledonian Ultramafic Flora : a Remarkable Bacteria and Fungi Hub for Microbial Applications*", présente en particulier les résultats obtenus sur les microorganismes simultanément résistants

à 500 ppm de Ni et à un mélange métallique (50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co), isolés des espèces métallophytes : *P. gabriellae* (Ni-HA), *P. semperflorens* (nA) et *G. pruinosa* (Ni-HA). Les résultats non discutés dans cet article sont présentés comme des résultats complémentaires.

New Caledonian Ultramafic Flora: a Remarkable Bacteria and Fungi Hub for Microbial Applications

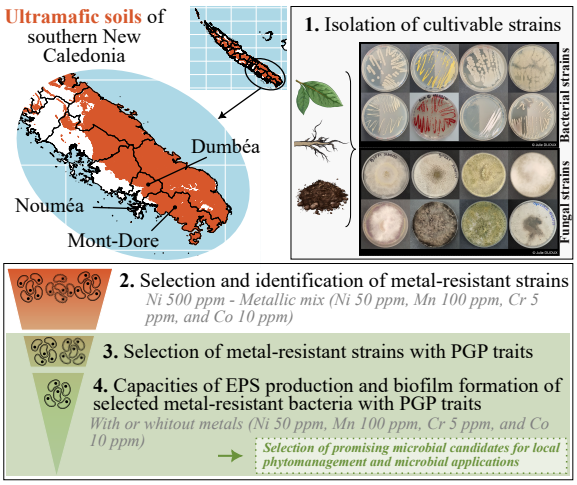
Julie Dijoux, Léna Chesnais, Céphas Xuma, Océane Fogliani, Adrien Thomas, Chaïa Akhoun, Alizée Le Floc'h, Sarah Gigante, Valérie Medevielle, Linda Guentas and Valérie Burtet-Sarramegna

Article in preparation for submission to the journal ***Environmental microbiology****.*

Abstract

New Caledonian ultramafic substrates and their flora represent unique ecological niches that promote the emergence of metal-resistant (MR) microorganisms, which are valuable for bioremediation and enhancing plant resilience to environmental stress. This study examines the cultivable microbiota (bacteria and fungi) associated with three endemic plant species that exhibit distinct Ni behaviours: *Geissois pruinosa* (Ni-hyperaccumulator), *Psychotria gabriellae* (Ni-hyperaccumulator), and *Psychotria semperflorens* (non-accumulator). Isolates were screened for their resistance to Ni (500 ppm) and a metal mixture (Ni (50 ppm), Mn (100 ppm), Cr (5 ppm), and Co (10 ppm)). MR strains were screened for their plant-growth-promoting (PGP) traits: production of indole-3-acetic acid (IAA) and siderophores, nitrogen fixation (for bacteria) or ammonia production (for fungi), and phosphorus solubilisation. Six fungi displayed three PGP traits (none of the fungi produced ammonia), while eight bacteria exhibited all PGP traits. MR-PGP bacteria were tested for their ability to form biofilms and produce exopolysaccharides (EPS) in the presence or absence of metals. One strain (*Serratia* sp.) formed a biofilm under both conditions, while four strains produced EPS under these same conditions. These findings suggest that selecting appropriate microorganisms may be useful for local ecological restoration through bioaugmentation and biotechnological innovations like biofertilisers.

Keywords *biofilm, exopolysaccharides, metals, microorganisms, Ni-hyperaccumulator, PGP traits, ultramafic substrates*



Bacteria and fungi were isolated from three endemic New Caledonian plants growing on ultramafic substrates, with contrasting Ni behaviours: Geissois pruinosa and Psychotria gabriellae (Ni-hyperaccumulators) and Psychotria semperflorens (non-accumulator). Microorganisms were screened for metal resistance and plant-growth-promoting (PGP) traits. Several bacteria formed biofilms and produced exopolysaccharides (EPS) under both metal and metal-free conditions. The study identified promising microorganisms for potential use in local phytomanagement and microbial applications.

IV.2 Introduction

Ultramafic soils result from the weathering and pedogenesis of ultramafic rocks, which can be very diverse (e.g., peridotite and serpentinite) (Kierczak et al., 2021). These soils are generally characterised by low nutrient concentrations (namely N, K, and P), low Ca/Mg ratio, and high concentrations of metals (Ni, Co, Cr, and Mn) (Brooks, 1987). Edaphic endemism has been reported in ultramafic substrates and recognised as a key factor influencing global biodiversity. Moreover, the constraint posed by ultramafic soils has resulted in the emergence of specific floristic endemism (Hulshof et Spasojevic, 2020). Plants that thrive on these metal-enriched soils are known as "metallophytes" (Baker et Whiting, 2008). They have biological mechanisms (metal excluding or accumulating) that enable them to withstand high concentrations of metals, which are typically toxic to most plants. Among metallophytes, some are hyperaccumulator plants, meaning they concentrate metals in their aboveground shoot systems to levels exceeding those found in the soil (Pal et Paul, 2022). As they meet survival and harvest criteria, these plants are also suitable for phytoremediation and agromining (Erskine et al., 2018). However, their growth, reproduction, and adaptation to soil constraints remain critical for the success of these processes. A comprehensive understanding of the mechanisms underlying these adaptations is therefore essential to optimise their use in the most effective and sustainable way.

As hyperaccumulators accumulate large amounts of trace metals in their tissues, particularly in their leaves, they create a highly concentrated trace metal environment for their rhizospheric microbiome. This enrichment partly results from leaf senescence and litter degradation, which release metals back into the soil surrounding their roots (Wilson et Agnew, 1992). Such metal-rich environments represent unique ecological niches that harbour diverse communities of MR microorganisms. Abou-Shanab et al. (2007) found highly resistant bacteria in ultramafic soil, indicating that the indigenous strain adapted to the high metal concentrations. Bourles et al. (2019, 2020a) confirmed this hypothesis and described not only new species belonging to the genus of *Paraburkholderia* and *Caballeronia* but also an ecotype from *Curtobacterium citreum* species. To thrive in the ultramafic environment, plants, and notably hyperaccumulators, select from the soil (Álvarez López et al., 2016; Dijoux et al., 2025) and host metal-resistant (MR) microorganisms (Schlegel et al., 1991; Mengoni et al., 2009; Visioli et al., 2015) that contribute to plant adaptation and phenotypic expression (Abou-Shanab et al., 2003; Ważny et al., 2021a). Over the last decade, numerous studies have demonstrated the crucial role of bacteria and fungi in influencing trace-metal toxicity, mobility, and enhancing their availability to plants (Rajkumar et al., 2012). This occurs through several mechanisms: (i) the release of chelating agents, (ii) acidification of the soil, (iii) solubilisation of phosphates, and (iv) changes in redox potential (Thijs et al., 2017). In the rhizo-

sphere, these factors can improve plant metal stabilisation, transformation, or accumulation (Singh et al., 2022b; Wang et al., 2022). These results offer the possibility of using microorganisms with (hyper)accumulator plants, combining bioremediation and phytoremediation, to improve restoration of metal-contaminated environments through bioaugmentation or microbe-assisted phytoremediation and phytomining (Kuiper et al., 2004; Rajkumar et al., 2009; Thijs et al., 2017).

Furthermore, many MR microorganisms not only play an important role in enhancing plant survival by alleviating metal toxicity but also directly promote growth; they are known as plant-beneficial microorganisms (PBM). Indeed, they provide phytohormones, chelators and enzymes that increase nutrient availability in the rhizosphere (Ważny et al., 2021a,b; Pal et Paul, 2022). Additionally, MR-PBM can reduce metal toxicity towards themselves through different mechanisms such as (i) metal biosorption, bioaccumulation, precipitation, chelation, reduction, and (ii) biofilm formation or exopolysaccharide (EPS) production. Due to their numerous potentials, there is significant interest in discovering and characterising such MR-PBM. One of the simplest ways to acquire these valuable microorganisms is to explore and characterise the cultivable microbiome of plant species naturally growing on metalliferous soils and notably those capable of metal accumulation and hyperaccumulation (Thijs et al., 2017; Rosatto et al., 2019).

In New Caledonia, an archipelago in the South Pacific region, one-third of the main island, named "Grande-Terre" (21.33 °S, 165.50 °E), is covered by ultramafic soils. Through evolutionary processes, about 85% of the New Caledonian vascular flora (1,788 species) that grow under this selective pressure is endemic (Jaffré et al., 2009; Isnard et al., 2016). New Caledonia is recognised as one of the world's most important biodiversity hotspots, primarily due to its exceptional range of endemic species along with significant anthropogenic pressures from urbanisation, wildfires, and mining activities (Myers et al., 2000). New Caledonian flora is particularly renowned for its richness in Ni-hyperaccumulator plant species (Ni-HA), which are characterised by having at least 1,000 µg/g of Ni in their leaves (Jaffré et al., 1976, 2013; Reeves et al., 2017). In this context, several Ni- and also Mn-hyperaccumulator species from the "maquis" shrubland surrounding mine sites have been studied for their potential use in the rehabilitation of degraded mining soils and in agromining (L'Huillier et al., 2010; Losfeld et al., 2015b). Alongside this remarkable flora, the study of ultramafic vegetation and associated microorganisms has become a major area of research in New Caledonia, particularly for ecological restoration and biotechnological applications. For example, L'Huillier et al. (2010) recommended using hyperaccumulators to rehabilitate former mining sites in the region. They notably proposed the endemic Ni-hyperaccumulator *Geissois pruinosa* (Jaffré et Schmid, 1974) as a promising candidate for revegetation programs. While

these plants are adapted to metal stress (Fogliani et al., 2004; L'Huillier et al., 2010) they may struggle to establish in degraded mining soils where the topsoil has been stockpiled, which induces degradations of soil functions (Amir et al., 2022). It is therefore essential to isolate and characterise MR-PBM from local ultramafic substrates to use them as inoculants that reduce mortality and improve plant growth during restoration programs. Research on the microbial communities found in ultramafic substrates in New Caledonia, using metabarcoding approaches, has revealed a diverse range of bacterial and fungal species (Gourmelon et al., 2016; Carriconde et al., 2019; Dijoux et al., 2025; Ripoll et al., 2025). Additionally, several cultivable MR-PBM have been isolated and characterised from various metallophytes and their rhizospheric soil (Gonin et al., 2013; Guentas et al., 2016; Crossay et al., 2018). These MR-PBM inoculated to plants on ultramafic substrates alleviate metal stress and significantly promote plant growth (Bourles et al., 2019, 2020a). Moreover, as part of their metal resistance strategies, some of those strains can form biofilms and/or produce EPS, which are also beneficial to the plant (Bourles et al., 2020a). Recently, Bourles et al. (2024) revealed that the addition of the EPS produced by *Paraburkholderia ultramafica* STM10279^{T} (a native species isolated from New Caledonia ultramafic substrates), improved Ca, Mg, K, and P uptake as well as K content in the roots of *Tetraria comosa* on an ultramafic substrate (a pioneer herbaceous used in local restoration programs (L'Huillier et al., 2010)). The amendment also revealed a decrease in metal translocation factors, which could be explained by the capacity of EPS to chelate metals.

The goal of the present study was to identify microorganisms that can be used in the implementation of more efficient local ecological restoration strategies, bioaugmentation trials, or in the development of future biotechnologies. We specifically isolated bacteria and fungi from three endemic plant species in New Caledonia that thrive on ultramafic substrates and demonstrate varying adaptive behaviors towards Ni: *Geissois pruinosa* (a Ni-hyperaccumulator, Ni-HA), *Psychotria gabriellae* (a strong Ni-HA, characterised as a "hypernickelophore" with more than 10,000 µg Ni/g dry weight (Jaffré et Schmid, 1974)), and *P. semperflorens* (a non-accumulator, nA). The selected microorganisms were chosen based on several criteria: (1) they must be easily cultivable (i.e., exhibit rapid growth on standard media and be readily maintained in culture collections), (2) they should be resistant to high concentrations of Ni (500 ppm) and to a metal mixture comprising Ni (50 ppm), Mn (100 ppm), Cr (5 ppm), and Co (10 ppm), and (3) they should exhibit plant-growth-promoting (PGP) traits, such as the production of indole-3-acetic acid (IAA) and siderophores, phosphate solubilisation, nitrogen fixation (for bacteria), and ammonia production (for fungi). We further assessed MR bacteria that displayed all the tested PGP traits for their ability to form biofilms and produce EPS, both in the presence and absence of the metal mixture.

IV.3 Materials and Methods

IV.3.1 Sampling Sites, Plant and Soil Sample Collections

The strains used in this study resulted from several field campaigns conducted between 2019 and 2021 at the ultramafic sites of "Mont Koghi" (22.18 °S, 166.50 °E) and "Col de Mouirange" (22.22 °S, 166.66 °E) (Figure IV.1). According to the Environment Code of the

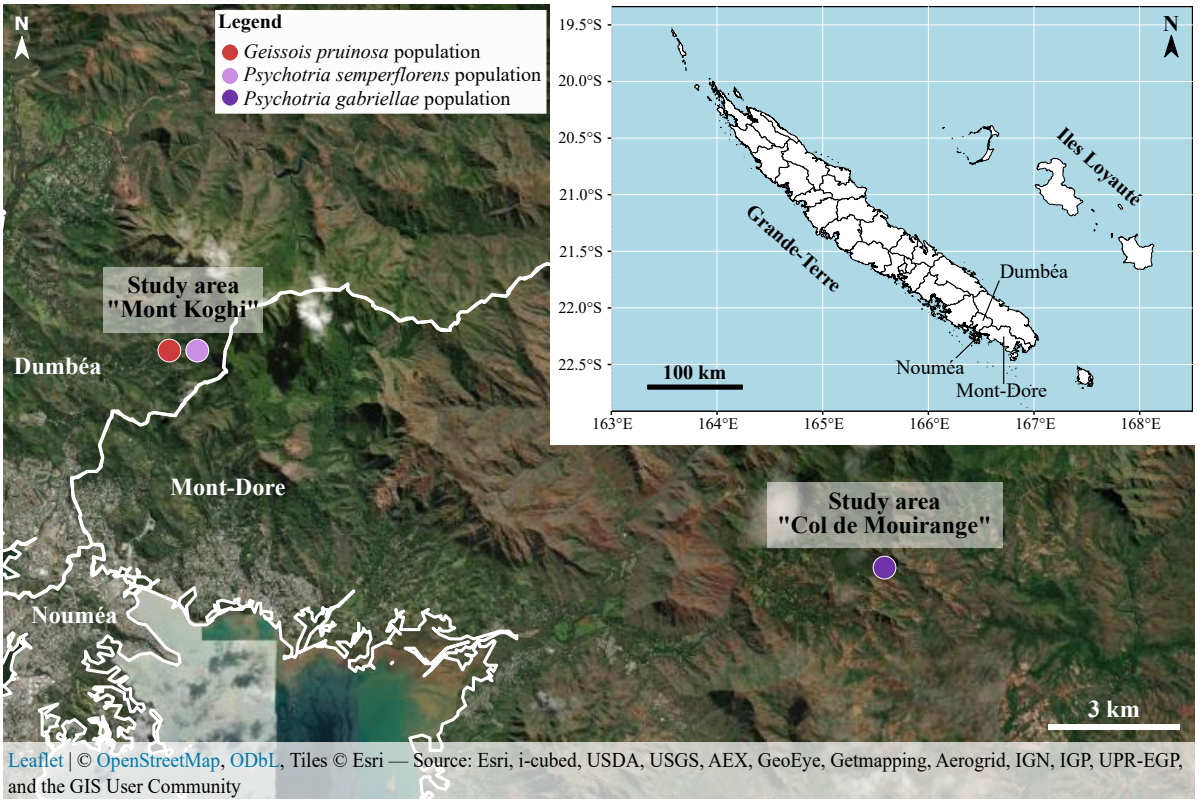


Figure IV.1 – **Location of the study areas on the main island of New Caledonia, "Grande-Terre".**

The main island map was produced with ggplot2 (v3.5.1) (Wickham, 2016), using terrestrial administrative boundaries from https://georep-dtsi-sgt.opendata.arcgis.com/. The study area map was generated with leaflet (v2.2.2) (Cheng et al., 2024).

South Province of New Caledonia (collect authorisation number: 4508-2018/ARR/DENV and 3159-2021/ARR/DDDT), three New Caledonian endemic metallophytes species were sampled (Supporting Information S1): *Psychotria gabriellae* (Ni-HA), *P. semperflorens* (nA), and *Geissois pruinosa* (Ni-HA). During these campaigns, five individuals of *P. semperflorens*, seven individuals of *G. pruinosa*, and nine individuals of *P. gabriellae* were sampled. Whenever possible, five fragments of fine roots measuring 5–10 cm in length were collected along with the associated rhizospheric soil as well as five to six leaves from each individual.

For the rhizospheric soil of each species and the roots of *P. gabriellae* and *G. pruinosa*, two population-scale pools were created for bacterial isolation due to complications in sampling.

Individual-scale pools were established for the leaves of these two species, as well as for the roots, rhizospheric soil, and leaves of *P. semperflorens*.

IV.3.1.1 Isolation of Bacterial Strains

The finest roots were rinsed several times with distilled water, with a vortexing step between each rinse to remove the adhering soil particles. Then, root pools were prepared. Bacteria were isolated using the following suspension-dilution method: a mother suspension was prepared by grinding approximately 0.1–0.5 g of roots in 1 mL of distilled water using a pellet pestle and serially diluted (ranging from 10^{-1} to 10^{-6}).

Rhizospheric soil pools were diluted to achieve a soil suspension of 100 mg of soil per mL. Soil suspensions were agitated (125 rpm) for 1.5 hours and serially diluted ranging from 10^{-1} to 10^{-6}.

Plant leaves were disinfected according to a protocol adapted from Barzanti et al. (2007) and Xinxian et al. (2011) to remove surface microorganisms and then recover only leaf endophytes. Two to three leaves were rinsed with sterile water and then surface-cleaned using a swab. Then, several disinfection baths were performed: 20 seconds with 70% ethanol and 10 minutes with sodium hypochlorite (1.3%) and 10 minutes with hydrogen peroxide (30%). To remove the disinfectants, leaves were rinsed three times with sterile water. The third rinse water was used to check the effectiveness of the disinfection protocol. An amount of 0.5 g of pooled leaves was added to 0.9% NaCl in a sterile mortar, along with a small amount of sterile sand, and ground. The homogenates were allowed to settle for 5 minutes, after which the supernatants were collected and serially diluted.

A volume of 100 µL of the dilutions (10^{-4} to 10^{-6} for the roots and rhizospheric soil, and 10^{-1} to 10^{-3} for the leaves) were spread in duplicate onto Lysogeny Broth (LB; Lennox) agar supplemented with an antifungal agent (cycloheximide at 10 mg/L), and with 50 ppm of Ni for the two Ni-hyperaccumulator species or without Ni for the non-accumulator species. Plates were incubated at 28 °C for 4–5 days. Bacterial colony emergence was monitored daily. Aliquots (100 µL) of the last washing water were plated as sterility controls and never showed contamination.

All bacterial strains were purified by serial streaking, morphologically described, and stored at -80 °C in a 0.22 µm filtered mixture (50/50 v/v) of LB medium and 98% glycerol.

IV.3.1.2 Isolation of Fungal Strains

Only the endophyte fungi from the roots and leaves of the three plant species were isolated. Leaves and the finest roots were cleaned (30 seconds of sonication to remove microparticles for roots (Strullu et Romand, 1986) and a sterile water rinse for the leaves) and thoroughly disinfected through successive disinfection and sterile water rinse baths: 10 seconds in 95% ethanol, 10 minutes in 2% calcium hypochlorite (Mosse, 1962), and 10 minutes in an antibiotic solution (streptomycin 0.02% and gentamicin 0.01%) (Daniels et Menge, 1981). Leaves and roots were cut into squares measuring 0.5x0.5 cm or into fragments of 0.5 cm in length, respectively. Root fragments or leaf squares were incubated at 28 °C for 4–5 days on Potato Dextrose Agar (PDA). Fungi emergence was monitored daily. Fungal strains were purified by sub-culturing, described morphologically, and maintained on a Malt-Agar-Glucose medium (10 g/L of malt, 5 g/L of glucose, and 20 g/L of agar; pH 7) in slanted tubes at 4 °C.

IV.3.2 Screening for Metal-Resistant Microorganisms

A culture of bacteria was done by inoculating 3 mL of LB medium with one LB plate agar colony and incubating at 28 °C under orbital shaking at 125 rpm for 48 h. These cultures were then diluted at an optical density (OD; 600 nm) of 0.1, and 5 µL were spotted in duplicate on LB agar plates containing 500 ppm of Ni or a multi-metal mixture (50 ppm Ni, 100 ppm Mn, 5 ppm Cr, and 10 ppm Co). The plates were incubated at 28 °C and monitored for 7 to 10 days.

The fungal strains were cultured on PDA medium. A 5x5 mm square of agar containing mycelium was cut out and transferred into a similarly sized slot in duplicate onto a PDA medium containing 500 ppm of Ni or a multi-metal mixture (50 ppm Ni, 100 ppm Mn, 5 ppm Cr, and 10 ppm Co). The plates were incubated at 28 °C and monitored for 7 to 10 days.

Only strains displaying simultaneous resistance to 500 ppm of Ni and the metal mixture were selected. The chosen metal mixture reflects concentrations naturally found in non-ultramafic ecosystems of New Caledonia, which are directly subjected to metal inputs from mining activities (Bonaventure et al., 2024). Hence, it represents environmental contaminations of ecosystems naturally encountered in New Caledonia.

IV.3.3 DNA Extraction, Sequencing, and Taxonomic Assignment

Bacterial DNA extractions were performed using the quick NaOH extraction method modified from (Wang et al., 1993). Briefly, a single colony was incubated in NaOH (50 mM) at 95 °C for 20 minutes, followed by the addition of Tris-HCl (1 M, pH 7). Volumes were adjusted so that the final volume always maintained a 19:1 ratio of NaOH/Tris-HCl solutions. Fungal DNA was extracted using the E.Z.N.A.® Tissue DNA kit from Omega BIO-TEK according

to the manufacturer's instructions. Subsequently, all DNA extracts were quantified using a NanoDrop 2000™ spectrophotometer (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA), and their quality was assessed by gel electrophoresis. DNA extracts were stored at -20 °C until analysis.

To identify microbial strains, the 16S rRNA gene was sequenced using the 27F (forward, 5'–AGA GTT TGA TCC TGG CTC AG–3') and 1492R (reverse, 5'–GGT TAC CTT GTT ACG ACT T–3') primer set (Weisburg et al., 1991). The 5.8S gene and the ITS1 and ITS2 regions of fungi were sequenced using the ITS1F (forward, 5'–CTT GGT CAT TTA GAG GAA GTA–3') and ITS4 (reverse, 5'–TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC–3') primer set (White et al., 1990). The polymerase chain reactions (PCR) were performed using a VERITI thermocycler (Applied Biosystems™ Veriti™ Thermal Cycler, 96-Well) configured with the programs described in Table IV.2.

	PCR program			
Step	**Bacteria**		**Fungi**	
Denaturation	95 °C – 3'		95 °C – 3'	
	95 °C – 30"	**35 cycles**	95 °C – 30"	**10 cycles**
	55 °C – 1'		60 °C – 1'	
	72 °C – 1'30"		72 °C – 1'	
Hybridisation			95 °C – 30"	**25 cycles**
			50 °C – 1'	
			72 °C – 1'	
Elongation	72 °C – 7'		72 °C – 7'	
Storage	4 °C – ∞		4 °C – ∞	

Table IV.2 – **Polymerase Chain Reaction (PCR) programs for the 16S rRNA gene amplification (Bacteria) and the 5.8S ribosomal gene, ITS1, and ITS2 regions amplification (Fungi).**

The quantities and qualities of all amplicons were systematically assessed by NanoDrop 2000™ spectrophotometric measurements (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) and gel electrophoresis (0.8% for 16S products and 1% for ITS products), respectively. Last, PCR products were purified using a SEPHADEX plate (Sephadex® G-50). The purified amplicons underwent a sequencing reaction using the BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit, with the following mix: 5X Ready Reaction Mix, 2.5X Sequencing Buffer, 10 µM of forward/reverse primers, and 10 ng/L of purified PCR product. The sequencing reactions were performed using a VERITI thermocycler configured with the following program: an initial denaturation step at 96 °C for 1 minute, followed by 60 cycles of 96 °C for 10 seconds, 50 °C for 5 seconds, and 60 °C for 4 minutes, and concluded with a final elongation at 60 °C for 7 minutes. Sequences were read using the sequencer SeqStudio™ Genetic Analyzer System (Applied Biosystems, Thermo Fisher Scientific).

Raw data were processed using the software Geneious Prime® 2024.0.7 according to the following workflow: the 5' and 3' ends were trimmed with an error probability limit of 0.05%. The trimmed reads were then assembled using the Geneious method with the "Highest

Sensitivity/Slow" option for sensitivity. Consensus sequences with high quality (≥ 60%) were retained. Sequences that could not be merged were kept only if they exhibited high quality (≥ 60%) and a minimum length of 400 bp. The obtained sequences were submitted to the NCBI GenBank® database under the BioProject XXXXXX (XXXX to XXXXX) [1]. The taxonomic assignments were performed using the nucleotide basic local alignment search tool (BLASTn) of NCBI (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/), using the following parameters: the core nucleotide database (core_nt) and the megablast program (highly similar sequences).

IV.3.4 Selection of Metal-Resistant Plant-Beneficial Microorganisms

All MR strains were tested for their ability to produce IAA, solubilise phosphate, and produce siderophores. The fixation of nitrogen or ammonia production was tested for bacteria and fungi respectively. All specific experimental details on the preparation of culture media and solutions for plant-growth-promoting assays are provided in Supporting Information S1.

IV.3.4.1 Plant-Growth-Promoting Assays Carried on Bacterial Strains

For all assays conducted on bacterial strains, strains from Gonin et al. (2013), Guentas et al. (2016), and Bourles et al. (2019) were used as positive controls (Supporting Information S1). *Curtobacterium citreum* strains BE and *Caballeronia novacaledonica* STM 10272^T were utilised as positive controls for IAA production and nitrogen fixation. Additionally, *Caballeronia novacaledonica* STM 10272^T served as a positive control for siderophore production, while *Curtobacterium citreum* strain BE was used as a positive control for phosphate solubilisation.

The production of IAA was assessed as follows (Lopez, 2018): a colony was suspended in 3 mL of LB liquid enriched with tryptophan (500 mg/L) and incubated at 28 °C under rotary shaking (125 rpm) for 2 days. After centrifugation (5,000 rpm; 2 minutes), 50 µL of supernatant was placed in a microplate and supplemented with 100 µL of Salkowsky's solution (Supporting Information S1); experiments were done in duplicates. The microplate was incubated for 30 minutes in the dark at room temperature. The OD_{535} was measured using an EPOCH2 microplate reader (BioTek Instruments, USA).

The nitrogen fixation capacity was determined with Burk's N free medium from Park et al. (2005) as follows: a colony was suspended in 3 mL of LB liquid and incubated at 28 °C under rotary shaking (125 rpm) for an average of 2 days. The culture was centrifuged (4,000 rpm; 5 minutes). The bacterial pellet was washed two times in liquid Burk's N-free medium

1. The passages highlighted in yellow in this unsubmitted article correspond to information that has not yet been acquired, but will be updated in the final version of the manuscript once the sequences have been deposited in NCBI.

(Supporting Information S1) and resuspended in liquid Burk's N-free medium. The bacterial suspension was then diluted to an OD_{600} of 0.1 and 10 µL was spotted in duplicate onto Burk's N free solid medium (Supporting Information S1). The plates were incubated during 7 days at 28 °C. Strains were considered nitrogen-fixing bacteria if they were able to grow.

As done by Gonin et al. (2013), bacterial strains were considered phosphate-solubilising only if they were able to solubilise phosphate on both solid (NBRIP: National Botanical Research Institute's Phosphate Solubilising Medium) and liquid (PVK: Pikovskaya's Phosphate Solubilising Medium) media. NBRIP assay (Nautiyal, 1999): a colony was suspended in 3 mL of liquid LB and incubated at 28 °C under rotary shaking (125 rpm) for an average of 2 days. The culture was then diluted at OD_{600} of 0.1 and 10 µL of this suspension was spotted in duplicate on a solid NBRIP medium (Supporting Information S1). Plates were incubated at 28 °C and monitored for 3 to 7 days. A transparent halo appears around the phosphate-solubilising bacteria colony. PVK assay (Pikovskaya, 1948; Nautiyal, 1999): a colony was suspended in 5 mL of liquid PVK (Supporting Information S1) and incubated at 28 °C under rotary agitation (125 rpm) for 7 days. After centrifugation (5,000 rpm; 2 minutes), 40 µL of supernatant was placed in a microplate (transparent 96 wells PS flat bottom, Greiner), completed by 20 µL of chloromolybdic acid (Supporting Information S1), 20 µL of sodium sulphite (200 g/L), 20 µL of hydroquinone (10 g/L), and 100 µL of water. A solution of KH_2PO_4 (2 mg/L) was used as the positive control and a non-inoculated medium as a negative control. A blue colour indicated that the test was positive.

The production of siderophore was determined using the O-CAS method from Pérez-Miranda et al. (2007) as follows: a colony was suspended in 3 mL of liquid LB medium and incubated at 28 °C under rotary shaking (125 rpm) for an average of 2 days. The culture was then diluted at OD_{600} of 0.1 and 15 µL of dilution were spotted in duplicate on LB agar medium. After 2 days at 28 °C, 10 mL of indicative solution (Supporting Information S1) was applied to the plate. After 1 to 7 hours at room temperature, a yellow-orange halo appears around the siderophore-producing bacteria.

IV.3.4.2 Plant-Growth-Promoting Assays Carried on Fungal Strains

For all assays conducted on fungal strains, a laboratory strain identified as *Aspergillus niger*, which tested positive for all PGP traits, was used as the positive control.

The following protocol was used for the assessment of IAA production (modified from Chandra et al. (2019) and Galeano et al. (2021)): a 5x5 mm square of PDA medium containing mycelium was cut out and suspended in 20 mL of Czapek medium enriched with L-tryptophan (0.5%) (Supporting Information S1). All tests were performed in duplicates.

Three negative controls were established: (1) fungi without L-tryptophan, (2) L-tryptophan without fungi, and (3) neither fungi nor L-tryptophan. After a 7-day incubation in the dark at 28 °C under rotary shaking at 110 rpm, the cultures were homogenised by vortexing. A volume of 2 mL of the suspension was centrifuged at 5,000 rpm for 5 minutes. Following centrifugation, 100 µL of the supernatant was transferred into a microplate (transparent 96 wells PS flat bottom, Greiner), and 100 µL of Salkowski reagent (Supporting Information S1) was added. The microplate was incubated at room temperature in the dark for 30 minutes. OD_{530} was measured using an EPOCH2 microplate reader (BioTek Instruments, USA).

The ammonia production was determined using the Nessler reagent method (Galeano et al., 2021). A 5x5 mm square of PDA medium containing mycelium was cut out and suspended in 20 mL of peptone water (Supporting Information S1); experiments were done in duplicate. A negative control was performed using peptone water without the fungal strain. The tubes were incubated in the dark at 28 °C for 7 days under agitation (110 rpm). After homogenisation by vortexing, 2 mL of suspension was centrifuged (5,000 rpm, 5 minutes). Then, 1 mL of the supernatant was added to 100 µL of Nessler reagent (10% of HgI_2, 7% of KI, and 50% of NaOH 32%). After 5 minutes of reaction, ammonia production was confirmed by the appearance of a brown colouration.

Phosphate-solubilising fungi were assessed only using the PVK method (Pikovskaya, 1948; Nautiyal, 1999) as follows: a 5x5 mm square of PDA medium containing mycelium was cut out and transferred, in duplicate, into a similarly sized slot on PVK medium enriched with tricalcium phosphate (TCP) (Supporting Information S1). A negative control was performed using a PVK medium without TCP. After incubating for 7 days at 28 °C, a halo of decolourisation around the plot indicates a positive result, meaning phosphate solubilisation has occurred.

The protocoles from Chandra et al. (2019), Galeano et al. (2021), and Pérez-Miranda et al. (2007) were adapted to determine the production of siderophores by fungal strains. A 5x5 mm square of PDA medium containing mycelium was cut out and transferred into a similarly sized slot, in duplicate, onto a modified Czapek (Fe-free) medium (Supporting Information S1) agar plate. After 7 days of incubation at 28 °C, 10 mL of O-CAS medium (Supporting Information S1) was poured onto the medium. The plates were then incubated for 48 hours at 28 °C. A halo around the plot indicates a positive result, i.e., siderophore production.

IV.3.5 Assays of Biofilm Formation and EPS production with or without metals

Assays were carried out on eight bacteria that exhibited all PGP traits tested. For the metal assay, the following metal mixture was used: Ni 50 ppm, Co 10 ppm, Cr 5 ppm, and Mn 100 ppm. The biofilm formation assays were performed according to Bourles et al. (2020a) and using *Caballeronia novacaledonica* STM10272^T (Supporting Information S1). The EPS production assay was performed as follows: a culture was done by suspending a bacterial colony in liquid LB and incubated at 28 °C under rotary shaking (125 rpm) for an average of 2 days. The bacterial cultures were then diluted at OD_{600} of 1 and 1 mL was centrifuged (14,000 rpm; 5 minutes). The pellet was rinsed twice in Minimum Broth (MB; $KH_2PO_4 \cdot 3H_2O$, 0.66 g/L; NaCl, 50 mg/L; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 10 mg/L; $FeCl_3$, 4 mg/L; $CaCl_2$, 40 mg/L) (Bourles et al., 2020a) liquid medium and suspended in 1 mL of MB liquid. A volume of 10 µL was spotted in duplicate onto MB agar (15 g/L) supplemented with glucose (3%), red Congo (200 µg/mL) (Xiong et al., 2022) and with or without the metal mixture. Plates were incubated for 2 days at 28 °C. EPS production was considered positive when a red colouration of the bacterial colony was observed.

IV.3.6 Visualisation of the data

All figures were generated using RStudio software (Team, 2020) with version 4.2.0 of R language (Team, 2022). The Sankey diagrams were generated using the *riverplot* package v.0.10 (Weiner, 2021) and the spot matrix charts using the *ggplot2* package v.3.5.0 (Wickham, 2016). Lastly, heatmaps were created using the *levelplot* function from the *lattice* package v.0.20-45 (Sarkar, 2008). All figures were adjusted using Inkscape software (Developers, 2022).

IV.4 Results

IV.4.1 Isolation, Selection, and Identification of Metal-Resistant Microorganisms

IV.4.1.1 Metal-Resistant Bacteria

Among the three selected plant species, 420 bacterial strains were isolated from leaves, roots, and rhizospheric soil and placed into a collection for further analysis (Table IV.3). From each Ni-hyperaccumulator plant (*G. pruinosa* and *P. gabriellae*), 124 strains (29.5%) were isolated, while 172 strains were isolated (41%) from the non-accumulator *P. semperflorens*. Most of the cultivable microorganisms from *P. semperflorens* were isolated from the roots (92 strains; 53.5%) and the rhizospheric soil (69 strains; 40.1%). The distribution profile of

microorganisms in the two Ni-hyperaccumulators differs. *G. pruinosa* exhibits an almost even distribution among the three compartments, with a maximum in the roots (48 strains; 38.7%), while *P. gabriellae* shows an equal distribution in rhizospheric soils and leaves (52 strains (41.9%) and 55 strains (44.4%), respectively) and a minimum in the roots (17 strains; 13.7%).

	Compartments			
Plant species	**R. soil**	**Roots**	**Leaves**	**Total**
Geissois pruinosa	32	48	44	**124**
Psychotria gabriellae	52	17	55	**124**
Psychotria semperflorens	69	92	11	**172**
			Total	***420***

Table IV.3 – **Number of isolated bacterial strains placed in the collection.**
R. soil*: rhizospheric soil.*

The 420 bacterial strains were screened for their resistance to metals. The analysis assessed bacterial tolerance to 500 ppm of Ni and a metal mixture (50 ppm of Ni, 100 ppm of Mn, 5 ppm of Cr, and 10 ppm of Co). Of the 420 isolated strains, 43 (10.2%) could tolerate 500 ppm Ni and the metal mixture. A total of 19 (44.2%) MR strains were found in *P. gabriellae*, 13 (30.2%) in *G. pruinosa*, and 11 (25.6%) in *P. Semperflorens* (Figure IV.2). For the non-accumulator, most of the MR strains were isolated from the rhizospheric soil (8 out of 11 strains; 72.7%) and only 3 from the roots (3 out of 11 strains; 27.3%); none of the 11 strains isolated from the leaves were resistant to both metal conditions. For the two Ni-HA, most MR strains were found in the rhizospheric soil with 8 out of 19 (42.1%) originating from *P. gabriellae* and 8 out 13 (61.5%) from *G. pruinosa*. For *P. gabriellae*, the 19 MR strains were found in all compartments: 7 strains (36.8%) in the roots, 8 strains (42.1%) in the rhizospheric soil, and 4 strains in the leaves (21.1%). For *G. pruinosa*, the 13 MR strains were only found in the roots (5 strains, 38.5%) and the rhizospheric soil (8 strains, 61.5%).

The 16S rRNA gene was sequenced for the 43 MR-bacterial strains and compared with the GenBank sequences using the NCBI BLASTn. The 16S rRNA gene sequences were then deposited in the GenBank database under the BioProject XXXXXX and referenced with specific accession numbers (From XXX to YYY). Analysis of the 16S rRNA gene sequences identified 15 genera divided into three phyla (Figure IV.2, Supporting Information S2). The general bacterial distribution is as follows: 37.2% *Pseudomonadota* (16 strains), 37.2% *Bacillota* (16 strains), and 25.6% *Actinomycetota* (11 strains). Major genera representing more than 70% of the MR population included *Bacillus* (14 strains, 32.6%), *Streptomyces* (9 strains, 20.9%), *Burkholderia* (5 strains, 11.6%), and *Paraburkholderia* (4 strains, 9.3%). The other 11 genera—*Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Rhodococcus*, *Paenibacillus*, *Staphylococcus*, *Rhodopseudomonas*, *Sphingomonas*, *Cupriavidus*, *Erwinia*, *Serratia*, and *Luteibacter*—are in the minority, accounting for only 25.3% of the total, with each genus represented by only one strain (2.3% each). Among the dominant genera, only *Streptomyces* and *Bacillus* have been commonly isolated from

each species, while the other genera have been selected only from one species or two for *Burkholderia* (*P. gabriellae* and *G. pruinosa*) (Figure IV.2).

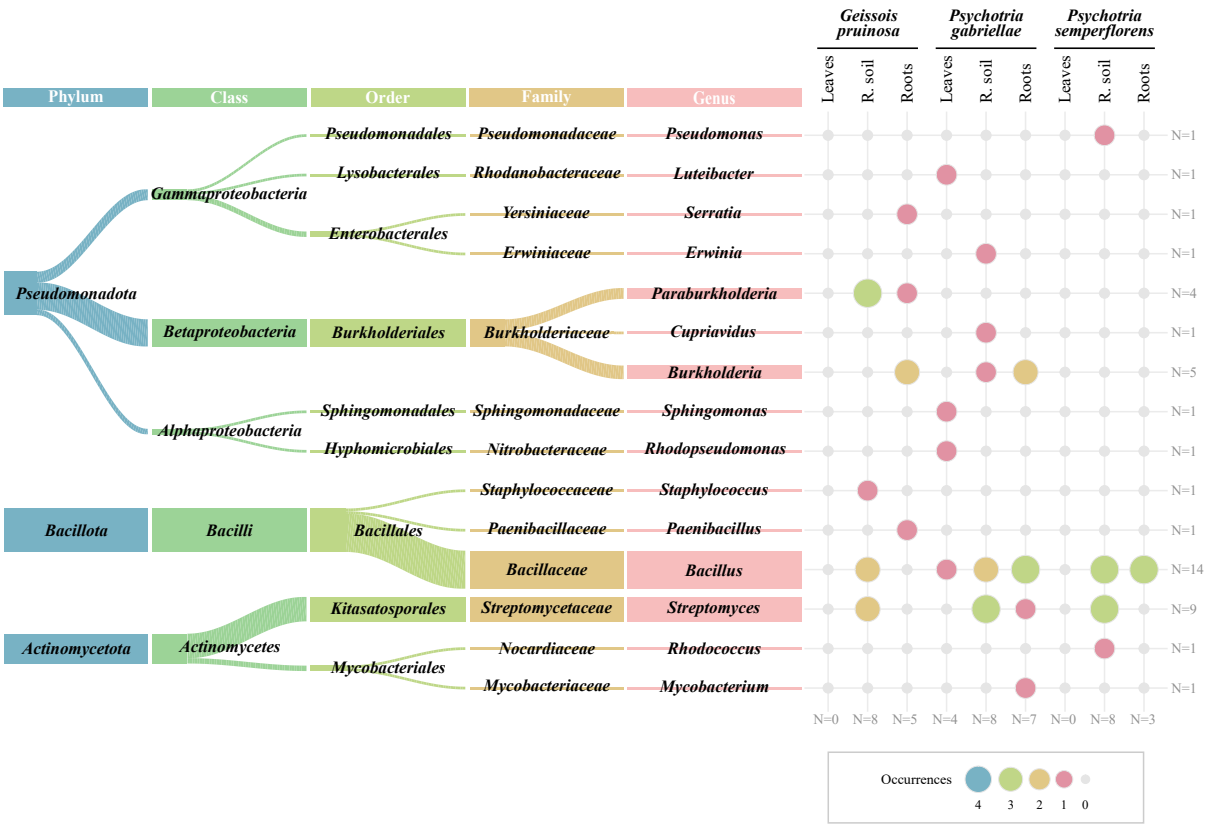


Figure IV.2 – **Taxonomic and host plant distribution of selected metal-resistant bacterial strains.**

***R. soil**: rhizospheric soil; **N**: number of strains by genus (in row) or by compartment and plant (in column).*

IV.4.1.2 Metal-Resistant Fungi

A total of 452 fungal strains were isolated from the roots and leaves of the three selected plant species and stored into a collection for further analysis (Table IV.4).

	Compartments		
Plant species	**Roots**	**Leaves**	**Total**
Geissois pruinosa	78	55	**133**
Psychotria gabriellae	66	50	**116**
Psychotria semperflorens	53	150	**203**
		Total	***452***

Table IV.4 – **Number of isolated fungal strains placed in the collection.**

***R. soil**: rhizospheric soil.*

Of these, 249 strains (55.1%) were isolated from Ni-hyperaccumulators *G. pruinosa* (133 strains; 29.4%) and *P. gabriellae* (116 strains; 25.7%), while 203 strains (44.9%) came from the non-accumulator *P. semperflorens*. About one-third of the strains were extracted from

the leaves of *P. semperflorens* (150 strains). The distribution profile of fungi in the two Ni-hyperaccumulators was nearly identical, with over 56% of cultivable fungi found in the roots.

A total of 452 endophytic fungal strains were screened for their resistance to metals. A total of 36 strains (8%) demonstrated tolerance to two metal exposure conditions: 500 ppm of Ni and a metal mixture (50 ppm of Ni, 100 ppm of Mn, 5 ppm of Cr, and 10 ppm of Co). Among these, *G. pruinosa* hosted most of the MR-fungal selected strains, accounting for 29 out of the 36 strains (80.6%), with a nearly equal distribution across the two analysed compartments (Figure IV.3). In contrast, the other Ni-hyperaccumulator, *P. gabriellae*, contained only 4 strains (11.1%), distributed evenly between the two compartments. Additionally, *P. semperflorens* harbored 3 strains (8.3%) within its leaves.

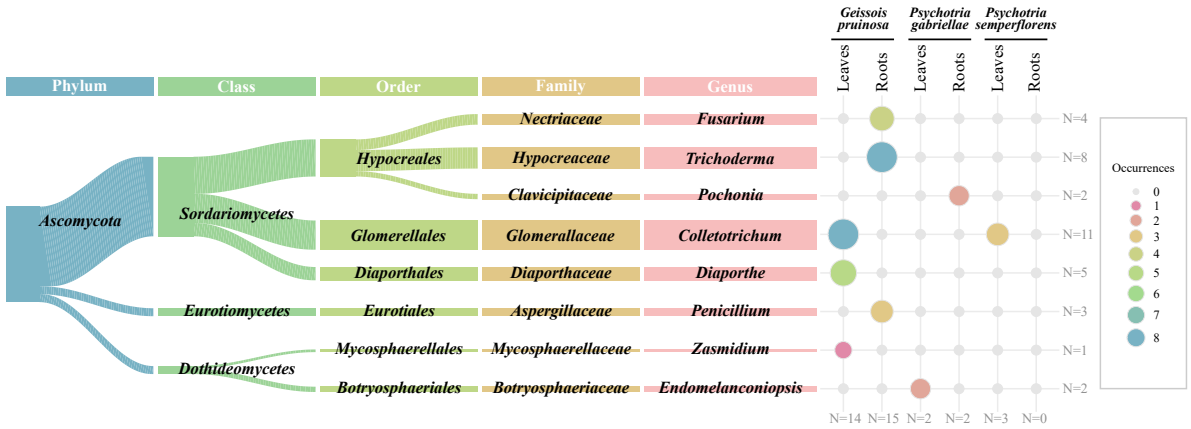


Figure IV.3 – **Taxonomic and host plant distribution of selected metal-resistant fungal strains.**

***N**: number of strains by genus (in row) or by compartment and plant (in column).*

The 5.8S gene and the ITS1 and ITS2 regions of the 36 fungal strains were sequenced. The taxonomic assignments were performed using the NCBI BLASTn. The sequences were deposited in the GenBank database under the BioProject XXXXXX and referenced with specific accession numbers (From XXX to YYY). The results show that the 36 selected fungal strains were divided into eight genera (Figure IV.3, Supporting Information S2), all belonging to the *Ascomycota* phylum: *Colletotrichum* (11 strains; 30.6%), *Trichoderma* (8 strains; 22.2%), *Diaporthe* (5 strains; 13.9%), *Fusarium* (4 strains; 11.1%), *Penicillium* (3 strains; 8.3%), *Pochonia* (2 strains; 5.6%), *Endomelanconiopsis* (2 strains; 5.6%), and *Zasmidium* (1 strain; 2.8%). Most genera are associated with a single plant species, and some are further restricted to specific compartments. For example, the most represented genus, *Colletotrichum*, occurs only in the leaves of *G. pruinosa* and *P. semperflorens*. The *Fusarium*, *Trichoderma*, and *Penicillium* genera are found only in the roots of *G. pruinosa*, while the *Diaporthe* and *Zasmidium* genera are in the leaves. The genera *Endomelanconiopsis* and *Pochonia* were isolated from the leaves

and roots of *P. gabriellae*, respectively.

IV.4.2 Plant-Growth-Promoting Traits of Metal-Resistant Microorganisms

IV.4.2.1 PGP traits, EPS production, and biofilm formation of Metal-Resistant Bacteria

The MR-bacterial strains were screened for their potential for plant-growth promotion. We assessed four PGP traits: the production of siderophores and IAA phytohormone, the fixation of nitrogen (nitrogen reduction), and the solubilisation of phosphate. Among the 43 MR-bacterial strains selected, 49%, 56%, 70%, and 42% tested positive for phosphate solubilisation, nitrogen fixation, and production of siderophores and IAA, respectively (Table IV.5). Eight strains with a maximum PGP score of 4 (i.e., showing all PGP effects) were identified, all isolated from the roots (4 strains) or the rhizospheric soil (4 strains) of the two Ni-HA species, *P. gabriellae* and *G. pruinosa*. Half of these strains were identified as *Burkholderia* sp., isolated from the roots of *G. pruinosa* (Gp02RB05 and Gp02RB13), the roots of *P. gabriellae* (Pg02RB02), and the rhizospheric soil of *P. gabriellae* (Pg02SB12). Two strains were isolated from the rhizospheric soil of *P. gabriellae* and belonged to the *Bacillus* (Pg02SB09) and *Erwinia* (Pg02SB10) genera. The last strains were isolated from *G. pruinosa* rhizospheric soil and roots, belonged to *Paraburkholderia* (Gp01SB01) and *Serratia* (Gp02RB36) genera, respectively. Only the strain Pg05FB13, belonging to the *Rhodopseudomonas* genus, did not exhibit the PGP traits tested; the other strains exhibited a minimum of one PGP trait. Finally, the results showed differences not only between genera but also between strains within the same genus (Figure IV.4).

In the *Bacillus* genus, the most common genus found, the expression profile of the PGP characteristics of MR-bacteria differed depending on the compartment within the same plant and between compartments. In *P. gabriellae*, for example, there were 3 root-associated strains with complementary profiles, displaying 1 to 3 PGP traits (Pg02RB01, Pg02RB04 and Pg02RB11). These strains differed from the two isolates (Pg01SB32 and Pg02SB09) found at the rhizospheric soil level, one of which possessed all 4 PGP traits (Pg02SB09). Some strains exhibited the same profile independently of the Ni-HA plant species (Gp02SB08 and Pg01SB32) or the compartments of the plant (Pg05FB03 and Pg01SB32). Compared to *P. gabriellae*, the *Bacillus* sp. (6 strains) associated with the roots or the rhizospheric soil of *P. semperflorens* (nA), were very similar except one strain (Ps04SB28, 2 PGP traits), and showed a unique PGP trait: siderophore production. In the *Burkholderia* genus, which had the highest number of strains for the maximum PGP expression score, the PGP profiles were similar regardless of the Ni-HA plants or the extraction compartment (roots or rhizospheric soil); except for one strain concerning the solubilisation of phosphate (Pg02RB09). In *G. pruinosa*, three *Paraburkholderia* strains (Gp01RB14, Gp01SB08, and Gp01SB11) found in the roots or

the rhizospheric soil did not produce IAA.

Table IV.5 – **Plant-growth-promoting traits of metal-resistant bacterial strains.**

		Source		PGP traits*				
ID sample	**Microbiota type**	**Plant**	**Compartment**	**P**	**N**	**Sid.**	**IAA**	**PGP score****
Pg05FB03	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	+	+	-	-	2
Gp01SB06	*Bacillus sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	+	+	+	-	3
Gp02SB08	*Bacillus sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	+	+	-	-	2
Pg01SB32	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	+	-	-	2
Pg02RB01	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	+	-	-	+	2
Pg02RB04	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	+	+	+	-	3
Pg02RB11	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	-	+	-	1
Pg02SB09	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	+	+	+	4
Ps02RB02	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Roots	-	-	+	-	1
Ps02RB04	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Roots	-	-	+	-	1
Ps03RB03	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Roots	-	-	+	-	1
Ps04SB06	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
Ps04SB08	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
Ps04SB28	*Bacillus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	+	-	+	-	2
Gp02RB05	*Burkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	+	+	+	+	4
Gp02RB13	*Burkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	+	+	+	+	4
Pg02RB02	*Burkholderia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	+	+	+	+	4
Pg02RB09	*Burkholderia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	+	+	+	3
Pg02SB12	*Burkholderia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	+	+	+	4
Pg02SB04	*Cupriavidus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	-	+	+	+	3
Pg02SB10	*Erwinia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	+	+	+	4
Pg05FB08	*Luteibacter sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	-	+	-	-	1
Pg02RB12	*Mycobacterium sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	+	-	-	1
Gp02RB20	*Paenibacillus sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	+	2
Gp01RB14	*Paraburkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	+	+	+	-	3
Gp01SB01	*Paraburkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	+	+	+	+	4
Gp01SB08	*Paraburkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	+	-	+	-	2
Gp01SB11	*Paraburkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	+	+	+	-	3
Ps03SB01	*Pseudomonas sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	+	-	+	-	2
Ps01SB06	*Rhodococcus sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
Pg05FB13	*Rhodopseudomonas sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp02RB36	*Serratia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	+	+	+	+	4
Pg04FB07	*Sphingomonas sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	-	+	-	-	1
Gp01SB04	*Staphylococcus sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	-	-	-	+	1
Gp01SB02	*Streptomyces sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	-	-	-	+	1
Gp01SB16	*Streptomyces sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	-	+	+	+	3
Pg01SB08	*Streptomyces sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	-	+	+	+	3
Pg01SB26	*Streptomyces sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	-	-	+	2
Pg02RB07	*Streptomyces sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	-	-	+	1
Pg02SB01	*Streptomyces sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	+	+	+	-	3
Ps04SB07	*Streptomyces sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
Ps04SB15	*Streptomyces sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
Ps04SB16	*Streptomyces sp.*	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil	-	-	+	-	1
			Total (%)	**21 (49%)**	**24 (56%)**	**30 (70%)**	**18 (42%)**	

**__P__: phosphate solubilisation; __N__: nitrogen fixation; __Sid.__: siderophore production; __IAA__: indole-3-acetic acid production. **__PGP score__: number of PGP traits by strain.*

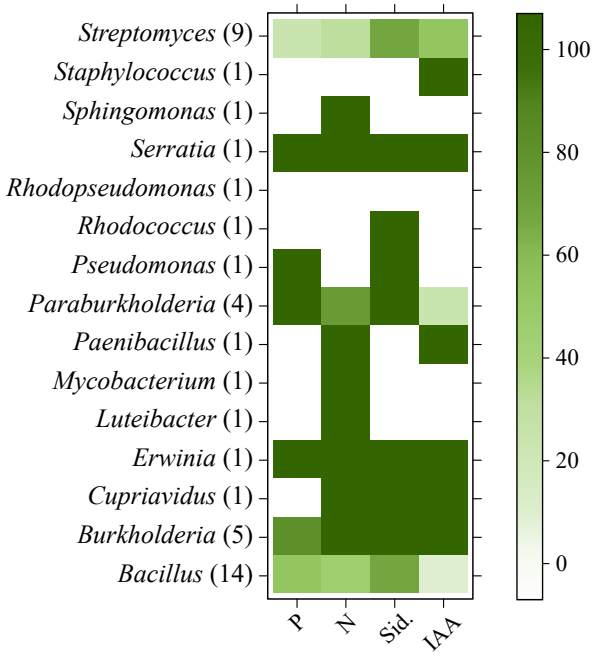


Figure IV.4 – **Heatmap illustrating the percentage of metal-resistant bacterial strains per genus (rows) that tested positive for each plant growth-promoting trait (columns).**

*A value of 100% indicates that all strains of the corresponding genus tested positive for the trait, while 0% indicates that none did. Tests include phosphate solubilisation (**P**), nitrogen fixation (**N**), siderophore production (**Sid.**), and indole-3-acetic acid production (**IAA**). In brackets: the number of strains affiliated to each genus (following genus labels).*

The stress-reducing and growth-enhancing effects of MR-PGP bacteria are based on complex mechanisms involving multiple pathways, including those used by the microorganisms themselves to cope with stress, such as the production of EPS or biofilm formation. Of the MR bacteria showing PGP traits, only those with a PGP score of 4 were tested for their ability to produce EPS and form biofilms. These EPS production and biofilm formation capacities were then tested both in the presence and in absence of metals on a subset of 8 bacteria isolated from the root or the rhizospheric soil of both Ni-hyperaccumulator species: 4 *Burkholderia* sp. (Gp02RB05, Gp02RB13, Pg02RB02, and Pg02SB12), 1 *Bacillus* sp. (Pg02SB09), 1 *Erwinia* sp. (Pg02SB10), 1 *Paraburkholderia* sp. (Gp01SB01), and 1 *Serratia* sp. (Gp02RB36). Only 1 strain (Gp02RB36), isolated from the roots of *G. pruinosa* and identified as *Serratia* sp., was able to form biofilms both in the presence and absence of metals; none of the other strains were able to form biofilms under both conditions (Table IV.6). This strain was also identified as an EPS producing bacteria in absence of metal.

Out of the 8 selected strains, 6 produced EPS under free metal conditions: 4 strains were isolated from *G. pruinosa*, belonging to the genera *Paraburkholderia* (Gp01SB01), *Burkholderia* (Gp02RB05 and Gp02RB13), and *Serratia* (Gp02RB36), and 2 strains were isolated from *P. gabriellae*, belonging to the genera *Burkholderia* (Pg02RB02) and *Erwinia* (Pg02SB10). Among these 6 strains, only 1 strain, belonging to the *Paraburkholderia* genus (Gp01SB01) and 3 strains belonging to the *Burkholderia* genus (Gp02RB05, Gp02RB13, and Pg02RB02) retained the ability to produce EPS in the presence of metals.

Table IV.6 – **Biofilm formation and EPS production capacities of MR-PGP bacterial strains in the absence (M-) and presence (M+) of metals.**

		Source		Biofilm formation*		EPS production*	
ID Sample	**Microbiota type**	**Plant**	**Compartment**	**M-**	**M+**	**M-**	**M+**
Gp01SB01	*Paraburkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil	-	-	+	+
Gp02RB05	*Burkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	-	+	+
Gp02RB13	*Burkholderia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	-	+	+
Gp02RB36	*Serratia sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	+	+	+	-
Pg02RB02	*Burkholderia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	-	+	+
Pg02SB09	*Bacillus sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	-	-	-	-
Pg02SB10	*Erwinia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	-	-	+	-
Pg02SB12	*Burkholderia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil	-	-	-	-

**Metal mixture composed of 50 ppm of Ni, 100 ppm of Mn, 5 ppm of Cr, and 10 ppm of Co.*

IV.4.2.2 PGP traits of Metal-Resistant Fungi

Out of the 36 MR-fungal strains examined, 6 strains (16.7%) received a PGP score of 3. These 6 fungi (Gp01FCH13, Gp05FCH01, Gp05FCH07, Gp05FCH09, Ps04FCH23, and Ps04FCH24) were isolated from the leaves of *G. pruinosa* (Ni-HA; 4 strains) and *P. semperflorens* (nA; 2 strains). All were identified as *Colletotrichum* sp. (Table IV.7). None of the strains obtained a PGP score of 4, as none of the 36 MR-fungal strains tested could solubilise phosphate. A total of 7 strains (19%), isolated from the leaves of *G. pruinosa* (5 strains) and *P. semperflorens* (2 strains), produced IAA and belonged to *Colletotrichum* genus. Eighteen strains (50%) were positive for siderophore production, regardless of the extracted plant or the compartments. They belonged to (i) *Colletotrichum* sp. (8 and 3 strains from the leaves of *G. pruinosa* and *P. semperflorens*, respectively), (ii) *Fusarium* sp. (4 strains from the roots of G. pruinosa), (iii) two strains belonging to *Trichoderma* sp. and *Zasmidium* sp. from the roots and the leaves of *G. pruinosa*, respectively, and (iv) only one strain isolated from the roots of *P. gabriellae*, which belonged to *Pochonia* sp. Twenty-one (58%) fungi were ammonia producers. They were isolated from *G. pruinosa* in the majority (18 strains; 5 from the leaves and 13 from the roots) and belong to *Trichoderma* sp. (8 strains from the roots), *Collechotricum* sp. (5 strains from the leaves), and *Fusarium* sp. (3 strains from the roots). The last three ones were identified as *Collechotrichum* sp. and were isolated from the leaves of *P. semperflorens*.

In summary, 58%, 50%, and 19% of the strains tested positive for ammonia, siderophore, and IAA production, respectively (Table IV.7). IAA production was detected only in *Colletotrichum* genus isolated from the leaves of *G. pruinosa* (Ni-HA) and *P. semperflorens* (nA). Ammonia and/or siderophore production were observed in selected endophytes from the roots and leaves of all plant species. The results revealed differences in PGP traits among different genera found in the same plant compartments. For instance, the leaves of *G. pruinosa* hosted *Colletotrichum* sp., which exhibited 1 to 3 PGP traits. In contrast, *Diaporthe* sp. displayed no

PGP traits. Moreover, the same genus exhibited variability in PGP traits, even when hosted by the same plant. This was notably evident in the *Trichoderma*, *Fusarium*, and *Colletotrichum* genera (Figure IV.5). Lastly, 9 of the selected strains did not exhibit any of the PGP traits that were evaluated.

Table IV.7 – **Plant-growth-promoting traits of metal-resistant fungal strains.**

		Source		PGP traits*				
ID sample	**Microbiota type**	**Plant**	**Compartment**	**P**	**N**	**Sid.**	**IAA**	**PGP score****
Gp01FCH01	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	+	+	2
Gp01FCH13	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	+	+	+	3
Gp02FCH01	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	+	-	1
Gp02FCH02	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	+	-	1
Gp02FCH03	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	+	+	-	2
Gp05FCH01	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	+	+	+	3
Gp05FCH07	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	+	+	+	3
Gp05FCH09	*Colletotrichum sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	+	+	+	3
Ps04FCH23	*Colletotrichum sp.*	*Psychotria semperflorens*	Leaves	-	+	+	+	3
Ps04FCH24	*Colletotrichum sp.*	*Psychotria semperflorens*	Leaves	-	+	+	+	3
Ps01FCH09	*Colletotrichum sp.*	*Psychotria semperflorens*	Leaves	-	+	+	-	2
Gp01FCH02	*Diaporthe sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp01FCH03	*Diaporthe sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp01FCH04	*Diaporthe sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp01FCH07	*Diaporthe sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp01FCH08	*Diaporthe sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	-	-	0
Pg02FCH03	*Endomelanconiopsis sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	-	-	-	-	0
Pg05FCH12	*Endomelanconiopsis sp.*	*Psychotria gabriellae*	Leaves	-	-	-	-	0
Gp01RCH01	*Fusarium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	+	-	2
Gp01RCH25	*Fusarium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	+	-	2
Gp02RCH05	*Fusarium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	-	+	-	1
Gp02RCH07	*Fusarium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	+	-	2
Gp01RCH02	*Penicillium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH13	*Penicillium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp06RCH02	*Penicillium sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	-	-	-	0
Pg02RCH06	*Pochonia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	-	-	-	0
Pg02RCH20	*Pochonia sp.*	*Psychotria gabriellae*	Roots	-	-	+	-	1
Gp01RCH06	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH07	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	+	-	2
Gp01RCH10	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH14	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH17	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH23	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH24	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp01RCH30	*Trichoderma sp.*	*Geissois pruinosa*	Roots	-	+	-	-	1
Gp06FCH02	*Zasmidium sp.*	*Geissois pruinosa*	Leaves	-	-	+	-	1
			Total (%)	**0 (0%)**	**21 (58%)**	**18 (50%)**	**7 (19%)**	

**__P__: phosphate solubilisation; __N__: ammonia production; __Sid.__: siderophore production; __IAA__: indole-3-acetic acid production. **__PGP score__: number of PGP traits by strain.*

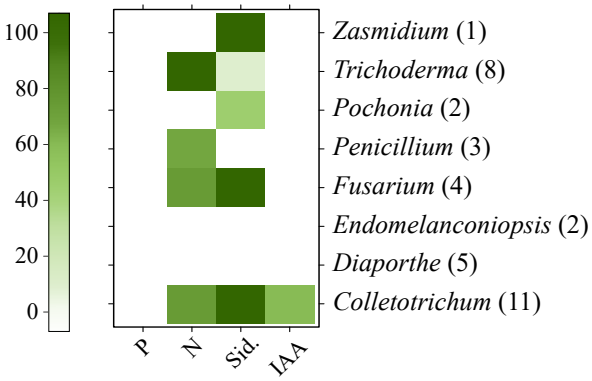


Figure IV.5 – **Heatmap illustrating the percentage of metal-resistant fungal strains per genus (rows) that tested positive for each plant growth-promoting trait (columns).**

*A value of 100% indicates that all strains of the corresponding genus tested positive for the trait, while 0% indicates that none did. Tests include phosphate solubilisation (**P**), ammonia production (**N**), siderophore production (**Sid.**), and indole-3-acetic acid production (**IAA**). In Brackets: the number of strains affiliated to each genus (following genus labels).*

IV.5 Discussion

Microbial communities play a crucial role in helping plants cope with edaphic constraints by providing growth-promoting factors and mitigating various stresses. In metalliferous environments, plant-associated microbiotas are believed to influence both metal hyperaccumulation and exclusion in metallophytes (Thijs et al., 2017). Microorganisms such as bacteria and fungi can exhibit metal resistance and modulate the bioavailability of metal ions in soils. These metal-resistant (MR) microorganisms are closely associated with metallophyte species and metalliferous soils, which represent preferential niches for their emergence and persistence (Pal et Paul, 2022). Harnessing MR microorganisms with plant-beneficial properties offers valuable opportunities for ecological restoration, particularly in New Caledonia, where the rehabilitation of mining sites remains a pressing issue (Losfeld et al., 2015b). Understanding the resistance mechanisms of MR plant-beneficial microorganisms (MR-PBM) and their interactions with host plants could assist in the development of more efficient ecological restoration and/or bio-augmented phytoremediation or bioremediation strategies.

In this context, we investigated for the first time the cultivable microbiota—comprising both bacteria and fungi—associated with three endemic plant species growing on ultramafic soils in New Caledonia: *Geissois pruinosa* (Ni-hyperaccumulator, Ni-HA), *Psychotria gabriellae* (Ni-HA), and *Psychotria semperflorens* (non-accumulator, nA). These species display distinct adaptive strategies towards Ni, which may favour the selection of plant-beneficial microorganisms (PBM) with unique metal tolerance traits. To identify cultivable MR-PBM, bacteria and fungi were selected based on their ability to grow on media supplemented with 500 ppm of Ni or a mixture of metals representative of natural contaminations commonly found in New Caledonia (Bonaventure et al., 2024). The selected MR strains were then screened for four key plant-growth-promoting (PGP) traits relevant for future applications on ultramafic soils: siderophore production, indole-3-acetic acid (IAA) synthesis, phosphate solubilisa-

tion, and nitrogen fixation or ammonium production. Additionally, exopolysaccharide (EPS) production or biofilm formation was assessed in MR bacteria displaying the maximum PGP score (i.e., positive for all four tested traits).

IV.5.1 Beneficial Bacterial Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA)

Over the past two decades, interest has grown in bacterial communities inhabiting extreme environments, particularly those associated with ultramafic soils and metallophytes. Of particular interest are MR bacteria living in the rhizosphere or within metallophytes, notably hyperaccumulators. Many plant-associated bacteria have been shown to benefit their host. In this study, we focused on endospheric and rhizospheric MR-PGP bacteria from two Ni-hyperaccumulators (*P. gabriellae* and *G. pruinosa*) and one non-accumulator (*P. semperflorens*) plant species growing on New Caledonian ultramafic soils. Among the 420 bacterial isolates from these plants, 43 strains (10.2%) exhibited resistance to 500 ppm of Ni and to a metal mixture (50 ppm of Ni, 100 ppm of Mn, 5 ppm of Cr, 10 ppm of Co). Over 70% of these resistant strains were associated with the hyperaccumulator plants, predominantly from their rhizospheric soils (42.1% and 61.5% for *P. gabriellae* and *G. pruinosa*, respectively). These findings support previous studies linking hyperaccumulators with increased abundance of metal-resistant soil bacteria (Schlegel et al., 1991; Becerra-Castro et al., 2009; Mengoni et al., 2009; Álvarez López et al., 2016). The selected MR strains belonged to three phyla: *Actinomycetota* (25.6%), *Bacillota* (37.2%), and *Pseudomonadota* (37.2%)—also known as *Actinobacteria*, *Firmicutes*, and *Proteobacteria*, respectively. These phyla have already been reported as dominant in New Caledonian ultramafic substrates (Gourmelon et al., 2016; Ripoll et al., 2025), with *Proteobacteria* notably dominant in both above- and below-ground compartments of *P. gabriellae* and *P. semperflorens* (Dijoux et al., 2025). Analysis of 16S rRNA gene sequences identified 15 genera across the three phyla, with *Bacillus* (32.6%), *Streptomyces* (20.9%), *Burkholderia* (11.6%), and *Paraburkholderia* (9.3%) representing over 70% of the selected isolates, mostly from rhizospheric soils and roots. These genera are well documented for their metal resistance (Supporting Information S3), and many have been associated with hyperaccumulator species worldwide, including *Alyssum* spp., *Noccaea caerulescens*, *Sedum alfredii*, *Solanum nigrum*, *Pteris multifidi*, and *Brassica juncea* (Visioli et al., 2015). Interestingly, the *Paraburkholderia* selected strains were exclusively isolated from the rhizospheric soil and roots of *G. pruinosa*. This recently recognised genus has been described in diverse environments, including plant tissues and rhizospheres (Vio et al., 2020). Notably, *Paraburkholderia ultramafica*—a multi-metal-resistant species—was previously isolated from the roots of *Costularia* spp. in ultramafic soils in New Caledonia (Gonin et al., 2013; Guentas et al., 2016; Bourles et al., 2020a). Overall, all genera identified

here have been reported as metal-resistant in earlier studies and may hold potential for bioremediation applications (Supporting Information S3).

MR-rhizospheric and endophytic bacteria enhance plant growth on ultramafic soils by mitigating metal toxicity and improving nutrient availability (Visioli et al., 2015; Benizri et Kidd, 2018). They promote plant growth through mechanisms such as siderophore production, phosphate solubilisation, and nitrogen fixation, making them valuable for agriculture, ecological restoration, and bioremediation (Khatoon et al., 2020; Ansari et al., 2023; Sharma et al., 2024a). Endophytes, in particular, contribute to environmental resilience and agroecosystem sustainability (Wang et al., 2022; Govin et al., 2023; Muhammad et al., 2024). In the present study, nearly all of the 43 MR strains exhibited one or more PGP traits, potentially supporting plant growth and metal tolerance, except for a single *Rhodopseudomonas* strain (Pg05FB13) isolated from *P. gabriellae* leaves. This observation aligns with earlier findings (Supporting Information S3), although Ge et Zhang (2019) did report multiple PGP activities for a *Rhodopseudomonas palustris* G5 strain. A high proportion (70%) of MR strains produced siderophores. These strains belong to genera already recognised for this capacity (Supporting Information S3): *Streptomyces*, *Serratia*, *Rhodococcus*, *Pseudomonas*, *Paraburkholderia*, *Erwinia*, *Cupriavidus*, *Burkholderia*, and *Bacillus*. Siderophores, specialised metabolites facilitating iron acquisition—an essential nutrient for both plants and microorganisms—can also bind other metal ions such as Co, Ni, and Mg, modulating their toxicity and bioavailability (Ahmed et Holmström, 2014; Gomes et al., 2024). Their production likely represents an adaptive strategy to thrive in ultramafic soils while enhancing plant nutrient uptake and growth. Nevertheless, further experiments are needed to explore this hypothesis, such as a kinetic study of siderophore production as a function of a metal concentration gradient and greenhouse assays. Regarding nitrogen fixation, 56% of the MR strains converted atmospheric nitrogen into plant-available forms. Nitrogen is an essential nutrient for plants, contributing to the synthesis of many key cellular components. While most plants absorb nitrogen as nitrates produced by soil nitrifying bacteria from ammonium fixed by free-living diazotrophs, some also benefit from symbiotic associations with N-fixing bacteria—although only a small fraction of diazotroph species form such partnerships (Santoyo et al., 2021). Here, the selected N-fixing bacteria were isolated exclusively from Ni-hyperaccumulators and belong to *Bacillus*, *Burkholderia*, *Paraburkholderia*, *Streptomyces*, *Cupriavidus*, *Erwinia*, *Luteibacter*, *Mycobacterium*, *Paenibacillus*, *Sphingomonas*, and *Serratia*. Notably, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Paraburkholderia*, and *Pseudomonas* are well-documented N-fixers (Shin et al., 2016). No N-fixers were isolated from *P. semperflorens*. The majority were recovered from rhizospheric soil (12), followed by roots (9), and leaves (3). These bacteria play a key role in nitrogen supply, especially in nutrient-deficient ultramafic soils, and have potential as biofertilisers (Khatoon et al., 2020; Nag et al., 2020; Patel et Patel, 2023). Phos-

phate, essential for plant metabolism, is often poorly available in ultramafic soils due to its retention by iron and aluminium oxides (Gobat et al., 2010). Half of the MR strains (21) demonstrated phosphate-solubilising capacity. These belong to *Bacillus*, *Paraburkholderia*, *Burkholderia*, *Streptomyces*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, and *Serratia* genera, previously identified as phosphate solubilisers (Kumar et Shastri (2017), Supporting Information S3). Most strains originated from rhizospheric soil (13), followed by roots (7), and leaves (1). Only two phosphate-solubilising strains were recovered from *P. semperflorens*. Lastly, phytohormone (IAA) production, known to regulate root growth and alleviate metal stress (Vacheron et al., 2013; Singh et Prasad, 2015; Grover et al., 2021), was detected in 42% (18) of the MR bacterial strains. These included *Streptomyces*, *Staphylococcus*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Paraburkholderia*, *Cupriavidus*, *Erwinia*, *Paenibacillus*, and *Serratia*; all isolated from the rhizosphere or roots of the Ni-hyperaccumulators. Several of these genera, such as *Bacillus*, *Burkholderia*, and *Paraburkholderia*, are well-established IAA producers (Supporting Information S3). As suggested by Khatoon et al. (2020) and Etesami et Glick (2024), IAA-producing bacteria could be valuable biofertiliser candidates for promoting plant growth and mitigating heavy metal stress.

MR bacteria employ several strategies to cope with metal stress, notably EPS production and biofilm formation, which can enhance their tolerance by adsorbing or transforming toxic ions and protecting microbial cells (Gupta et Diwan, 2017). Biofilm formation helps bacteria cope with environmental stress while supplying nutrients. Composed mainly of EPS, proteins, DNA, and lipids, biofilms—along with EPS production—are key metal resistance strategies in genera such as *Burkholderia* s.l., *Paraburkholderia*, *Bacillus*, *Erwinia*, and *Serratia*. In our study, we assessed these capacities among the 8 MR-PGP strains with a maximum PGP score of 4. Among them, only *Serratia* sp. Gp02RB36 formed a biofilm with or without metals and produced EPS only without metals. A previous study documented biofilm formation and its stimulation by cadmium in *Serratia marcescens* KMR-3 (Zhu et al., 2022), while other studies reported the production of metal-interacting EPS by *Serratia* spp. strains (Zanetti et al., 2022; Leng et al., 2023). All *Burkholderia* strains isolated from hyperaccumulator roots consistently produced EPS, regardless of metal presence, but did not form biofilms. In contrast, the *Burkholderia* Pg02SB12 strain from *P. gabriellae* rhizosphere exhibited neither trait. The *Paraburkholderia* strain Gp01SB01 from *G. pruinosa* soil produced EPS without biofilm formation, consistent with its genus' known resistance mechanism via EPS (Achouak et al., 1999; Suárez-Moreno et al., 2012; Bourles et al., 2020a, 2024). The *Bacillus* isolate showed neither capacity, although both traits are reported in this genus (Supporting Information S3). Lastly, the MR *Erwinia* Pg02SB10 strain from the *P. gabriellae* rhizosphere produced EPS only in the absence of metals and did not form biofilm. Since this strain is resistant to metal, we can infer that it employs other metal resistance mecha-

nisms to thrive in the high-metal-content rhizospheric soil of *P. gabriellae*. Beyond bacterial protection, EPS plays a pivotal role in phytoremediation by complexing metals, reducing their bioavailability, and alleviating both bacterial and plant metal stress (Gupta et Diwan, 2017). It fosters plant-bacteria interactions (Bhagat et al., 2021), improves plant tolerance to environmental stress (Liu et al., 2020b; Fu et Yan, 2023), and contributes to phytostabilisation (Alkorta et al., 2010; Bourles et al., 2024). Additionally, EPS enhances soil structure, water retention, nutrient uptake (Vejan et al., 2016), and participates in phosphate solubilisation (Yi et al., 2008; Bourles et al., 2024). Altogether, these findings confirm the potential of EPS-producing MR-PGP bacteria as promising biotools for phytoremediation, sustainable agriculture, and ecological restoration strategies (Ansari et al., 2023; Kaur et Karnwal, 2023).

The ability of the selected strains to tolerate high metal concentrations, produce EPS, form biofilms, and exhibit multiple PGP traits suggests promising plant-bacteria associations. This is particularly relevant in the rhizosphere of our two Ni-HA species, where eight isolated strains were both metal-resistant and displayed all four tested PGP traits. These strains belong to the *Bacillus*, *Burkholderia*, *Erwinia*, *Paraburkholderia*, and *Serratia* genera, all previously proposed as candidates for bioremediation and/or biofertilisation (subsection C.2.3). For instance, Saran et al. (2020) demonstrated the positive effect of *Bacillus* spp. on the phytoextraction and phytostabilisation of Cd and Pb by *Helianthus annuus*. *Burkholderia* spp. have also been reported to enhance the phytoextraction of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in Sorghum, and act as phytostimulators in Sorghum, tomato, and *Oryza sativa* under metal stress (Gonin et al., 2013; Basak et al., 2024; Janaki et al., 2024). Strains affiliated with the *Paraburkholderia* genus appear suitable for metal stabilisation in soil, notably through EPS production (Gonin et al., 2013; Bourles et al., 2024). Similarly, several *Serratia* spp. have shown potential for metal bioremediation and phytostimulation (Marrero et al., 2009; Hrynkiewicz et al., 2015; Kotoky et al., 2019; Díaz et al., 2022). Lastly, Sagar et al. (2018) reported beneficial effects of *Erwinia* inoculation on wheat growth. These results are particularly significant since the rhizosphere is a key zone for nutrient assimilation and metal uptake, potentially facilitated by specific microbial partnerships (Kidd et al., 2017). Precise identification of these MR-bacterial strains is now required. In addition, greenhouse experiments should be conducted to confirm their PGP capacities, their role in seedling establishment under metal stress, and their effect on metal uptake by plants.

IV.5.2 Beneficial Fungal Microbiota of *G. gabriellae* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA)

This study focused on endophytic fungi isolated from roots and leaves of endemic metallophyte species from New Caledonia. Endophytes colonise plant tissues without causing

harm and sporulate upon host tissue death. They are reported in almost all plant species worldwide (Verma et al., 2022) and classified into four groups based on colonisation patterns and transmission modes (Rodriguez et al., 2009). We selected 36 strains resistant to both 500 ppm of Ni and a metal mixture. All belonged to the *Ascomycota* phylum, which is known to dominate fungal communities in several New Caledonian ultramafic soils and *Psychotria* spp. tissues (Gourmelon et al., 2016; Dijoux et al., 2025; Ripoll et al., 2025). It is represented by 8 genera: *Colletotrichum*, *Trichoderma*, *Diaporthe*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Pochonia*, *Endomelanconiopsis*, and *Zasmidium*. Most of these genera can be classified as class II (colonising roots and aerial parts, transmitted both vertically and horizontally) or class III endophytes (restricted to leaves, with horizontal transmission only) (Rodriguez et al., 2009). In many cases, some overlap between classes has been noted (Baron et Rigobelo, 2022). Interestingly, we have selected five *Diaporthe* sp. and one *Zasmidium* sp. from the leaves of *G. pruinosa* that cannot be classified. The *Diaporthe* genus, commonly found as endophyte, saprobe, or pathogen, has been reported as a biomarker in *P. gabriellae* leaves (Dijoux et al., 2025); though absent from our *P. gabriellae* selected isolates. *Zasmidium*, previously described as a benign epiphyte (González-Montiel et al., 2020), is, to our knowledge, reported here for the first time as multi-metal resistant, alongside *Endomelanconiopsis*. This high level of metal resistance may be linked to their endophytic lifestyle within the leaves of New Caledonian Ni-hyperaccumulators, where they are naturally exposed to elevated internal Ni concentrations. Several of the genera we identified are known for their metal resistance and have often been isolated from contaminated environments or metallophyte hosts (Supporting Information S3). Like PGP bacteria, MR endophytic fungi (MR-EF) are valuable bioinoculants for plant growth and ecological restoration (Baron et Rigobelo, 2022; Zenteno-Alegría et al., 2024). Beyond their metal resistance, they enhance plant stress tolerance, stimulate biomass production, and provide protection against pathogens (Ebadi et Ebadi, 2024). Many also serve as biofertilisers or metal biosorbents due to efficient detoxification mechanisms (Oladipo et al., 2018; Văcar et al., 2021). For instance, recent reviews have highlighted *Fusarium*, a genus rich in endophytes, as particularly promising for bioremediation (Sánchez, 2024), while *Trichoderma* spp. help plants cope with environmental stress, promote growth, and antagonise plant pathogens (Rojas López-Menchero et al., 2024; Zenteno-Alegría et al., 2024). It would now be valuable to investigate the metal accumulation and detoxification strategies employed by these strains to develop applied biotechnological solutions.

Apart from metal resistance, the selected MR-EF strains exhibited one or more PGP traits, including IAA, siderophore, and ammonia production. Their combined PGP and metal resistance potential makes them valuable candidates for applications in metal-contaminated agricultural systems and restoration projects. Previous studies have shown that endophytes from metallophyte plants often display strong metal tolerance and can be used in microbial-

assisted phytoremediation (Rosatto et al., 2019). In our assays, most strains produced ammonia (58%) and siderophores (50%), while 19% synthesised IAA. Overall, 75% of the strains exhibited at least one PGP trait. These included *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Pochonia*, *Trichoderma*, and *Zasmidium*, all previously reported as PGP fungi (Supporting Information S3). Ammonia-producing strains mainly belonged to the genera *Colletotrichum* and *Trichoderma* and were isolated from the leaves and roots of Ni-HA plants. Roy et al. (2021) have already described *Colletotrichum* ammonia production. *Trichoderma* is also known to produce ammonium and is recognised for promoting plant protection, growth stimulation, and biofertilisation (Aamir et al., 2020; Contreras-Cornejo et al., 2024). Although our strains were unable to solubilise phosphate, fungal endophytes are generally known to enhance phosphorus acquisition in plants (Supporting Information S3). This discrepancy underlines the need to clarify the metabolic pathways involved (Baron et Rigobelo, 2022). Regarding phytohormones, all IAA-producing strains were associated with *Colletotrichum* genus, and were isolated from *G. pruinosa* leaves. This genus is well documented for its IAA production and use in biofertilisation, phytostimulation, and bioremediation (Supporting Information S3). Lastly, the siderophore-producing strains mainly belonged to *Colletotrichum* genus and were primarily selected from *G. pruinosa* and *P. semperflorens* leaves. Although the precise role of endophytic siderophores remains unclear, some studies suggest a contribution to induced systemic resistance (Card et al., 2016).

Most MR-PGP-EF combine multiple beneficial traits. Seven strains exhibited two traits (siderophore with IAA or ammonia production) and belonged to *Colletotrichum*, *Fusarium*, and *Trichoderma*. Another six strains—all identified as *Colletotrichum* sp.—exhibited all three PGP traits and were isolated from *G. pruinosa* (Ni-HA) and *P. semperflorens* (nA) leaves. These multi-trait MR-EF are particularly promising candidates for phytomanagement applications. Similar *Colletotrichum* strains have already been proposed for use in metal-contaminated sites (Mukherjee et al., 2022). Furthermore, *Penicillium roqueforti* improved metal stress resistance in *Triticum aestivum* via IAA production (Ikram et al., 2018), while *Trichoderma* spp. modulated metal translocation in a host-dependent manner (Cao et al., 2008; Babu et al., 2014; Syed et al., 2023). Based on these findings, we hypothesise that these strains could enhance nutrient acquisition and modulate metal bioavailability through siderophore production, although further experiments are required to confirm this. Accurate strain identification and greenhouse trials will be essential to validate their PGP capacities, their effect on seedling establishment under metal stress, and their influence on metal uptake. It will also be necessary to assess how different host plants respond to these PGP effects under metal constraints.

IV.5.3 Potential of Multi-Microbial Interactions for Enhancing Phytomanagement Strategies

Our study enabled the selection of bacterial and fungal strains with multi-metal resistance and PGP traits. Some of these strains, isolated from the same species and compartment, may exhibit interesting synergistic effects. Indeed, as demonstrated by Cecchi et al. (2021), bacterial and fungal consortia can act synergistically to alleviate metal stress in plants. Notably, several studies have tested the capacities of microbial consortia (including some of the genera identified in the present study) to be suitable for metal bioremediation and phytostimulation (Supporting Information S3). For example, co-inoculation of *Luteibacter* sp. with *Bacillus simplex* or *Pseudomonas fluorescens* improved growth and Cd bioconcentration in *Lathyrus sativus* under Pb and Cd stress (Abdelkrim et al., 2020), while enhancing soil nutrient availability and reducing metal concentrations. Similarly, Syed et al. (2023) reported that *Pseudomonas fluorescens* PGPR-7 combined with *Trichoderma* sp. T-4 reduced Cd stress in *Cicer arietinum* by lowering Cd uptake. *Trichoderma asperella*, in consortia with *Pochonia chlamydosporia* and other fungi, increased Cu, Mn, and Zn accumulation in *Jacaranda mimosifolia* (Farias et al., 2020). Under multi-metal stress, *Rhodopseudomonas palustris* and *Bacillus subtilis* co-inoculation improved Pb and Cd immobilisation in *Oryza sativa* soil (Xiao et al., 2021). Lee et al. (2024) showed *Sphingomonas* sp. PbM2 consortia enhanced Cu and Pb remediation by maize through increased bioconcentration, IAA production, and soil dehydrogenase activity. Lastly, *Fusarium* spp. and *Penicillium cataractum* consortia promoted growth and metal accumulation in *Alocasia calidora* (Hassan et al., 2022).

In future studies, it would be interesting to identify which strains could be tested in consortia to enhance plant growth and metal phytoextraction or phytostabilisation under ultramafic constraints, to support local ecological restoration programmes and/or phytoextraction processes. Precisely, the study by Dijoux et al. (2025) has revealed numerous discriminative genera (biomarkers) that were statistically significant across compartments in each specific microbiota of *Psychotria gabriellae* (Ni-HA) and *P. semperflorens* (nA) populations. Interestingly, most of these discriminative genera were also isolated and selected in the present study for their high metal resistance and PGP abilities (Supporting Information S3): *Sphingomonas* sp., *Mycobacterium* sp., *Colletotrichum* sp., *Diaporthe* sp., *Fusarium* sp., *Penicillium* sp., *Trichoderma* sp., and *Zasmidium* sp. We therefore hypothesised that these strains may contribute to Ni hyperaccumulation and to exclusion phenotypes in *Psychotria* spp. and *G. pruinosa* but also to the growth and development of these species on ultramafic soils. However, further experimental work—specifically systematic testing of the most promising fungal and bacterial strains, alone or in combination, on model plantlets under controlled conditions—is now required to validate their effects on Ni-HA or Ni-exclusion phenotypes,

as well as their potential for developing more efficient phytomanagement strategies.

IV.6 Conclusion

Our study is the first to explore and establish a strain collection of cultivable bacteria and fungi associated with *G. pruinosa* (Ni-HA), *P. gabriellae* (Ni-HA), and *P. semperflorens* (nA), three endemic plant species from the ultramafic ecosystems of New-Caledonia. This work led to the selection of several strains of interest, exhibiting high Ni resistance (500 ppm), diverse potential adaptive strategies to cope with metal stress, and plant-growth-promoting (PGP) traits.

Strains affiliated with the genera *Serratia*, *Paraburkholderia*, *Cupriavidus*, *Erwinia*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Colletotrichum*, *Fusarium*, and *Trichoderma* show promises for ecological restoration due to their ability to withstand high metal pressure and to exhibit multiple PGP traits. Additionally, certain bacterial strains displayed abilities to form biofilm and/or produce EPS in the presence or absence of metals. Further investigations of these by-products could help develop more efficient phytomanagement strategies.

To advance potential applications, it is now crucial to validate the PGP effects through greenhouse assays and further characterise the metal resistance of these strains. Additionally, it is important to determine whether these microorganisms are most effective when applied individually or in consortia. These steps are essential before considering any downstream ecological and/or biotechnological applications.

Overall, our findings highlight the significant potential of the cultivable microbiota associated with New Caledonia's ultramafic flora for microbial-based applications.

IV.7 Supplementary information

IV.7.1 Acknowledgments and Funding

We sincerely thank the Doctoral School of Pacific (EDP) at the University of New Caledonia for supporting this work through a PhD research grant awarded to Julie DIJOUX. This study was funded by a local project supported by CRESICA (Consortium for Research, Higher Education, and Innovation in New Caledonia) as part of the "DEPOLEAU" project, as well as by the Fonds Pacifique through the projects "Pacific Nickelators" (Project N°1795) and "MATRISS" (Project N°2330). We are also grateful to the PIURN (Pacific Island Universities Research Network) for its dedicated funding of the "Pacific Nickelators 2" project. We extend

our gratitude to the University of New Caledonia and the Institute of Exact and Applied Sciences for their continuous support throughout this project. Finally, we would like to warmly thank the South Province as well as the owner of the Mont Koghi site (private property) for granting us permission to collect samples.

IV.7.2 Authors' contribution

Julie Dijoux: Methodology, Investigation, Data Curation, Formal analysis, Visualization, Writing - Original Draft, Writing - Review & Editing. **Léna Chesnais**: Investigation. **Céphas Xuma**: Investigation. **Océane Fogliani**: Investigation. **Adrien Thomas**: Methodology, Investigation. **Chaïa Akhoun**: Methodology, Investigation. **Sarah Gigante**: Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing. **Valérie Medevielle**: Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing. **Alizée Le Floc'h**: Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing. **Linda Guentas**: Conceptualization, Investigation, Writing - Review & Editing, Funding acquisition, Supervision. **Valérie Burtet-Sarramegna**: Conceptualization, Methodology, Investigation, Project administration, Writing - Review & Editing, Funding acquisition, Supervision.

IV.7.3 Data availability

The data that supports the findings of this study are available in the Supporting Information of this article. The microbial sequences are available in the NCBI GenBank® database under BioProject XXXXXX.

IV.8 Résultats complémentaires du chapitre

Les résultats présentés dans l'article de ce chapitre se sont essentiellement focalisés sur les souches isolées de *Psychotria gabriellae*, *P. semperflorens* et *Geissois pruinosa*, résistantes à 500 ppm de Ni ainsi qu'au mélange métallique. Cependant, les souches bactériennes cultivables de *G. racemosa* ont aussi été étudiées et des analyses plus approfondies ont été réalisées sur deux souches bactériennes d'intérêt. Les sections qui suivent présentent ces travaux complémentaires.

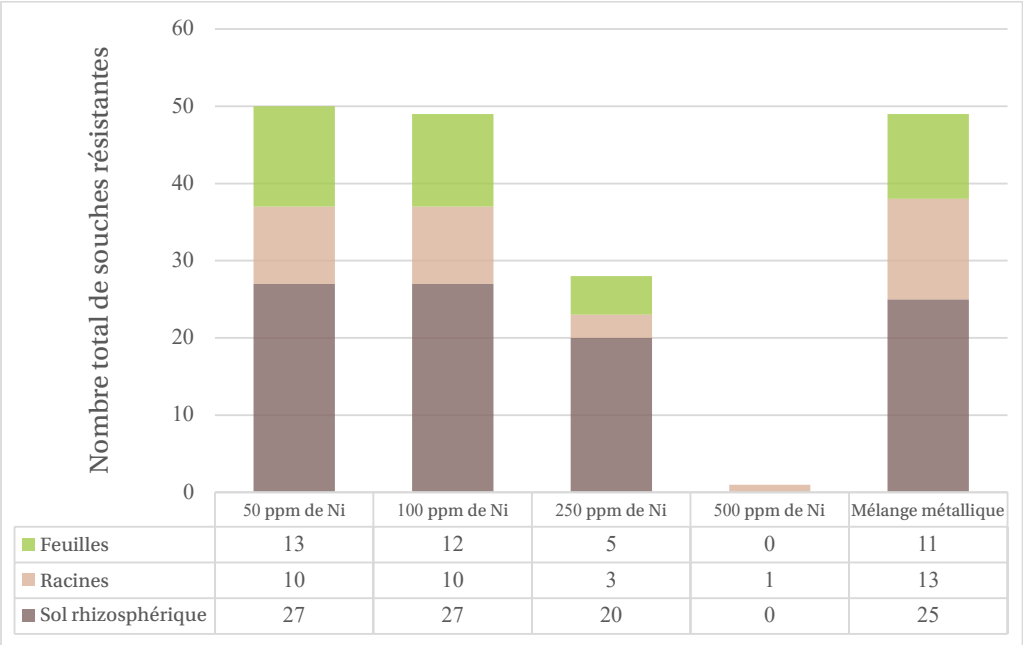
IV.8.1 Étude du souchier bactérien de *Geissois racemosa*

Les bactéries cultivables associées aux sols rhizosphériques et aux racines de *G. racemosa*, ainsi que les endophytes bactériens, ont été isolées à partir de pools selon les mêmes modalités que celles décrites dans l'article (cf., section IV.3.1.1). Au total, 57 souches ont été mises en souchier glycérol à -80 °C. Parmi elles, 28 ont été isolées du sol rhizosphérique, 14 des racines et 15 des feuilles. Quatre souches n'ont pas pu être testées en raison soit d'un défaut de reprise de croissance après cryogénisation, soit d'une contamination de la suspension conservée en souchier. À l'instar des souchiers des trois autres espèces végétales étudiées, les souches bactériennes ont été testées pour leur résistance à 50, 100, 250 et 500 ppm de Ni, ainsi qu'au mélange métallique, selon les mêmes modalités expérimentales (cf., section IV.3.2). Sur les 55 souches testées dans chacune des conditions métalliques, 50 (94%), 49 (92%), 28 (53%), 1 (2%) et 49 (92%) se sont révélées résistantes à 50, 100, 250 et 500 ppm de Ni, et au mélange métallique, respectivement. La figure IV.6 illustre la répartition des souches en fonction de leur niveau de résistance et de leur compartiment d'origine.

Il est intéressant de constater que 92% des bactéries sont capables de résister au mélange métalliques choisi et qu'un peu plus de la moitié (53%) sont capables de résister à 250 ppm de Ni. Ainsi, ces souches, malgré le fait qu'elles aient été isolées à partir d'un environnement non ultramafique, présentent des résistances métalliques intéressantes, non seulement pour le Ni mais aussi pour le Mn, Co, et Cr. Une caractérisation plus approfondie de leurs mécanismes de résistance (e.g., bioaccumulation et production d'EPS) est maintenant nécessaire afin d'évaluer leur potentielle valorisation en bioremédiation (Bourles et al., 2020a).

Enfin, nous avons aussi testé les traits PGP de l'unique souche résistante à toutes les conditions métalliques selon les mêmes modalités expérimentales que celles développées dans l'article (cf., section IV.3.4.1). La souche Gr01RB40, dont l'identification moléculaire par séquençage du gène cible ARNr 16S, rapproche le plus du genre *Rhodococcus* (97,896% de similarité sur NCBI), s'est révélée uniquement positive à la production de sidérophores. Cette caractéristique pourrait potentiellement faire partie des mécanismes déployés par cette

souche pour résister aux métaux. Cependant des analyses complémentaires sont nécessaires pour attester de cette hypothèse ; comme par exemple une étude cinétique de la production de sidérophores en fonction d'un gradient de concentration de métal.



	50 ppm de Ni	100 ppm de Ni	250 ppm de Ni	500 ppm de Ni	Mélange métallique
Feuilles	13	12	5	0	11
Racines	10	10	3	1	13
Sol rhizosphérique	27	27	20	0	25

Figure IV.6 – **Résultats des tests de résistance effectués sur le souchier bactérien de *G. racemosa*.**
*Composition du **mélange métallique** : 50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co.*
***ppm** = partie par million.*

IV.8.2 Essai de bioaccumulation des métaux par la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01

Dans le cadre de la caractérisation moléculaire des bactéries isolées à partir des feuilles de *G. pruinosa*, nous avons constaté une très forte proportion de souches morphologiquement semblables, identifiées comme *Bacillus* sp., avec un total de 36 souches sur 44 isolées du compartiment foliaire. Ce constat nous a conduit à nous interroger sur la présence éventuelle de clones de souches appartenant au genre *Bacillus* et, pour vérifier cette hypothèse, nous avons élargi l'analyse à l'ensemble des souches de ce genre isolées chez les deux espèces hyperaccumulatrices (*G. pruinosa* et *P. gabriellae*). Ce choix a été restreint à ces deux espèces, pour lesquelles les identifications moléculaires par séquençage Sanger étaient les plus avancées à ce stade. Quarante-quatre des souches isolées des deux espèces hyperaccumulatrices ont pu être analysées par RAPD (*random amplified polymorphic DNA*) : 30 provenant de *G. pruinosa* et 14 de *P. gabriellae*. Les souches non testées correspondent à celles dont la croissance n'avait pas repris lors des tests. Les amorces utilisées sont les suivantes (Guentas et al., 2016) : RAPD 1 (5' - GTT CCG CCC C - 3' ; Operon eurofin), Geno 80.7 (5' - GCA CGC CGG A - 3' ;

EUROGENTEC SA) et OPH13 (5' - GAC GCC ACA C - 3' ; Operon eurofin). L'étude des gels via le logiciel GelJ (Heras et al., 2015) a permis d'identifier 11 souches clonales sur les 44 testées.

Par ailleurs, ce genre étant réputé dans la littérature pour ses capacités de résistance aux métaux ainsi que pour ses nombreux effets PGP (cf., tableau C.7), nous avons décidé de poursuivre les analyses sur les 33 souches de *Bacillus* identifiées comme étant non clonales, en évaluant leur production d'EPS et leur capacité de formation de biofilm en présence et en absence du mélange métallique. Les conditions expérimentales suivies sont les mêmes que développées dans l'article (cf., section IV.3.5) et l'ensemble des résultats sont disponibles en Annexes du CHAPITRE IV, section C.3.1. Au total, trois souches produisaient des EPS en absence de métaux, mais aucune ne conservait cette propriété en leur présence. Concernant la formation de biofilm, six souches en formaient avec ou sans métaux, six uniquement en absence de métaux, et cinq uniquement en leur présence.

Enfin, la souche Gp05BF01, capable à la fois de produire des EPS et de former un biofilm en absence de métaux, a finalement été choisie pour tester sa capacité de bioaccumulation des métaux. Ce choix repose sur le fait qu'elle ne semble pas mobiliser ces capacités en condition de stress métallique, suggérant qu'elle pourrait plutôt faire appel à d'autres mécanismes de résistance, tels que l'adsorption ou la bioaccumulation. Dans le cadre de cet essai, réalisé selon le protocole décrit par Bourles et al. (2019), la souche *Bacillus* Gp05BF01 s'est montrée capable d'assimiler 5,64 mg de Ni, 1,27 mg de Co, 5,04 mg de Cr et 45,63 mg de Mn par gramme de biomasse bactérienne (tableau IV.8). Ces résultats mettent notamment en évidence la capacité de bioremédiation du Cr — à hauteur d'environ 72,97% de la quantité initiale introduite — de la souche testée (tableau IV.8 et figure IV.7). De manière plus spécifique, la souche montre une préférence pour un mécanisme de bioaccumulation en ce qui concerne le Cr et le Mn avec respectivement 65,72% et 24,96% de métal bioaccumulé contre respectivement 7,25% et 6,94% adsorbé. Concernant le Ni et le Co, des capacités de bioremédiation faibles ont été observées (6.73–7.56%) avec des proportions de métal bioaccumulé similaires à celles de métal adsorbé.

La capacité de bioaccumulation du Cr observée dans nos conditions expérimentales, reste relativement faible au regard de la littérature, où certaines espèces bactériennes du genre *Bacillus* (auquel appartient la souche Gp05BF01) ont été rapportées comme pouvant biosorber jusqu'à 40 mg par gramme de matière sèche (Vendruscolo et al., 2017). Concernant le Mn, la souche testée semble accumuler des quantités de Mn relativement élevées (45,63 $mg.g^{-1}$), compatibles avec les données de la littérature (Hasan et al., 2012). Concernant le Ni, les quantités d'ETM moyennes assimilées par notre souche de *Bacillus*, d'environ 5,64 $mg.g^{-1}$, sont comparables à celles trouvées pour d'autres souches de *Bacillus* (Leung et al., 2001), mais inférieures à celles rapportées par des souches appartenant au genre *Geobacillus* (autour

de 40 mg par gramme de matière sèche) (Özdemir et al., 2009), isolées à partir de sources thermales. Cependant, il est à noter que nos résultats doivent encore être affinés. En effet, de très nombreux paramètres influencent les capacités de biosorption et de bioaccumulation des ETM par les microorganismes : la concentration initiale de l'ETM considérée, la durée de contact ETM/microorganisme, la salinité employée, le pH et la température, pour ne citer que les plus importants. Il est ainsi possible que les valeurs présentées dans le tableau ci-dessous puissent être améliorées. Outre le fait que de nombreux paramètres physico-chimiques et cinétiques influencent cette bioremédiation et restent encore à évaluer (voir discussion supra), nous ne pouvons exclure que notre stratégie expérimentale initiale ait été quelque peu ambitieuse. En effet, afin de reproduire des conditions de pollution environnementale proches de celles observées *in situ*, nous avons systématiquement exposé nos microorganismes bactériens à des mélanges métalliques. Il est toutefois possible qu'une forme de compétition se soit établie entre les différents ETM, affectant ainsi la capacité des bactéries à capter individuellement chacun des métaux. Cependant, nous ne pouvons pas écarter la possibilité d'une synergie entre les effets des métaux sur les potentialités des organismes. Ces hypothèses devront être vérifiées. Dans cette perspective, nous prévoyons de retester les capacités de biosorption et de bioaccumulation de la bactérie étudiée, non plus en présence d'un mélange métallique, mais de chacun des quatre ETM testés individuellement à la même concentration que dans le mélange. Il serait également intéressant de déterminer les concentrations inhibitrices à 50% (IC_{50}) de la croissance pour chaque métal, ainsi que pour les mélanges métalliques. Ces tests complémentaires permettront de mieux appréhender les capacités de bioremédiation de cette souche, avant de réaliser des essais en serre et d'évaluer son potentiel en phytostabilisation bioaugmentée.

Tableau IV.8 – **Résultats de l'essai de bioaccumulation par la biomasse bactérienne de la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01.**

Métal	**Ni (1 mM)**	**Co (0,2 mM)**	**Cr (0,1 mM)**	**Mn (2 mM)**
Qté bioaccumulée (µg)	0,37 ± 0,24	0,14 ± 0,04	3,42 ± 0,11	27,43 ± 5,20
% bioaccumulé	0,63 ± 0,41	1,15 ± 0,35	65,72 ± 2,05	24,96 ± 4,73
Qté adsorbée (µg)	3,58 ± 1,95	0,76 ± 0,40	0,38 ± 0,09	7,62 ± 2,16
% adsorbé	6,10 ± 3,33	6,42 ± 3,43	7,25 ± 1,66	6,94 ± 1,97
Qté totale assimilée (µg)	3,95 ± 1,82	0,89 ± 0,38	3,79 ± 0,19	35,05 ± 5,13
% total assimilé	6,73 ± 3,10	7,56 ± 3,19	72,97 ± 3,67	31,90 ± 4,67
Qté (mg) assimilée / g de biomasse bactérienne	5,64 ± 3,68	1,27 ± 0,78	5,04 ± 1,16	45,63 ± 8,68

Les résultats correspondent à la moyenne ± l'écart-type de 3 réplicats.
***Qté** = quantité.*

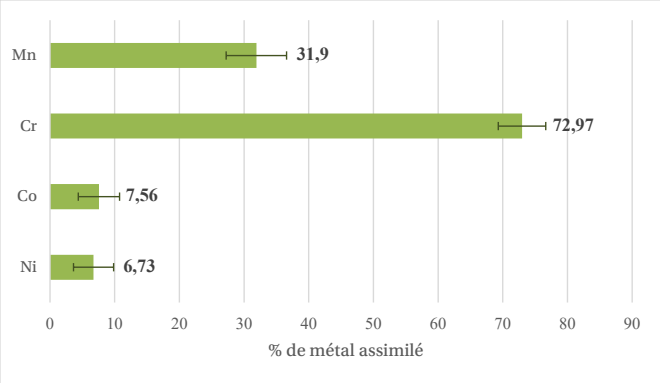


Figure IV.7 – **Pourcentage de métal assimilé par gramme de biomasse bactérienne de la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01.**

IV.8.3 Essai de chélation des métaux par les exopolymères de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01

Les travaux et résultats présentés dans l'article "*New Caledonian Ultramafic Flora : a Remarkable Bacteria and Fungi Hub for Microbial Applications*", concernant la sélection de souches bactériennes résistantes à 500 ppm de Ni et au mélange métallique, et présentant l'ensemble des tests PGP évalués, nous ont permis de choisir la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01BS01 pour un premier essai visant à évaluer la capacité des exopolymères à capter les métaux. Le choix de cette souche s'appuie également sur des travaux antérieurs réalisés sur une souche locale du même genre, *Paraburkholderia ultramafica* STM10279^{T}, qui ont montré la capacité de la souche à produire des EPS et à favoriser la phytoimmobilisation des métaux en conditions ultramafiques (Bourles et al., 2024). Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau IV.9.

Cet essai préliminaire, réalisé dans des conditions identiques aux essais menés par Bourles (2019), révèle une faible capacité des exopolymères de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01 à chélater le Ni, Cr, Co et Mn, avec des taux de chélation compris entre 9,70 et 16,91%. En effet, l'essai montre que pour 100 mg d'exopolymères, 204,36 µg de Ni, 11,95 µg de Cr, 16,91 µg de Co et 14,40 µg de Mn sont chélatés. Cette faible capacité de chélation reste néanmoins relative. En effet, la capacité de chélation des substances polymériques extracellulaires dépend de nombreux paramètres, notamment la température, le pH, la spéciation et la concentration des métaux, ainsi que la concentration et la composition des exopolymères dans le milieu (Li et al., 2022a). Il est donc primordial, dans un premier temps, de caractériser ces molécules afin de déterminer si elles présentent ou non des sites de liaison préférentiels pour certains métaux et, le cas échéant, de définir les conditions optimales de chélation. En fonction des résultats, l'utilisation des exopolymères de *Paraburkholderia* sp. Gp014SB01 pourra être envisagée dans des essais en serre pour évaluer leur potentiel en phytostabilisation bioaugmentée (Bourles et al., 2024).

Tableau IV.9 – **Résultats de l'essai de chélation par les exopolymères bactériens de la souche *Paraburkholderia* sp. Gp01SB01.**

Métal	**Ni (1 mM)**	**Cr (0,1 M)**	**Co (0,2 mM)**	**Mn (2 mM)**
Qté de métal chélaté / 100 mg d'exopolymères	204,36 µg	11,95 µg	41,66 µg	354,78 µg
% du métal de la solution chélaté par les exopolymères	16,60	9,70	16,91	14,40

Les résultats sont issus de 3 réplicats techniques.
***Qté** = quantité.*

IV.9 Conclusions et perspectives du chapitre

Ce chapitre visait à isoler des microorganismes bactériens et fongiques d'intérêt pour le développement de stratégies locales de restauration écologique, de bioaugmentation et/ou de bioremédiation. Ainsi, l'ensemble du microbiote cultivable des espèces végétales étudiées dans le cadre de cette thèse — *Psychotria gabriellae, P. semperflorens, Geissois pruinosa* et *G. racemosa* — a été isolé et mis en collection. Les bactéries endophytes foliaires ainsi que celles associées aux racines et aux sols rhizosphériques ont été isolées pour les quatre espèces, tandis que les endophytes fongiques des feuilles et racines n'ont été étudiés et isolés que pour les trois espèces inféodées aux substrats ultramafiques.

Ce travail a conduit à la sélection de plusieurs souches d'intérêt, présentant une forte résistance au Ni (500 ppm), diverses stratégies adaptatives potentielles face au stress métallique, ainsi que des traits de promotion de la croissance des plantes (PGP). Il répond ainsi pleinement à la question scientifique posée dans ce chapitre :

⇝ Peut-on valoriser les microorganismes associés à des espèces végétales néo-calédoniennes d'intérêt, et par quels leviers ?

Les résultats générés pour les espèces végétales associées aux sols ultramafiques, rédigés ci-dessus sous la forme de l'article : "*New Caledonian Ultramafic Flora : a Remarkable Bacteria and Fungi Hub for Microbial Applications*", feront prochainement l'objet d'une soumission au journal *Environmental Microbiology* (Wiley).

En résumé, parmi l'ensemble des couches cultivables mises en souchier, huit souches bactériennes nous semblent particulièrement prometteuses puisqu'elles sont simultanément résistantes aux ETM (500 ppm de Ni et à un mélange métallique composé de 50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co) et sont capables de produire des sidérophores et de l'AIA, de fixer l'azote et de solubiliser le phosphate. Dans le même sens, et selon le même type de démarche expérimentale, cinq souches fongiques ont également été sélectionnées, pour leurs capacités à produire des sidérophores, de l'AIA et de l'ammonium.

L'étude approfondie des huit souches bactériennes pour leur capacité à produire des EPS et à former des biofilms a mis en évidence des mécanismes de tolérance aux métaux différenciés. Certaines souches présentaient en effet une absence de production d'EPS et de biofilm en conditions métalliques, suggérant l'implication d'autres mécanismes tels que la bioaccumulation, l'adsorption ou la détoxication des métaux.

Afin de déterminer si ces souches sont capables d'améliorer la *fitness* de leur plante hôte et/ou d'influencer leur phénotype d'hyperaccumulation ou d'exclusion, des essais en conditions contrôlées (serre) sont nécessaires. Des tests de bioaccumulation, menés sur les biomasses bactériennes et fongiques (ou leurs co-produits), seules ou en consortium, seraient également intéressants, et pas uniquement en ciblant le Ni. Dans ce contexte, la thèse de Chaïa Akhoun (BIOconversion du Chrome HExavalent par les déchets alimentaires et forestiers et par les microorganismes des sols néo-calédoniens, BIOCHE), récemment débutée, vise notamment à tester les capacités des souches isolées dans le cadre de cette étude à chélater et détoxifier le Cr (Cr(VI) → Cr(III)).

Par ailleurs, une identification précise des souches d'intérêt demeure indispensable, ouvrant également la possibilité de découvrir de nouvelles espèces microbiennes ou des écotypes particulièrement adaptés aux métaux. Outre le séquençage Sanger, une identification par MALDI-TOF a été réalisée afin de confirmer certains genres et de constituer une base de données spécifique à nos isolats bactériens ; les résultats relatifs aux souches discutées dans l'article sont présentés en Annexes du CHAPITRE III, section C.3.2. Par ailleurs, le séquençage complet du génome des huit souches bactériennes sélectionnées supra est en cours d'analyse par les Dr Alexandre Bourles (IPNC) et Linda Guentas, qui conduit également, au sein du laboratoire Centre for Marine Bioproducts development, de l'Université de Flinders à Adélaïde (Australie), la caractérisation chimique et structurale de leurs EPS.

Une limite notable de cette étude concerne la conservation des souches fongiques, actuellement stockées sur milieu MALT à 4 °C. Ce mode de conservation requiert des repiquages annuels, susceptibles d'entraîner une perte progressive de certaines propriétés d'intérêt (Tedeschi et De Paoli, 2010). Il apparaît donc nécessaire d'explorer d'autres méthodes de conservation. Le stockage à -80 °C dans le glycérol, déjà appliqué aux souches bactériennes, constitue une alternative, bien que tous les taxons fongiques n'y soient pas adaptés (Tedeschi et De Paoli, 2010). L'établissement d'une méthode de conservation plus pérenne et robuste pour le souchier fongique est ainsi une étape primordiale. Des premiers essais en souchier glycérol à -80 °C, selon la méthode de Lecellier (2013), ont déjà montré des résultats concluants pour des souches fongiques isolées d'espèces halophytes de Nouvelle-Calédonie (Bonaventure, 2023) ; il faudra à l'avenir tester cette méthode sur notre souchier fongique.

En conclusion, ce chapitre a permis de sélectionner un ensemble de microorganismes d'intérêt, offrant un potentiel de valorisation pour des applications locales. Une partie de ces souches peut d'ores et déjà être envisagée dans le développement de procédés de bioremédiation des métaux, bien que des travaux complémentaires de caractérisation et d'optimisation demeurent nécessaires. D'autres souches devront être validées, en conditions contrôlées, quant à leur capacité à améliorer la *fitness* des plantes soumises à la contrainte ultramafique et à influencer leurs phénotypes d'exclusion ou d'hyperaccumulation, avant d'envisager leur valorisation en phytobioremédiation.

Discussion générale et perspectives

Les microorganismes associés aux métallophytes — endophytes ou rhizosphériques — jouent un rôle central dans la survie des plantes sur des sols métallifères, en renforçant leurs capacités de résistance aux ETM, notamment via la détoxification des métaux ou l'activation de gènes de résistance au stress métallique. L'étude du microbiome complet de ces plantes, notamment celles capables d'hyperaccumuler les ETM, offre une opportunité de développer des stratégies efficaces de phytoremédiation et de phytoextraction assistée (bioaugmentée).

La Nouvelle-Calédonie, en raison de sa forte proportion de substrats ultramafiques et de sa situation insulaire, constitue un réservoir unique d'espèces végétales et microbiennes adaptées au stress métallique (Gourmelon et al., 2016; Gei et al., 2020b). Les espèces hyperaccumulatrices de Ni y prospèrent et représentent un modèle privilégié pour l'étude des phénotypes d'hyperaccumulation, ainsi que pour l'isolement et la caractérisation des microorganismes aux propriétés potentiellement remarquables en matière de bioremédiation. En effet, les microorganismes associés aux métallophytes sont soumis à un stress métallique constant, tant dans la rhizosphère que dans l'endosphère (Mengoni et al., 2009; Alford et al., 2010). Les endophytes doivent non seulement tolérer les métaux, mais aussi se maintenir à l'intérieur de la plante. Leur présence dans la plante implique qu'ils aient développé des interactions spécifiques avec leur hôte, leur permettant de persister dans ce milieu. Ainsi, l'étude des microorganismes endophytes offre l'opportunité d'isoler des microorganismes à la fois adaptés aux métaux et potentiellement bénéfiques pour la croissance des plantes (Durand et al., 2021). Dans cette étude, nous avons réalisé la caractérisation des microbiomes totaux (par des approches cultures-indépendantes) et cultivables (par des approches cultures-dépendantes) d'espèces métallophytes néo-calédoniennes dans le double but de (i) isoler de ces niches écologiques végétales des espèces de microorganismes cultivables potentiellement valorisables dans de futures applications (en raison de leur résistance aux ETM ou de leurs effets PGP) et (ii) avoir une vision complète (holobionte) des cortèges microbiens associés aux espèces hyperaccumulatrices (Ni-HA) ou excluant le Ni (nA).

Nous avons étudié deux espèces végétales endémiques de la Nouvelle-Calédonie : *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*, qui présentent un intérêt particulier, à la fois pour la revégétalisation des anciens sites miniers et pour la phytoextraction du Ni (Losfeld et al., 2015b,a). Leur étude permet donc de relier la compréhension fondamentale des mécanismes d'hyperaccumulation à des applications concrètes en phytoextraction assistée et en bioremédiation locale. Les bases moléculaires impliquées dans l'hyperaccumulation du Ni chez ces deux espèces ont déjà été partiellement élucidées, avec la mise en évidence du rôle d'un transporteur de type IREG/Ferroportin dans la séquestration du Ni dans les vacuoles

foliaires, ainsi que de l'implication de plusieurs chélateurs (Callahan et al., 2012; Merlot et al., 2014; García de la Torre et al., 2020). Cependant, le rôle du microbiome dans la rhizosphère ou l'endosphère de ces deux espèces demeurait encore largement inexploré. C'est dans ce contexte que se sont inscrits les travaux de cette thèse, dans le cadre desquels deux approches complémentaires ont été déployées en parallèle. D'une part, l'étude du microbiote cultivable des métallophytes, permettant d'isoler des microorganismes résistants aux contraintes ultramafiques et présentant des traits bénéfiques pour la croissance (PGP) et la résistance aux contraintes édaphiques de leur plante hôte. D'autre part, une approche indépendante de la culture, incluant l'analyse métagénomique de type séquençage d'amplicons, afin (i) d'appréhender de manière exhaustive la diversité bactérienne et fongique associée à ces deux espèces, (ii) de caractériser la structure des communautés microbiennes à l'échelle des compartiments aériens et souterrains, et (iii) de révéler des signatures microbiennes spécifiques à chaque espèce et à chaque compartiment. La combinaison de ces deux méthodes nous a permis d'établir une cartographie fine des interactions sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique, tout en permettant d'identifier des microorganismes d'intérêt pour des études plus approfondies concernant leur influence sur les phénotypes d'exclusion et d'hyperaccumulation du Ni. Ces microorganismes pourraient également être mobilisés dans des stratégies locales de bioremédiation, en fonction de leurs capacités spécifiques.

La figure 1 ci-dessous, synthétise de manière schématique les stratégies expérimentales, les résultats, limites, perspectives et portée de l'étude réalisée dans le cadre de ce travail doctoral.



Figure 1 – **Schéma global des résultats, perspectives et portée des travaux de la thèse.** Sources images : Gei et al. (2020a) (*Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa*), Julie Dijoux (*G. racemosa*) et Benoît Henry (*P. semperflorens*).

Défis méthodologiques et stratégies d'adaptation pour l'étude du microbiome de métallophytes néo-calédoniennes • L'exploration *in situ* du microbiome des métallophytes présente à la fois des avantages et des contraintes. Étudier ces plantes dans leur milieu naturel permet de prendre en compte l'ensemble du contexte environnemental et d'acquérir une vision réaliste de leur réponse au stress métallique et de la composition de leur microbiome. Toutefois, le travail sur le terrain impose aussi d'être régulièrement confronté à ce que l'on appelle communément "la réalité du terrain".

En Nouvelle-Calédonie, nous travaillons sur des espèces endémiques et devons respecter la charte environnementale de la Province Sud, au même titre que le protocole de Nagoya, afin que nos échantillonnages ne mettent pas en péril les populations végétales étudiées. Cette législation environnementale a rendu limitants nos prélèvements de graines et de racines. Nous avons donc choisi de travailler à l'échelle de "pools" de population, ce qui nous a permis, d'une part, de disposer de la biomasse nécessaire aux extractions d'ADNe et, d'autre part, de raisonner différemment en menant nos analyses à l'échelle populationnelle plutôt qu'inter-individuelle.

Un prolongement naturel de ce travail consisterait à étudier la dynamique du microbiome de ces plantes à différents stades de développement de la graine à la plantule puis à l'individu adulte, afin de déterminer si un "cœur microbien" les accompagne tout au long de leur développement ou, au contraire, si certaines communautés ne sont présentes ou dominantes qu'à des stades précis de leur vie. Cependant, ce type d'étude reste délicat à mettre en place sur des sites naturels, où de nombreuses variables environnementales entrent en jeu. Une telle approche nécessiterait dans un premier temps un suivi *ex situ* sur un nombre d'individus statistiquement représentatifs et soumis aux mêmes contraintes environnementales. Un défi majeur de ces travaux a concerné l'extraction et l'amplification des ADNe, notamment à partir des racines de *G. pruinosa* et *G. racemosa*. Ces espèces végétales, riches en polyphénols et polysaccharides, imposent des conditions d'extraction particulières (Rezadoost et al., 2016), rendant délicate l'application d'un protocole unique. Après avoir testé plusieurs approches (kits commerciaux, protocoles CTAB/PVP adaptés), nous disposons aujourd'hui de trois protocoles opérationnels. Ces adaptations ont permis d'obtenir des extraits de qualité suffisante pour les analyses et de pallier la co-extraction récurrente de composés phénoliques. La mise au point de ces méthodes a renforcé la fiabilité des séquençages et la comparabilité des échantillons entre espèces, tout en soulignant la nécessité d'adapter les protocoles aux spécificités biochimiques des plantes (en raison de leurs compositions propres ou de leur inféodation aux substrats ultramafiques). À l'avenir, il conviendra de tester le kit NucleoSpin Plant II, employé sur le couple *Geissois*, de manière systématique pour d'autres espèces métallophytes, afin d'évaluer la faisabilité d'un protocole unique. Si ce kit s'avère efficace

sur d'autres espèces, son adoption permettrait de réduire les biais méthodologiques liés à l'utilisation de méthodes différentes et d'améliorer l'uniformité des jeux de données pour les études comparatives.

Enfin, cette étude a également mis en évidence des limites liées aux bases de données utilisées pour l'étude des communautés microbiennes, en particulier fongiques. En effet, 32% de nos ASV fongiques n'ont pas pu être assignés, même à l'échelle du règne. Ce manque de données souligne l'urgence de mettre en place des campagnes de caractérisation ciblées, en particulier pour les communautés fongiques de Nouvelle-Calédonie. Une telle démarche permettrait non seulement de mieux documenter une biodiversité encore largement méconnue, mais aussi d'identifier des espèces potentiellement nouvelles et d'enrichir les bases de données existantes. Au-delà des bases de données, d'autres limites techniques doivent également être prises en compte. C'est notamment le cas des amorces employées pour la construction de la librairie 16S, qui ont amplifié plusieurs séquences dérivées de gènes de plante, ce qui pourrait avoir potentiellement réduit la détection des séquences microbiennes ciblées (Ren et al., 2022). Il serait pertinent de pallier ce biais en testant d'autres amorces ou en recourant à une PCR nichée. Des analyses sont en cours pour évaluer si l'approche de PCR nichée permet effectivement de limiter l'amplification des séquences d'origine végétale. À terme, l'ensemble de ces efforts pourrait contribuer à renforcer la fiabilité et la portée des études sur les interactions sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique.

Endophytes : apports et limites d'une approche ciblée • L'étude des endophytes est particulièrement intéressante dans le cadre de l'hyperaccumulation. En effet, certains de ces microorganismes, en contact direct avec les métaux au sein des tissus végétaux (ou de leur rhizosphère), pourraient contribuer aux mécanismes de détoxification des métaux (via la sécrétion d'agents chélatants), atténuer le stress oxydatif en libérant des composés antioxydants, ou encore intervenir dans la signalisation du stress métallique chez la plante hôte (Alford et al., 2010; Ikram et al., 2018). C'est pourquoi nous avons souhaité explorer le rôle des endophytes dans les parties aériennes des espèces végétales étudiées. Cependant, les résultats du CHAPRITRE III (métabarcodage) ont révélé une très faible diversité bactérienne dans les compartiments aériens soumis à désinfection, soulevant plusieurs hypothèses. La première repose sur l'idée que cette faible diversité pourrait être réelle, soit parce qu'elle est spécifique à ces espèces, soit en raison d'une forte spécialisation des communautés bactériennes, ou encore d'un effet de compétition avec les communautés fongiques. D'autres hypothèses questionnent plutôt les amorces utilisées et l'étape de désinfection que nous avons mise en œuvre (bien que celle-ci ne soit pas supposée altérer la structure des ADN

bactériens).

Plusieurs éléments viennent étayer la première hypothèse. L'analyse approfondie des genres bactériens identifiés montre, selon la littérature, qu'ils possèdent des avantages compétitifs notables. Nombre d'entre eux sont connus pour leur forte résistance aux ETMs et leurs effets promoteurs de croissance des plantes. Le genre Methylobacterium, très abondant dans les pulpes, est par exemple réputé pour améliorer la *fitness* des plantes, favoriser la formation de biofilms et faciliter la colonisation microbienne (Madhaiyan et al., 2007; Kwak et al., 2014; Dourado et al., 2015). On peut supposer qu'il joue un rôle central dans la germination : lors de la chute des fruits. Ces souches pourraient participer au recrutement de microorganismes bénéfiques, assurant ainsi une meilleure germination et croissance. De plus, la formation d'un biofilm autour des racines des plantules pourrait constituer une première barrière protectrice contre les métaux. Il serait donc pertinent, à l'avenir, d'isoler les microorganismes cultivables issus des fruits des espèces étudiées et d'évaluer leur potentiel effet promoteur de croissance, notamment aux premiers stades de développement des plantules.

Par ailleurs, nous avons observé une diversité fongique beaucoup plus marquée dans les feuilles, comparativement aux communautés bactériennes. Plusieurs genres identifiés, tels que *Pseudocercospora*, *Colletotrichum*, *Anthracobia*, *Talaromyces* ou encore *Penicillium*, sont connus pour leur activité antimicrobienne, ce qui suggère une possible action antibactérienne exercée par les communautés fongiques recrutées (Thomas et al., 2002; Yang et al., 2017; Zhao et al., 2019; Peng et al., 2022; do Espírito Santo et al., 2023; Riga et al., 2023). Cependant, cette hypothèse se confronte au fait que de nombreux microorganismes présentent une co-sélection entre les mécanismes de résistance aux métaux et aux antibiotiques (Gillieatt et Coleman, 2024). La caractérisation des activités antimicrobiennes et antibiotiques de nos souches cultivées issues des feuilles permettrait de tester cette hypothèse et de déterminer leurs interactions potentielles avec d'autres souches, étape d'autant plus essentielle pour orienter les futurs tests d'inoculation en consortia.

Les autres hypothèses concernent les outils méthodologiques. Les amorces choisies, bien que largement utilisées dans ce type d'étude, ont généré une forte amplification de séquences végétales, ce qui a pu masquer une diversité bactérienne déjà faible (Ren et al., 2022). De plus, une désinfection trop sévère pourrait avoir contribué à réduire artificiellement cette diversité (Yu et al., 2022). Pour explorer ces pistes, nous avons entrepris de tester différentes modalités de désinfection des feuilles et d'en évaluer l'impact sur les communautés bactériennes détectées, tout en mettant en place une première PCR nichée utilisant les amorces appliquées dans le cadre du CHAPITRE IV. Les résultats obtenus permettront d'affiner encore davantage notre protocole pour l'étude des endophytes. Tout ceci étant dit et discuté, nos travaux ont permis la mise en évidence d'associations microbiennes spécifiques signatures des

comportements d'hyperaccumulation ou d'exclusion du Ni par les espèces végétales choisies dans le cadre de notre étude.

Hyperaccumulation *vs.* exclusion : vers une signature microbienne propre à chaque stratégie adaptative ? • Le couple Psychotria constitue un modèle de choix. En effet, les deux populations étudiées dans le cadre du CHAPITRE III de cette thèse se développent en sympatrie (limitant de ce fait les éventuelles variations environnementales), mais présentent des comportements radicalement opposés vis-à-vis du Ni : l'une hyperaccumule ce métal tandis que l'autre l'exclut. Chez *P. gabriellae*, l'hyperaccumulation dépasse les 10 000 $\mu g.g^{-1}$ (Gei et al., 2020b). Dans nos populations échantillonnées, les concentrations foliaires pouvaient atteindre environ 14 549 $\mu g.g^{-1}$, avec un BCF proche de 295, contre seulement 81 $\mu g.g^{-1}$ et un BCF de 2,6 chez *P. semperflorens*. Ces résultats confirment les phénotypes diamétralement opposés de ces deux espèces vis-à-vis du Ni.

La mise en œuvre de cette approche comparative a permis d'explorer la structuration des communautés microbiennes chez ces deux espèces. Une nette distinction apparaît entre communautés bactériennes et fongiques. Les communautés bactériennes semblent principalement structurées par compartiment dans la rhizosphère (racines et sols), indépendamment de l'espèce. Dans les compartiments aériens, cette structuration est moins marquée, à l'exception des pulpes de *P. gabriellae* et des fruits (graines et pulpes) de *P. semperflorens*, qui se distinguent nettement. Les communautés fongiques, quant à elles, présentent une structuration influencée à la fois par le compartiment et par l'espèce hôte. Cela ouvre l'hypothèse selon laquelle les communautés fongiques seraient plus spécialisées et étroitement associées à leurs hôtes, alors que les communautés bactériennes pourraient, quant à elles, présenter une plus grande flexibilité et interagir avec des phénotypes contrastés développés par les espèces végétales (hyperaccumulation ou exclusion). Nous avons également mis en évidence une spécificité microbienne propre à chaque espèce, avec des "cœurs microbiens" distincts (1 577 ASV chez *P. gabriellae* et 2 469 chez *P. semperflorens*).

L'analyse discriminante linéaire (LEfSe) a par ailleurs révélé 127 genres discriminants chez *P. gabriellae* et 200 chez *P. semperflorens*, différenciant non seulement les espèces mais aussi leurs compartiments. Enfin, les analyses de cooccurrences entre biomarqueurs fongiques et bactériens ont mis en lumière des associations spécifiques à chaque compartiment. Cette étude constitue la première exploration de la structure des communautés microbiennes de *P. gabriellae* et *P. semperflorens*, et apporte des éléments nouveaux sur la dynamique de leurs interactions avec les microorganismes en contexte ultramafique. Le CHAPITRE III répond ainsi positivement aux deux questions suivantes :

- ⇝ Existent-ils des cortèges microbiens spécifiques aux phénotypes d'exclusion et d'hyperaccumulation du Ni ?
- ⇝ Ces cortèges sont-ils associés à des compartiments particuliers ?

Une autre question majeure de cette thèse était de savoir si un "cœur microbien" était partagé entre plusieurs espèces hyperaccumulatrices de Ni du territoire. Pour cela, un second couple a été étudié : *G. pruinosa* (Ni-HA) et *G. racemosa* (nA). Les analyses, initialement prévues selon le même protocole que pour le couple *Psychotria*, devaient permettre à la fois d'évaluer l'effet "site" sur les communautés microbiennes et de comparer les communautés des deux hyperaccumulateurs entre eux. L'objectif était d'identifier un éventuel "cœur microbien" commun aux espèces végétales hyperaccumulatrices de Ni, tout en explorant les spécificités propres à chaque plante, et susceptibles d'expliquer leurs différences d'hyperaccumulation. En effet, *P. gabriellae* présente des concentrations en Ni systématiquement plus élevées que *G. pruinosa* et est, à ce titre, qualifiée d'hypernickelophore (Jaffré et Schmid, 1974) Le CHAPITRE II atteste clairement la capacité supérieure de *P. gabriellae* à accumuler le Ni, avec un BCF d'environ 295,4 contre environ 67,7 pour *G. pruinosa*, soit une capacité environ quatre fois plus élevée. Pourtant, les deux espèces partagent des adaptations moléculaires similaires, notamment l'implication d'un transporteur IREG/Ferroportin pour la séquestration du Ni dans les vacuoles foliaires et une distribution tissulaire comparable (García de la Torre et al., 2020). La principale différence réside dans la présence de chélateurs plus variés chez P. gabriellae (Callahan et al., 2012). Le rôle du microbiome dans ces différences d'accumulation n'a toutefois jamais été exploré. La continuité de ce travail consistera donc à explorer, comme pour le couple *Psychotria*, les spécificités des microbiomes associés au couple *Geissois*, puis à réaliser des comparaisons intégrées entre hyperaccumulateurs. L'objectif étant d'appréhender le rôle potentiel du microbiome dans l'hyperaccumulation, en tenant compte des prédictions écologiques et fonctionnelles.

Afin d'obtenir un premier aperçu de ces prédictions sur le couple *Psychotria*, nous avons utilisé les outils FUNGuild (Nguyen et al., 2016) et PICRUSt2 (Douglas et al., 2020) pour prédire respectivement les guildes écologiques des champignons et les voies métaboliques bactériennes. Les premiers résultats révèlent des profils écologiques distincts entre les compartiments souterrains et aériens. Les communautés bactériennes présentent quant à elles des voies métaboliques liées à la fois à la réponse au stress métallique et aux interactions plantes-microorganismes. Néanmoins, les profils fonctionnels observés entre espèces et compartiments restent globalement similaires. Il serait intéressant de déterminer si, à l'instar des genres microbiens, des biomarqueurs fonctionnels ou écologiques spécifiques existent et pourraient être cooccurrants avec certains ASV ou taxons. Pour cela, il sera nécessaire de répéter les analyses, notamment celles basées sur PICRUSt2, en utilisant la base de données

mise à jour (PICRUSt2-SC), qui intègre désormais 26 868 génomes bactériens contre 19 493 auparavant (Wright et Langille, 2025). Cette mise à jour permettra aussi d'explorer les KO et EC, offrant une résolution plus fine sur les fonctions potentielles du microbiome. Ces résultats, bien que préliminaires, ouvrent des perspectives importantes :

- ⇝ Dans quelle mesure les cortèges microbiens associés aux espèces influencent-ils les fonctions métaboliques du microbiome, et sont-ils majoritairement façonnés par des cortèges stricts ou recrutés ?
- ⇝ Le microbiome contribue-t-il à l'expression des phénotypes contrastés (hyperaccumulation vs exclusion) et peut-il expliquer les différences observées entre *P. gabriellae* et *G. pruinosa* ?

Pour répondre à ces questions, l'approche par les prédictions fonctionnelles constitue une première étape, mais une approche intégrée reste indispensable. En effet, pour valider le rôle du microbiome dans le développement des plantes et l'expression de leurs phénotypes en conditions ultramafiques, il sera nécessaire de combiner caractérisation approfondie du microbiote cultivable et expérimentations en serre afin d'élucider la contribution réelle du microbiome à l'hyperaccumulation et à l'exclusion du Ni. Pour cela, l'approche culture-dépendante (CHAPITRE IV) nous a permis de constituer une souchothèque de microorganismes présentant des effets PGP et résistants au Ni et/ou à un mélange métallique, offrant au laboratoire ISEA de réelles perspectives de tests plus poussés en conditions contrôlées (indispensables à la validation définitive des hypothèses de ce doctorat).

Sélection de souches microbiennes métallorésistantes présentant des traits PGP • L'exploration du microbiote cultivable abordée dans le CHAPITRE IV a permis l'isolement de plusieurs souches bactériennes et fongiques potentiellement valorisables dans le cadre de dévelopement de stratégies locales de bioremédiation et/ou de phytobioremédiation.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons spécifiquement travaillé sur un gradient de concentration de Ni afin de sélectionner des microorganismes présentant des mécanismes de résistance au Ni, susceptibles d'influencer les capacités de phytoextraction ou de phytoimmobilisation du Ni par les espèces végétales étudiées. En effet, selon les mécanismes de résistance déployés par les microorganismes, la phytobiodisponibilité du Ni peut être modifiée dans le sol. De plus, dans l'optique de développer des procédés de phytobioaugmentation, nous avons évalué, à partir des souches résistantes à 500 ppm de Ni et à un mélange métallique (50 ppm de Ni, 100 ppm de Mn, 5 ppm de Cr et 10 ppm de Co — représentatif des contaminations environnementales régulièrement rencontrées dans des écosystèmes côtiers

de Nouvelle-Calédonie (Bonaventure et al., 2024)), quatre traits promoteurs de la croissance des plantes (PGP) :

- →» La fixation de l'azote pour les bactéries et la production d'ammonium pour les champignons.
- →» La production de sidérophores.
- →» La production d'AIA.
- →» La solubilisation du phosphate.

Au total, 44 souches bactériennes sur les 477 mises en collection à partir de quatre espèces végétales étudiées ont été sélectionnées pour leur résistance à 500 ppm de Ni et au un mélange métallique. Parmi elles, huit souches isolées de la rhizosphère (racines et sols) des deux espèces hyperaccumulatrices de Ni, identifiées comme *Paraburkholderia* sp., *Burkholderia* sp., *Serratia* sp., *Bacillus* sp. et *Erwinia* sp., se sont révélées positives pour les quatre traits PGP testés. Ces résultats sont particulièrement significatifs, car la rhizosphère est une zone clé pour l'assimilation des nutriments et l'absorption des métaux, processus qui peuvent être facilités par des microorganismes spécifiques (Kidd et al., 2017). Par ailleurs, nous avons également testé la capacité de ces huit souches à produire des EPS et à former du biofilm, deux traits pouvant participer à la résistance bactérienne face au stress métallique (Gupta et Diwan, 2017). Nos résultats suggèrent des stratégies différenciées parmi ces isolats : par exemple, la souche *Serratia* sp. isolée des racines de *G. pruinosa* semble résister contre le stress métallique via la formation de biofilm, tandis que les souches *Paraburkholderia* sp. et *Burkholderia* sp. semblent privilégier la production d'EPS. D'autres souches, telles que *Bacillus* sp. et *Burkholderia* sp. isolées du sol rhizosphérique de *P. gabriellae*, pourraient mettre en œuvre des mécanismes alternatifs de sorption, bioaccumulation ou détoxication. Pour confirmer ces hypothèses, il sera essentiel de caractériser en détail les EPS produits, d'analyser les biofilms formés, et de réaliser des tests de biosorption et de bioaccumulation de la biomasse bactérienne en présence de différents métaux.

L'étude des souches fongiques cultivables a également permis l'isolement et la sélection de 36 souches résistantes à 500 ppm de Ni et au mélange multimétallique, sur un total de 452 souches isolées à partir de trois espèces végétales inféodées aux sols ultramafiques. L'analyse de leurs traits PGP a montré qu'aucune souche n'était capable de solubiliser le phosphate et que seules six, isolées à partir des feuilles de G. pruinosa et P. semperflorens et identifiées comme Colletotrichum sp., présentaient les trois autres traits. Il serait intéressant, à l'instar des bactéries, de vérifier la capacité des souches fongiques à produire elles aussi des EPS.

Les travaux entrepris dans cette thèse ne se sont pas réellement penchés sur les interactions mycorhiziennes et leur rôle dans l'hyperaccumulation et/ou l'exclusion du Ni. Pourtant, les

études de Amir et al. (2008) ont mis en évidence la présence de CMA chez l'espèce hyperaccumulatrice P. gabriellae. Nos essais préliminaires menés sur des populations de *P. gabriellae* (population du "Col de Mouirange") et *G. pruinosa* ont confirmé cette mycorhization, avec une intensité globale de mycorhization respective de 12,41% et 33,59% (cf., section C.1). Une étude préliminaire des spores réalisée sur le sol rhizosphérique de *G. pruinosa* a également permis d'identifier trois taxons d'intérêt majeur en bioremédiation : *Acaulospora* sp., *Innospora* sp. et *Claroideoglomus etunicatum* (Chang et al., 2018; de Fátima Pedroso et al., 2018; Liu et al., 2018; González-Chávez et al., 2019; Bourles et al., 2020b). Il serait pertinent de poursuivre ces travaux sur les associations mycorhiziennes, mais aussi d'évaluer leurs potentielles interactions avec les bactéries qui pourraient favoriser la mycorhization (MHB) (Frey-Klett et al., 2007), et de mesurer leur production de glomaline, qui peut participer à l'immobilisation des métaux dans le sol (Son et al., 2024). Comparer l'intensité de la mycorhization et la quantité de glomaline dans la rhizosphère de *P. gabriellae* et *G. pruinosa* permettrait de déterminer si la mycorhization influence leur phénotype. Notons que nos premiers résultats indiquent une intensité globale de mycorhization deux fois plus élevée chez *G. pruinosa* que chez *P. gabriellae*, ce qui pourrait potentiellement influer sur la proportion de Ni disponible dans le sol.

Notre travail s'est concentré sur le Ni, mais les microorganismes peuvent agir en synergie et présenter des spécificités vis-à-vis d'autres ions métalliques. C'est notamment le cas de la souche *Bacillus* sp. Gp05BF01 qui présente, entre autres, des capacités de bioaccumulation du Cr. Ces différentes spécificités au niveau des métaux pourraient influencer la *fitness* des plantes en conditions ultramafiques, où le stress métallique ne résulte pas seulement de la présence du Ni, mais des effets combinés de l'ensemble des ETM dans le sol. Il serait donc pertinent de caractériser la résistance de nos isolats à d'autres métaux. Cette caractérisation peut notamment se faire d'un point de vue moléculaire. En effet, une analyse approfondie à l'échelle du génome permettrait d'identifier des gènes associés à la détoxification des métaux, à la réponse au stress, à la signalisation, ou encore à la promotion de la croissance des plantes. À ce titre, les huit souches bactériennes sélectionnées pour leur tolérance aux métaux et leurs quatre traits PGP ont déjà fait l'objet d'un séquençage de génome entier. La mise en évidence de gènes d'intérêt (impliqués dans les résistances métalliques notamment — analyses en cours), contribuera non seulement à orienter les futures approches omiques appliquées aux tests d'inoculation, mais aussi à élucider les mécanismes de résistance aux métaux et à mieux comprendre le rôle de ces bactéries dans l'homéostasie métallique des systèmes sol-plantes-microorganismes en contexte ultramafique. Le même travail devra aussi être mené sur les souches fongiques d'intérêt.

Approche intégrée et perspectives : du rôle du microbiome à son application en bioremédiation • Dans l'optique de mieux comprendre l'influence des souches sur la réponse au stress métallique et leur rôle dans l'expression des phénotypes d'hyperaccumulation ou d'exclusion, il serait pertinent d'évaluer leurs effets via des approches multi-omiques intégrées (phénomique, métabolomique, protéomique et transcriptomique) (Visioli et al., 2015; Xu et al., 2021). Une telle approche permettrait d'examiner :

- →» Les paramètres de croissance, la nutrition minérale, l'activité antioxydante, ainsi que les indices de bioaccumulation, bioconcentration et translocation des métaux.
- →» La production de métabolites primaires et secondaires impliqués dans la chélation des métaux ou la détoxification des ERO (ex. acides organiques et acides aminés).
- →» L'expression des gènes via la caractérisation du protéome.
- →» L'expression des gènes en lien avec des réponses au stress métallique.

Cette approche expérimentale multi-omiques permettrait d'apporter une compréhension fine du rôle des microorganismes dans l'hyperaccumulation et l'exclusion du Ni chez les espèces *Psychotria* et *G. pruinosa*. Toutefois, ces analyses restent coûteuses, ce qui impose un choix stratégique des inocula à tester. Le croisement des résultats des CHAPITRES III et IV constitue une étape clé pour orienter ce choix. En effet, d'après les résultats du métabarcodage, certains genres apparaissent à la fois comme biomarqueurs chez le couple Psychotria (CHAPITRE III) et comme isolats résistants cultivés et sélectionnés pour leurs effets PGP et résistances aux ETM dans les souchiers bactérien et fongique constitués (CHAPITRE IV) : *Sphingomonas* sp., *Mycobacterium* sp., *Colletotrichum* sp., *Diaporthe* sp., *Fusarium* sp., *Penicillium* sp., *Trichoderma* sp. et *Zasmidium* sp. Parmi eux, *Mycobacterium* présente une correspondance entre l'origine de la souche cultivée et le compartiment pour lequel ce genre a été identifié comme discriminant : les racines de *P. gabriellae*. De plus, certains champignons tels que *Diaporthe* et *Fusarium*, biomarqueurs respectifs des feuilles et du sol rhizosphérique de *P. gabriellae*, ont également été isolés dans les feuilles et racines de *G. pruinosa*. Leur comparaison en inoculation croisée pourrait fournir des informations clés sur l'influence du microbiote dans l'hyperaccumulation. Enfin, le croisement des données issues des sélections microbiennes et des réseaux de cooccurrence a révélé plusieurs associations d'intérêt, par exemple :

- →» *Colletotrichum* sp. et *Diaporthe* sp. dans les feuilles de *P. gabriellae*.
- →» *Streptomyces* sp. et *Mycobacterium* sp. ; *Sphingomonas* sp. et *Colletotrichum* sp. dans les racines de *P. gabriellae*.
- →» *Sphingomonas* sp. et *Diaporthe* sp. ; *Fusarium* sp., *Trichoderma* sp., *Mycobacterium* sp. et *Sphingomonas* sp. ; *Fusarium* sp. et *Streptomyces* sp. dans le sol rhizosphérique de *P. gabriellae*.

↠ *Trichoderma* sp. et *Sphingomonas* sp. dans le sol rhizosphérique de *P. semperflorens*.

Ainsi, la co-inoculation de certains consortia microbiens, comme *Streptomyces* sp. et *Mycobacterium* sp. — significativement cooccurrents dans les racines de *P. gabriellae* et présentant des traits PGP clés (production d'AIA, fixation de l'azote) — apparaît particulièrement prometteuse.

Enfin, il serait également intéressant, à l'issue de ces différentes expérimentations, de comparer si l'origine des souches influence ou non les capacités d'extraction ou d'immobilisation chez des plantes auxquelles elles ne sont pas natives, comme cela a pu être testé dans l'étude de Ważny et al. (2021a).

En conclusion, nos travaux ont mis en évidence la puissance et la pertinence de l'utilisation complémentaire et synergique d'approches dépendantes et indépendantes de la culture des microorganismes, afin de mieux comprendre les associations microbiennes développées par les espèces métallophytes néo-calédoniennes en réponse à la contrainte ultramafique.

Appliqués à d'autres espèces, ils ouvrent la voie à des comparaisons croisées de microbiomes végétaux en lien avec différents types d'hyperaccumulation métallique. Ces travaux permettront notamment de déterminer si des espèces hyperaccumulatrices de Ni ou de Mn (par exemple) appartenant à une même famille recrutent des microorganismes distincts et si ces derniers présentent, lorsqu'ils sont cultivables, des propriétés de résistance au Ni et/ou au Mn différentes.

Nos travaux offriront également la possibilité de mettre au point, en conditions contrôlées (en serre ou en chambre de culture), des consortia de microorganismes d'intérêt stimulant la croissance et/ou l'hyperaccumulation métallique de ces plantes. Des consortia microbiens biofertilisants pourraient aussi être développés et testés sur le terrain, seuls ou dans le cadre d'expérimentations de revégétalisation, via le développement de bombes de graines supplémentées en microorganismes bénéfiques à la germination et/ou à la croissance des plantules.

De tels biofertilisants ont déjà été élaborés à la suite de travaux de thèse antérieurs Crossay (2018) et commercialisés par une entreprise (Aura Pacifica) issue de l'incubation d'une start-up au sein du pôle dédié de l'UNC.

Ainsi, de nombreuses perspectives de validation, de développement et de transfert technologique et économique sont désormais envisageables.

Annexes



Annexe du CHAPITRE II

A.1 Matériels et méthodes

A.1.1 Stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage mise en œuvre pour caractériser les sites d'étude est présentée en figure A.1.

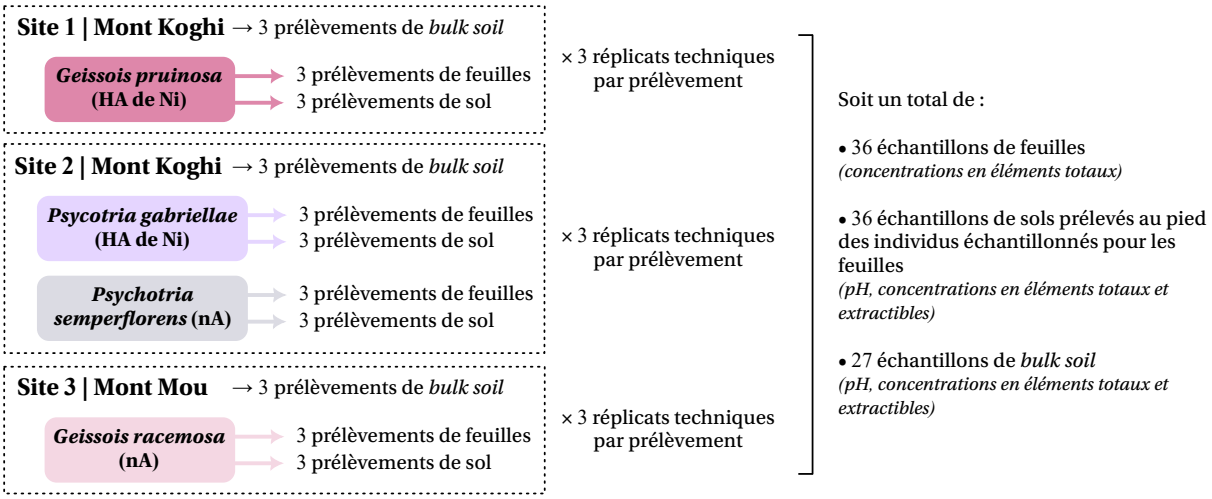


Figure A.1 – **Schéma illustrant la stratégie d'échantillonnage mise en œuvre pour la caractérisation des sols et des compartiments foliaires sur les sites d'étude.**

A.1.2 Mesures de pH

Les échantillons de sols ont été séchés à l'étuve à 40 °C jusqu'à masse constante. Les mesures de pH ont été réalisées sur des volumes de 5 g de sol. Pour chaque volume de sol, 25 mL d'eau distillée ont été ajoutés (rapport sol :eau 1 :5) (Lopez, 2018). La suspension a été agitée pendant 1 h, puis laissée au repos pendant 1 h supplémentaire avant la mesure du pH.

A.1.3 Mesures des éléments

La teneur totale en éléments traces (Al, Cr, Cd, Co, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn) et majeurs (C, N, Ca, K, Mg, P) a été déterminée dans les échantillons de sols et de feuilles. La fraction extractible à l'acide diéthylènetriaminepentaacétique (DTPA) de ces mêmes éléments (à l'exception du C, N et du Ca) a aussi été mesurée dans les échantillons de sols.

A.1.3.1 Mesures dans les échantillons de sols

Éléments totaux • Les échantillons de sols ont été séchés à l'étuve à 40 °C jusqu'à masse constante. Une fois secs, les échantillons ont été tamisés à 2 mm à l'aide d'une tamiseuse vibrante de paillasse AS 200 DIGIT (Retsch), puis broyés au broyeur à billes planétaire (Fritsch). La digestion a été réalisée sur 200 mg de broyat de sol, selon le protocole suivant : ajout de 4 mL de HNO_3 (70%), 2 mL de HCl et 1 mL de HF; évaporation sur plaque à 100 °C; resuspension dans 1 mL de HNO_3 (70%) et ajustement avec de l'eau milliQ à un volume final de 10 mL. La minéralisation a été effectuée avec un micro-onde Milestone Ethos Easy MAXI24HP selon le programme suivant : montée à 160 °C pendant 10 min, montée jusqu'à 200 °C pendant 10 min, stabilisation à 200 °C pendant 20 min, puis refroidissement pendant 10 min. Le dosage des éléments traces (Al, Cr, Cd, Co, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn) et majeurs (Ca, K, Mg, P) a été réalisé par spectrométrie d'émission optique avec plasma à couplage inductif (ICP-OES, *inductively coupled plasma - optical emission spectrometry*) à l'aide d'un 730 ES (Varian, Agilent), au Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA) de Nouméa.

Le carbone et l'azote totaux ont été analysés par spectrométrie de masse à rapport isotopique (IRMS, *isotope ratio mass spectrometry*) avec un Integra 2 (Sercon), par le LAMA, sur des échantillons de sols préalablement séchés (40 °C jusqu'à masse constante), tamisés (2 mm) et broyés.

Éléments extractibles au DTPA • Les échantillons de sols ont été séchés à l'étuve à 40 °C jusqu'à masse constante. Une fois secs, ils ont été tamisés à 2 mm à l'aide d'une tamiseuse vibrante de paillasse AS 200 DIGIT (Retsch). L'extraction a été réalisée sur 5 g de sol tamisé, selon le protocole suivant (Lopez, 2018) : les échantillons ont été suspendus dans 10 mL d'une solution d'extraction (5 mM de DTPA, 10 mM de $CaCl_2$, 100 mM de triéthanolamine, pH 7,3) puis mis en agitation pendant 2 h; la suspension a ensuite été centrifugée (Sigma 3-18, Fisher Bioblock Scientific) pendant 10 min à 3 000 rpm; le surnageant a été filtré à 0,45 μm, puis le filtrat dilué au dixième avec de l'eau milliQ pour un volume final de 10 mL. Le dosage des éléments traces (Al, Cr, Cd, Co, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn) et majeurs (K, Mg, P) a été réalisé par ICP-OES au LAMA.

A.1.3.2 Mesures dans les échantillons de feuilles

Les échantillons de feuilles ont été séchés à l'étuve à 70 °C jusqu'à masse constante, puis broyés au broyeur à marteaux et lames (Polymix Kinematica). La digestion a été réalisée sur 250 mg de broyat fin (< 500 μm) par ajout de 5 mL de HNO_3 (70%), 1 mL de H_2O_2 (30%), puis ajustement avec de l'eau milliQ à un volume final de 10 mL. La minéralisation a été effectuée avec un micro-ondes (Milestone Ethos Easy MAXI24HP) selon le programme suivant : montée

à 160 °C pendant 10 min, montée jusqu'à 200 °C pendant 15 min, stabilisation à 200 °C pendant 10 min, puis refroidissement pendant 10 min. Le dosage des éléments traces (Al, Cr, Cd, Co, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn) et majeurs (Ca, K, Mg, P) a été réalisé par ICP-OES au LAMA.

Le carbone et l'azote totaux ont été analysés par IRMS par le LAMA sur des échantillons de feuilles préalablement séchés (à 70 °C jusqu'à masse constante) et broyés (< 500 μm).

A.1.4 Traitements des données et analyses statistiques

Correction et validation des résultats ICP-OES • Afin de valider la fiabilité des mesures obtenues par ICP-OES, plusieurs contrôles ont été mis en place. Le premier consiste à analyser des solutions de contrôle à concentrations connues (QC), distinctes des étalons, afin de vérifier la stabilité de l'instrument. Le deuxième consiste à digérer des échantillons certifiés (CRM) de sols et de végétaux, dont les concentrations en éléments sont connues. Dans le cadre des analyses, du pseudogley de terre brune (1678-3) et de la luzerne (1951-2) ont été utilisés respectivement comme CRM pour les échantillons de sol et de feuilles. À partir des résultats obtenus pour les CRM, la fiabilité de la digestion peut être évaluée par le calcul d'un score z : une digestion est considérée fiable si le score est inférieur à |2| et non fiable si le score est supérieur à |3|. Ainsi, après vérification des gammes d'étalons, correction des blancs et calcul des scores z pour les éléments totaux, les mesures sont validées et les concentrations peuvent être calculées selon l'équation suivant :

$$\text{Concentration de l'élément } (\text{g.kg}^{-1}) = \frac{\text{mesure ICP } (\text{g.L}^{-1}) \times \text{volume de solution (L)}}{\text{masse prise d'essai (kg)}}$$

Analyses statistiques • Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec *R* (version 4.4.0) (Team, 2022). Les moyennes et écarts-types ont été calculés avec la fonction *aggregate* du package *stats*. La normalité des données a été vérifiée avec *shapiro.test*, et, pour les données normales, l'homogénéité des variances a été testée avec *bartlett.test*. Pour les variables normales et homogènes, une ANOVA (*analysis of variance*) a été réalisée avec la fonction *aov*. Pour les variables ne respectant pas ces conditions, un test de Kruskal-Wallis (*kruskal.test*) a été utilisé pour détecter d'éventuelles différences significatives entre les groupes. En cas de différences significatives, des tests de Wilcoxon deux à deux ont été effectués avec *wilcox_test*. Enfin, les analyses en composantes principales (ACP) et les matrices de corrélation ont été réalisées avec les packages *FactoMineR* (Lê et al., 2008) et *corrplot* (Wei et Simko, 2024), respectivement. Les matrices de corrélation ont toutes été établies selon la méthode de Pearson.

Concernant les espèces associées aux substrats ultramafiques — *Psychotria gabriellae, P.*

semperflorens et *Geissois pruinosa* — les facteurs de bioconcentration (BCF) des métaux ont été calculés selon l'équation suivante :

$$\text{BCF} = \frac{[\text{métal}]_{\text{total}} \text{ dans les feuilles}}{[\text{métal}]_{\text{extractible}} \text{ dans le sol}}$$

A.2 Résultats des tests statistiques

Tableau A.1 – **Résultats des tests de Wilcoxon par comparaisons deux à deux sur les concentrations élémentaires des sols.** (1/7)

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
pH	Gp	Pg	9	9	80	0,0006	0,0215	*	Gp-Pg
pH	Gp	Ps	9	9	80	0,0005	0,0215	*	Gp-Ps
Co DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gp_02
Co DTPA	Gp	Bs_Gp_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gp_03
Co DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_P_03
Co DTPA	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Gp-Gr
Co DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_01
Co DTPA	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_02
Co DTPA	Gp	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_03
Co DTPA	Bs_Gp_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_01-Gr
Co DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Pg
Co DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Ps
Co DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Gr
Co DTPA	Bs_Gp_03	Pg	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_03-Pg
Co DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_03-Gr
Co DTPA	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Pg-Gr
Co DTPA	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_Gr_01
Co DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_Gr_02
Co DTPA	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_Gr_03
Co DTPA	Ps	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Ps-Gr
Co DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_01
Co DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_02
Co DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_03
Co DTPA	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_P_01-Gr
Co DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_P_02-Gr
Co DTPA	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_P_03-Gr
Co DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gr-Bs_Gr_02
Cu DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gp_02
Cu DTPA	Gp	Bs_P_01	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_P_01
Cu DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_P_02
Cu DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_P_03
Cu DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_01
Cu DTPA	Gp	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_02
Cu DTPA	Gp	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gp-Bs_Gr_03
Cu DTPA	Bs_Gp_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_01-Gr
Cu DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Pg
Cu DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Ps
Cu DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_02-Gr
Cu DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0281	*	Bs_Gp_03-Gr
Cu DTPA	Pg	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_P_03
Cu DTPA	Pg	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_Gr_01
Cu DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Pg-Bs_Gr_02
Cu DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_P_02
Cu DTPA	Ps	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_P_03
Cu DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_01
Cu DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_02
Cu DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Ps-Bs_Gr_03
Cu DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_P_02-Gr
Cu DTPA	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0281	*	Bs_P_03-Gr
Cu DTPA	Gr	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gr-Bs_Gr_01
Cu DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gr-Bs_Gr_02

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; **P** = Psychotria ; **Bs** = bulk soil ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite (2/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Cu DTPA	Gr	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0281	*	Gr-Bs_Gr_03
Fe DTPA	Gp	Bs_Gp_01	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gp_01
Fe DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gp_02
Fe DTPA	Gp	Bs_Gp_03	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gp_03
Fe DTPA	Gp	Pg	9	9	0	0,0000	0,0032	**	Gp-Pg
Fe DTPA	Gp	Ps	9	9	7	0,0020	0,0413	*	Gp-Ps
Fe DTPA	Gp	Bs_P_01	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_P_01
Fe DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_P_02
Fe DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_P_03
Fe DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gr_01
Fe DTPA	Gp	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gr_02
Fe DTPA	Gp	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gp-Bs_Gr_03
Fe DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0413	*	Bs_Gp_02-Pg
Fe DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0413	*	Bs_Gp_02-Ps
Fe DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0413	*	Bs_Gp_02-Gr
Fe DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Pg-Bs_Gr_02
Fe DTPA	Gr	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gr-Bs_Gr_01
Fe DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0413	*	Gr-Bs_Gr_02
K DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_Gp_02
K DTPA	Gp	Bs_Gp_03	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_Gp_03
K DTPA	Gp	Pg	9	9	0	0,0000	0,0032	**	Gp-Pg
K DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_P_02
K DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_P_03
K DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_Gr_01
K DTPA	Gp	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_Gr_03
K DTPA	Bs_Gp_01	Pg	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_01-Pg
K DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Pg
K DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Ps
K DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Gr
K DTPA	Bs_Gp_03	Pg	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_03-Pg
K DTPA	Bs_Gp_03	Ps	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_03-Ps
K DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_03-Gr
K DTPA	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Pg-Bs_P_02
K DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Pg-Bs_Gr_02
K DTPA	Pg	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Pg-Bs_Gr_03
K DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_P_02
K DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_Gr_02
K DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_Gr_03
K DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gr-Bs_Gr_02
Mg DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0234	*	Gp-Bs_Gp_02
Mg DTPA	Gp	Bs_Gp_03	9	3	27	0,0090	0,0234	*	Gp-Bs_Gp_03
Mg DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Gp-Bs_P_02
Mg DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Gp-Bs_Gr_01
Mg DTPA	Gp	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Gp-Bs_Gr_02
Mg DTPA	Bs_Gp_01	Ps	3	9	27	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_01-Ps
Mg DTPA	Bs_Gp_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_01-Gr
Mg DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_02-Pg
Mg DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_02-Ps
Mg DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_02-Gr
Mg DTPA	Bs_Gp_03	Pg	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_03-Pg
Mg DTPA	Bs_Gp_03	Ps	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_03-Ps
Mg DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_Gp_03-Gr
Mg DTPA	Pg	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_P_01
Mg DTPA	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_P_02
Mg DTPA	Pg	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_P_03
Mg DTPA	Pg	Gr	9	9	0	0,0000	0,0016	**	Pg-Gr
Mg DTPA	Pg	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_Gr_01
Mg DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_Gr_02
Mg DTPA	Pg	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Pg-Bs_Gr_03

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif; **Gp** = Geissois pruinosa; **Gr** = Geissois racemosa; **Pg** = Psychotria gabriellae; **Ps** = Psychotria semperflorens; **P** = Psychotria; **Bs** = bulk soil; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite (3/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Mg DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Ps-Bs_P_02
Mg DTPA	Ps	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0234	*	Ps-Bs_P_03
Mg DTPA	Ps	Gr	9	9	0	0,0000	0,0016	**	Ps-Gr
Mg DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Ps-Bs_Gr_01
Mg DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Ps-Bs_Gr_02
Mg DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Ps-Bs_Gr_03
Mg DTPA	Bs_P_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_P_01-Gr
Mg DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0234	*	Bs_P_02-Gr
Mg DTPA	Bs_P_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0234	*	Bs_P_03-Gr
Mg DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0234	*	Gr-Bs_Gr_02
Mn DTPA	Gp	Bs_Gp_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_Gp_01
Mn DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_Gp_02
Mn DTPA	Gp	Bs_Gp_03	9	3	0	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_Gp_03
Mn DTPA	Gp	Pg	9	9	0	0,0000	0,0006	***	Gp-Pg
Mn DTPA	Gp	Ps	9	9	0	0,0000	0,0006	***	Gp-Ps
Mn DTPA	Gp	Bs_P_01	9	3	0	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_P_01
Mn DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_P_03
Mn DTPA	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Gp-Gr
Mn DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_Gr_01
Mn DTPA	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Gp-Bs_Gr_02
Mn DTPA	Bs_Gp_01	Pg	3	9	0	0,0090	0,0226	*	Bs_Gp_01-Pg
Mn DTPA	Bs_Gp_01	Ps	3	9	0	0,0090	0,0226	*	Bs_Gp_01-Ps
Mn DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0226	*	Bs_Gp_02-Pg
Mn DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0226	*	Bs_Gp_02-Ps
Mn DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0226	*	Bs_Gp_03-Gr
Mn DTPA	Pg	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Pg-Bs_P_01
Mn DTPA	Pg	Bs_P_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Pg-Bs_P_02
Mn DTPA	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Pg-Gr
Mn DTPA	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Pg-Bs_Gr_01
Mn DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Pg-Bs_Gr_02
Mn DTPA	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Pg-Bs_Gr_03
Mn DTPA	Ps	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Ps-Bs_P_01
Mn DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Ps-Bs_P_02
Mn DTPA	Ps	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Ps-Gr
Mn DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Ps-Bs_Gr_01
Mn DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Ps-Bs_Gr_02
Mn DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0226	*	Ps-Bs_Gr_03
Mn DTPA	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0226	*	Bs_P_01-Gr
Mn DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0226	*	Bs_P_02-Gr
Mn DTPA	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0226	*	Bs_P_03-Gr
Mn DTPA	Gr	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0226	*	Gr-Bs_Gr_03
Ni DTPA	Gp	Bs_Gp_01	9	3	0	0,0090	0,0242	*	Gp-Bs_Gp_01
Ni DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Gp-Bs_Gp_02
Ni DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0242	*	Gp-Bs_P_02
Ni DTPA	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Gp-Gr
Ni DTPA	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Gp-Bs_Gr_01
Ni DTPA	Gp	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Gp-Bs_Gr_03
Ni DTPA	Bs_Gp_01	Pg	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_01-Pg
Ni DTPA	Bs_Gp_01	Ps	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_01-Ps
Ni DTPA	Bs_Gp_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_01-Gr
Ni DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_02-Pg
Ni DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_02-Ps
Ni DTPA	Bs_Gp_03	Ps	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_03-Ps
Ni DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_Gp_03-Gr
Ni DTPA	Pg	Ps	9	9	72	0,0040	0,0242	*	Pg-Ps
Ni DTPA	Pg	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_P_01
Ni DTPA	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_P_02
Ni DTPA	Pg	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_P_03
Ni DTPA	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Pg-Gr

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; **P** = Psychotria ; **Bs** = bulk soil ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite (4/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Ni DTPA	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_Gr_01
Ni DTPA	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_Gr_02
Ni DTPA	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Pg-Bs_Gr_03
Ni DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0242	*	Ps-Bs_P_02
Ni DTPA	Ps	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Ps-Gr
Ni DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Ps-Bs_Gr_01
Ni DTPA	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0242	*	Ps-Bs_Gr_03
Ni DTPA	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_P_01-Gr
Ni DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_P_02-Gr
Ni DTPA	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0242	*	Bs_P_03-Gr
Ni DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0242	*	Gr-Bs_Gr_02
Zn DTPA	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_Gp_02
Zn DTPA	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_P_02
Zn DTPA	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Gp-Bs_P_03
Zn DTPA	Bs_Gp_01	Ps	3	9	27	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_01-Ps
Zn DTPA	Bs_Gp_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_01-Gr
Zn DTPA	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Pg
Zn DTPA	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Ps
Zn DTPA	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_02-Gr
Zn DTPA	Bs_Gp_03	Ps	3	9	27	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_03-Ps
Zn DTPA	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_Gp_03-Gr
Zn DTPA	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Pg-Bs_P_02
Zn DTPA	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_P_02
Zn DTPA	Ps	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_P_03
Zn DTPA	Ps	Gr	9	9	0	0,0000	0,0032	**	Ps-Gr
Zn DTPA	Ps	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_Gr_01
Zn DTPA	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Ps-Bs_Gr_02
Zn DTPA	Bs_P_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0334	*	Bs_P_01-Gr
Zn DTPA	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0334	*	Bs_P_02-Gr
Zn DTPA	Gr	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gr-Bs_Gr_01
Zn DTPA	Gr	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gr-Bs_Gr_02
Zn DTPA	Gr	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0334	*	Gr-Bs_Gr_03
Co total	Gp	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_P_03
Co total	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Gp-Gr
Co total	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_Gr_01
Co total	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_Gr_02
Co total	Gp	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_Gr_03
Co total	Bs_Gp_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_01-Gr
Co total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_02-Gr
Co total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_03-Gr
Co total	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Pg-Gr
Co total	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_Gr_01
Co total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_Gr_02
Co total	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_Gr_03
Co total	Ps	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Ps-Gr
Co total	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_Gr_01
Co total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_Gr_02
Co total	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_Gr_03
Co total	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_P_01-Gr
Co total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_P_02-Gr
Co total	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_P_03-Gr
Co total	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Gr-Bs_Gr_02
Cu total	Gp	Bs_Gp_02	9	3	0	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_Gp_02
Cu total	Gp	Bs_Gp_03	9	3	0	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_Gp_03
Cu total	Gp	Pg	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Gp-Pg
Cu total	Gp	Ps	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Gp-Ps
Cu total	Gp	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_P_01
Cu total	Gp	Bs_P_02	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_P_02
Cu total	Gp	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_P_03

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif; **Gp** = Geissois pruinosa; **Gr** = Geissois racemosa; **Pg** = Psychotria gabriellae; **Ps** = Psychotria semperflorens; **P** = Psychotria; **Bs** = bulk soil; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite (5/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Cu total	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Gp-Gr
Cu total	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_Gr_01
Cu total	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_Gr_02
Cu total	Gp	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Gp-Bs_Gr_03
Cu total	Bs_Gp_01	Pg	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_01-Pg
Cu total	Bs_Gp_01	Ps	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_01-Ps
Cu total	Bs_Gp_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_01-Gr
Cu total	Bs_Gp_02	Pg	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_02-Pg
Cu total	Bs_Gp_02	Ps	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_02-Ps
Cu total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_02-Gr
Cu total	Bs_Gp_03	Pg	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_03-Pg
Cu total	Bs_Gp_03	Ps	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_03-Ps
Cu total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_Gp_03-Gr
Cu total	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Pg-Gr
Cu total	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Pg-Bs_Gr_01
Cu total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Pg-Bs_Gr_02
Cu total	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Pg-Bs_Gr_03
Cu total	Ps	Gr	9	9	81	0,0000	0,0006	***	Ps-Gr
Cu total	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Ps-Bs_Gr_01
Cu total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Ps-Bs_Gr_02
Cu total	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0213	*	Ps-Bs_Gr_03
Cu total	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_P_01-Gr
Cu total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_P_02-Gr
Cu total	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0213	*	Bs_P_03-Gr
Cu total	Gr	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0213	*	Gr-Bs_Gr_01
Cu total	Gr	Bs_Gr_02	9	3	0	0,0090	0,0213	*	Gr-Bs_Gr_02
Mn total	Gp	Bs_Gp_01	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_Gp_01
Mn total	Gp	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_P_01
Mn total	Gp	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_P_03
Mn total	Gp	Gr	9	9	81	0,0000	0,0032	**	Gp-Gr
Mn total	Gp	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_Gr_01
Mn total	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_Gr_02
Mn total	Gp	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Gp-Bs_Gr_03
Mn total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0390	*	Bs_Gp_02-Gr
Mn total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0390	*	Bs_Gp_03-Gr
Mn total	Pg	Gr	9	9	76	0,0008	0,0203	*	Pg-Gr
Mn total	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Pg-Bs_Gr_01
Mn total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Pg-Bs_Gr_02
Mn total	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Pg-Bs_Gr_03
Mn total	Ps	Gr	9	9	79	0,0002	0,0064	**	Ps-Gr
Mn total	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Ps-Bs_Gr_01
Mn total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Ps-Bs_Gr_02
Mn total	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0390	*	Ps-Bs_Gr_03
Mn total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0390	*	Bs_P_02-Gr
Ni total	Gp	Pg	9	9	81	0,0000	0,0016	**	Gp-Pg
Ni total	Gp	Ps	9	9	81	0,0000	0,0016	**	Gp-Ps
Ni total	Gp	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Gp-Bs_P_01
Ni total	Gp	Bs_P_02	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Gp-Bs_P_02
Ni total	Gp	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Gp-Bs_P_03
Ni total	Gp	Gr	9	5	45	0,0010	0,0156	*	Gp-Gr
Ni total	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Gp-Bs_Gr_02
Ni total	Bs_Gp_01	Pg	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_01-Pg
Ni total	Bs_Gp_01	Ps	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_01-Ps
Ni total	Bs_Gp_02	Pg	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_02-Pg
Ni total	Bs_Gp_02	Ps	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_02-Ps

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif; **Gp** = Geissois pruinosa; **Gr** = Geissois racemosa; **Pg** = Psychotria gabriellae; **Ps** = Psychotria semperflorens; **P** = Psychotria; **Bs** = bulk soil; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite (6/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Ni total	Bs_Gp_03	Pg	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_03-Pg
Ni total	Bs_Gp_03	Ps	3	9	27	0,0090	0,0369	*	Bs_Gp_03-Ps
Ni total	Pg	Bs_P_01	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Pg-Bs_P_01
Ni total	Pg	Bs_P_03	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Pg-Bs_P_03
Ni total	Pg	Gr	9	5	45	0,0010	0,0156	*	Pg-Gr
Ni total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Pg-Bs_Gr_02
Ni total	Ps	Gr	9	5	45	0,0010	0,0156	*	Ps-Gr
Ni total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0369	*	Ps-Bs_Gr_02
P total	Gp	Pg	9	9	0	0,0000	0,0011	**	Gp-Pg
P total	Gp	Ps	9	9	0	0,0000	0,0011	**	Gp-Ps
P total	Gp	Bs_P_01	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Gp-Bs_P_01
P total	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Gp-Bs_P_02
P total	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Gp-Bs_P_03
P total	Gp	Gr	9	9	0	0,0000	0,0011	**	Gp-Gr
P total	Gp	Bs_Gr_01	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Gp-Bs_Gr_01
P total	Gp	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Gp-Bs_Gr_03
P total	Bs_Gp_01	Pg	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_01-Pg
P total	Bs_Gp_01	Ps	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_01-Ps
P total	Bs_Gp_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_01-Gr
P total	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_02-Pg
P total	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_02-Ps
P total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_02-Gr
P total	Bs_Gp_03	Pg	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_03-Pg
P total	Bs_Gp_03	Ps	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_03-Ps
P total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_Gp_03-Gr
P total	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Pg-Bs_P_02
P total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0293	*	Pg-Bs_Gr_02
P total	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0293	*	Ps-Bs_P_02
P total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0293	*	Ps-Bs_Gr_02
P total	Bs_P_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0293	*	Bs_P_01-Gr
P total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0293	*	Bs_P_02-Gr
P total	Gr	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0293	*	Gr-Bs_Gr_02
N total	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0319	*	Gp-Bs_Gp_02
N total	Gp	Pg	9	9	0	0,0000	0,0011	**	Gp-Pg
N total	Gp	Ps	9	9	0	0,0004	0,0080	**	Gp-Ps
N total	Gp	Bs_P_01	9	3	0	0,0090	0,0319	*	Gp-Bs_P_01
N total	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0319	*	Gp-Bs_P_02
N total	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0319	*	Gp-Bs_P_03
N total	Gp	Gr	9	9	0	0,0000	0,0011	**	Gp-Gr
N total	Gp	Bs_Gr_03	9	3	0	0,0090	0,0319	*	Gp-Bs_Gr_03
N total	Bs_Gp_01	Pg	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_01-Pg
N total	Bs_Gp_01	Ps	3	9	0	0,0160	0,0403	*	Bs_Gp_01-Ps
N total	Bs_Gp_01	Gr	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_01-Gr
N total	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_02-Pg
N total	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0160	0,0403	*	Bs_Gp_02-Ps
N total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_02-Gr
N total	Bs_Gp_03	Pg	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_03-Pg
N total	Bs_Gp_03	Ps	3	9	0	0,0160	0,0403	*	Bs_Gp_03-Ps
N total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0319	*	Bs_Gp_03-Gr
N total	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0319	*	Pg-Bs_P_02
N total	Pg	Gr	9	9	81	0,0000	0,0011	**	Pg-Gr

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; **P** = Psychotria ; **Bs** = bulk soil ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Suite et fin (7/7).

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
N total	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0319	*	Pg-Bs_Gr_01
N total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0160	0,0403	*	Pg-Bs_Gr_02
N total	Pg	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0090	0,0319	*	Pg-Bs_Gr_03
N total	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0160	0,0403	*	Ps-Bs_P_02
N total	Ps	Gr	9	9	79	0,0008	0,0123	*	Ps-Gr
N total	Ps	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0160	0,0403	*	Ps-Bs_Gr_01
N total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0160	0,0403	*	Ps-Bs_Gr_02
N total	Ps	Bs_Gr_03	9	3	27	0,0160	0,0403	*	Ps-Bs_Gr_03
N total	Bs_P_01	Gr	3	9	27	0,0090	0,0319	*	Bs_P_01-Gr
N total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0319	*	Bs_P_02-Gr
N total	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0319	*	Bs_P_03-Gr
N total	Gr	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0160	0,0403	*	Gr-Bs_Gr_02
C total	Gp	Bs_Gp_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_Gp_02
C total	Gp	Pg	9	9	8	0,0030	0,0351	*	Gp-Pg
C total	Gp	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_P_02
C total	Gp	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_P_03
C total	Gp	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gp-Bs_Gr_02
C total	Bs_Gp_02	Pg	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_02-Pg
C total	Bs_Gp_02	Ps	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_02-Ps
C total	Bs_Gp_02	Gr	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_02-Gr
C total	Bs_Gp_03	Pg	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_03-Pg
C total	Bs_Gp_03	Ps	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_03-Ps
C total	Bs_Gp_03	Gr	3	9	0	0,0090	0,0351	*	Bs_Gp_03-Gr
C total	Pg	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_P_02
C total	Pg	Bs_Gr_01	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_Gr_01
C total	Pg	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Pg-Bs_Gr_02
C total	Ps	Bs_P_02	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_P_02
C total	Ps	Bs_P_03	9	3	0	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_P_03
C total	Ps	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Ps-Bs_Gr_02
C total	Bs_P_02	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_P_02-Gr
C total	Bs_P_03	Gr	3	9	27	0,0090	0,0351	*	Bs_P_03-Gr
C total	Gr	Bs_Gr_02	9	3	27	0,0090	0,0351	*	Gr-Bs_Gr_02

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif ; **Gp** = Geissois pruinosa ; **Gr** = Geissois racemosa ; **Pg** = Psychotria gabriellae ; **Ps** = Psychotria semperflorens ; **P** = Psychotria ; **Bs** = bulk soil ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Tableau A.2 – **Résultats des tests de Wilcoxon par comparaisons deux à deux sur les concentrations élémentaires des feuilles.**

Variable	Groupe 1	Groupe 2	N_1	N_2	Statistique	*p*-value	*p*-value ajustée	Significativité	Comparaison
Cd total	Gp	Pg	9	9	81	0,00004	0,00012	***	Gp-Pg
Cd total	Gp	Ps	9	9	78	0,00029	0,00058	***	Gp-Ps
Cd total	Gp	Gr	9	9	81	0,00004	0,00012	***	Gp-Gr
Cd total	Pg	Ps	9	9	16	0,03200	0,03840	*	Pg-Ps
Cd total	Pg	Gr	9	9	16	0,03200	0,03840	*	Pg-Gr
Co total	Gp	Pg	9	9	81	0,00004	0,00008	****	Gp-Pg
Co total	Gp	Ps	9	3	27	0,00900	0,01080	*	Gp-Ps
Co total	Gp	Gr	9	9	81	0,00004	0,00008	****	Gp-Gr
Co total	Pg	Ps	9	3	27	0,00900	0,01080	*	Pg-Ps
Co total	Pg	Gr	9	9	81	0,00004	0,00008	****	Pg-Gr
Cr total	Gp	Gr	9	9	81	0,00004	0,00012	***	Gp-Gr
Cr total	Pg	Gr	9	9	81	0,00004	0,00012	***	Pg-Gr
Cr total	Ps	Gr	9	9	77	0,00049	0,00099	***	Ps-Gr
Cu total	Gp	Gr	9	9	11	0,00800	0,02400	*	Gp-Gr
Cu total	Pg	Gr	9	9	9	0,00400	0,02400	*	Pg-Gr
Mn total	Gp	Pg	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Gp-Pg
Mn total	Gp	Ps	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Gp-Ps
Mn total	Gp	Gr	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Gp-Gr
Mn total	Ps	Gr	9	9	72	0,00400	0,00600	**	Ps-Gr
Pb total	Gp	Pg	8	9	0	0,00008	0,00025	***	Gp-Pg
Pb total	Gp	Ps	8	8	57	0,00700	0,01050	*	Gp-Ps
Pb total	Pg	Ps	9	8	72	0,00008	0,00025	***	Pg-Ps
Pb total	Pg	Gr	9	6	54	0,00040	0,00080	***	Pg-Gr
P total	Gp	Pg	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Gp-Pg
P total	Gp	Ps	9	9	4	0,00049	0,00059	***	Gp-Ps
P total	Gp	Gr	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Gp-Gr
P total	Pg	Ps	9	9	63	0,05000	0,05000	*	Pg-Ps
P total	Pg	Gr	9	9	3	0,00029	0,00043	***	Pg-Gr
P total	Ps	Gr	9	9	0	0,00004	0,00008	****	Ps-Gr
Zn total	Gp	Pg	9	9	0	0,00004	0,00005	****	Gp-Pg
Zn total	Gp	Ps	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Gp-Ps
Zn total	Gp	Gr	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Gp-Gr
Zn total	Pg	Ps	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Pg-Ps
Zn total	Pg	Gr	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Pg-Gr
Ca total	Gp	Gr	9	9	1	0,00008	0,00049	***	Gp-Gr
Ca total	Pg	Gr	9	9	11	0,00800	0,02400	*	Pg-Gr
K total	Gp	Pg	9	9	14	0,01900	0,02850	*	Gp-Pg
K total	Gp	Ps	9	9	0	0,00004	0,00012	***	Gp-Ps
K total	Gp	Gr	9	9	3	0,00029	0,00058	***	Gp-Gr
K total	Ps	Gr	9	9	81	0,00004	0,00012	***	Ps-Gr
Mg total	Gp	Pg	9	9	81	0,00004	0,00006	****	Gp-Pg
Mg total	Gp	Ps	9	9	0	0,00004	0,00006	****	Gp-Ps
Mg total	Pg	Ps	9	9	0	0,00004	0,00006	****	Pg-Ps
Mg total	Pg	Gr	9	9	9	0,00400	0,00480	**	Pg-Gr
Mg total	Ps	Gr	9	9	81	0,00004	0,00006	****	Ps-Gr
Ni total	Gp	Pg	9	9	0	0,00004	0,00005	****	Gp-Pg
Ni total	Gp	Ps	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Gp-Ps
Ni total	Gp	Gr	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Gp-Gr
Ni total	Pg	Ps	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Pg-Ps
Ni total	Pg	Gr	9	9	81	0,00004	0,00005	****	Pg-Gr
Ni total	Ps	Gr	9	9	63	0,05000	0,05000	*	Ps-Gr
N total	Gp	Pg	9	9	0	0,00004	0,00004	****	Gp-Pg
N total	Gp	Ps	9	9	0	0,00004	0,00004	****	Gp-Ps
N total	Gp	Gr	9	9	0	0,00004	0,00004	****	Gp-Gr
N total	Pg	Ps	9	9	81	0,00004	0,00004	****	Pg-Ps
N total	Pg	Gr	9	9	81	0,00004	0,00004	****	Pg-Gr
N total	Ps	Gr	9	9	81	0,00004	0,00004	****	Ps-Gr

Les résultats présentés dans ce tableau ne concernent que les comparaisons significativement différentes (p-value < 0,05). L'ajustement des p-values a été effectué selon la méthode "fdr".
*Légende : **N** = effectif; **Gp** = Geissois pruinosa; **Gr** = Geissois racemosa; **Pg** = Psychotria gabriellae; **Ps** = Psychotria semperflorens.*

Tableau A.3 – **Résultats de l'ANOVA et du test de Tukey pour le C dans les échantillons de feuilles.**

Facteur	**Df**	**Somme des carrés**	**Carré moyen**	**Valeur F**	**Pr(>F)**
Espèces	3	3953	1317.5	28.31	$3.94e^{-9}$ ***
Résidus	32	1489	46.5		

Lettres du test de Tukey : Gr = a, Pg = a, Ps = b, Gp = c
Codes de signification : 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

A.3 Matrices de corrélation complémentaires

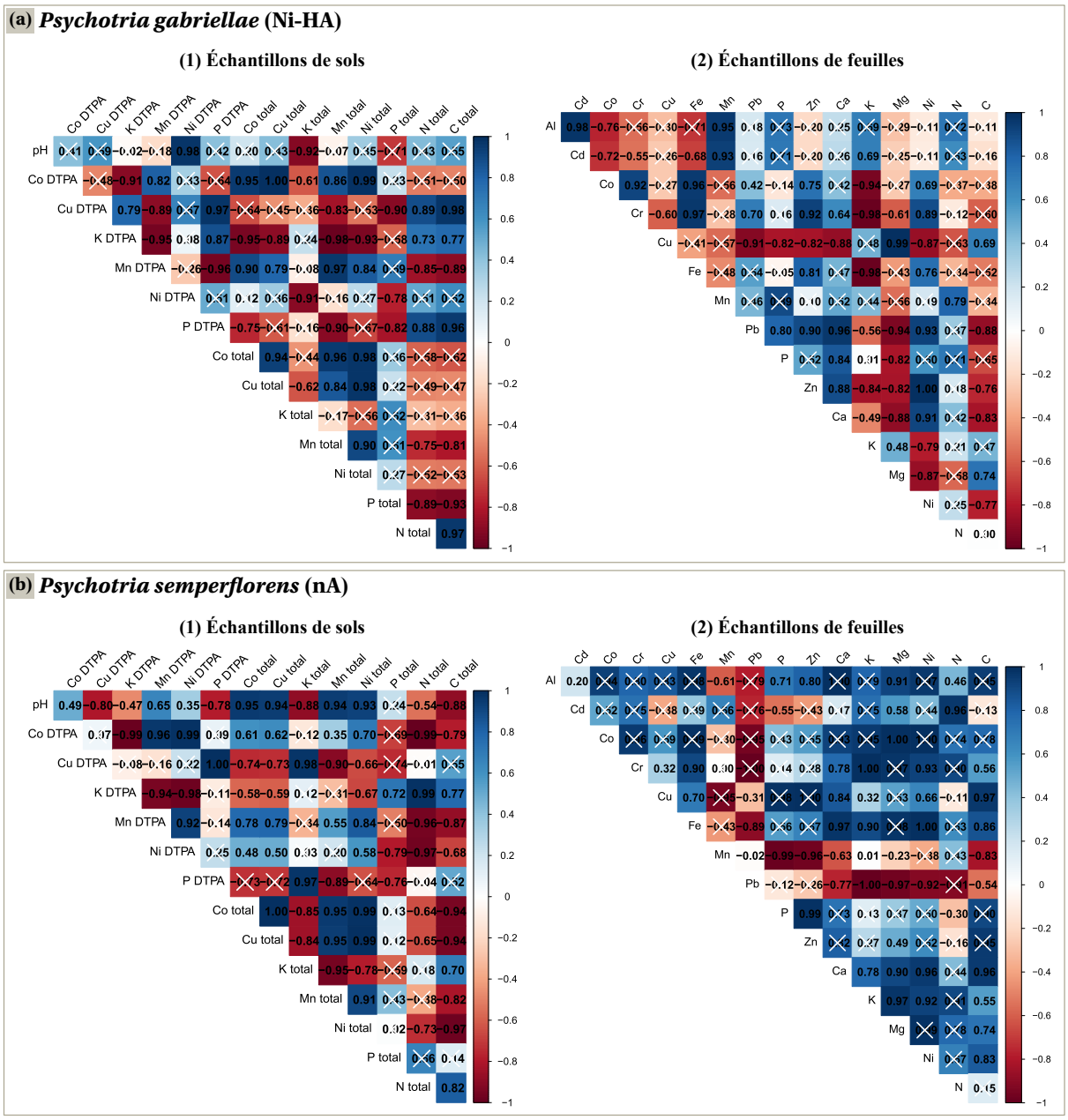


Figure A.2 – **Matrices de corrélation des éléments mesurés dans les échantillons de sols et de feuilles associés aux espèces *Psychotria*.**

Les croix blanches indiquent les corrélations non significatives (p-value > 0,05).
*(**a**) Matrice de corrélation pour Psychotria gabriellae : (**a.1**) échantillons de sols et (**a.2**) échantillons de feuilles.*
*(**b**) Matrice de corrélation pour Psychotria semperflorens : (**b.1**) échantillons de sols et (**b.2**) échantillons feuilles.*
*Légende : **Ni-HA** = hyperaccumulateur de Ni ; **nA** = non accumulateur ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

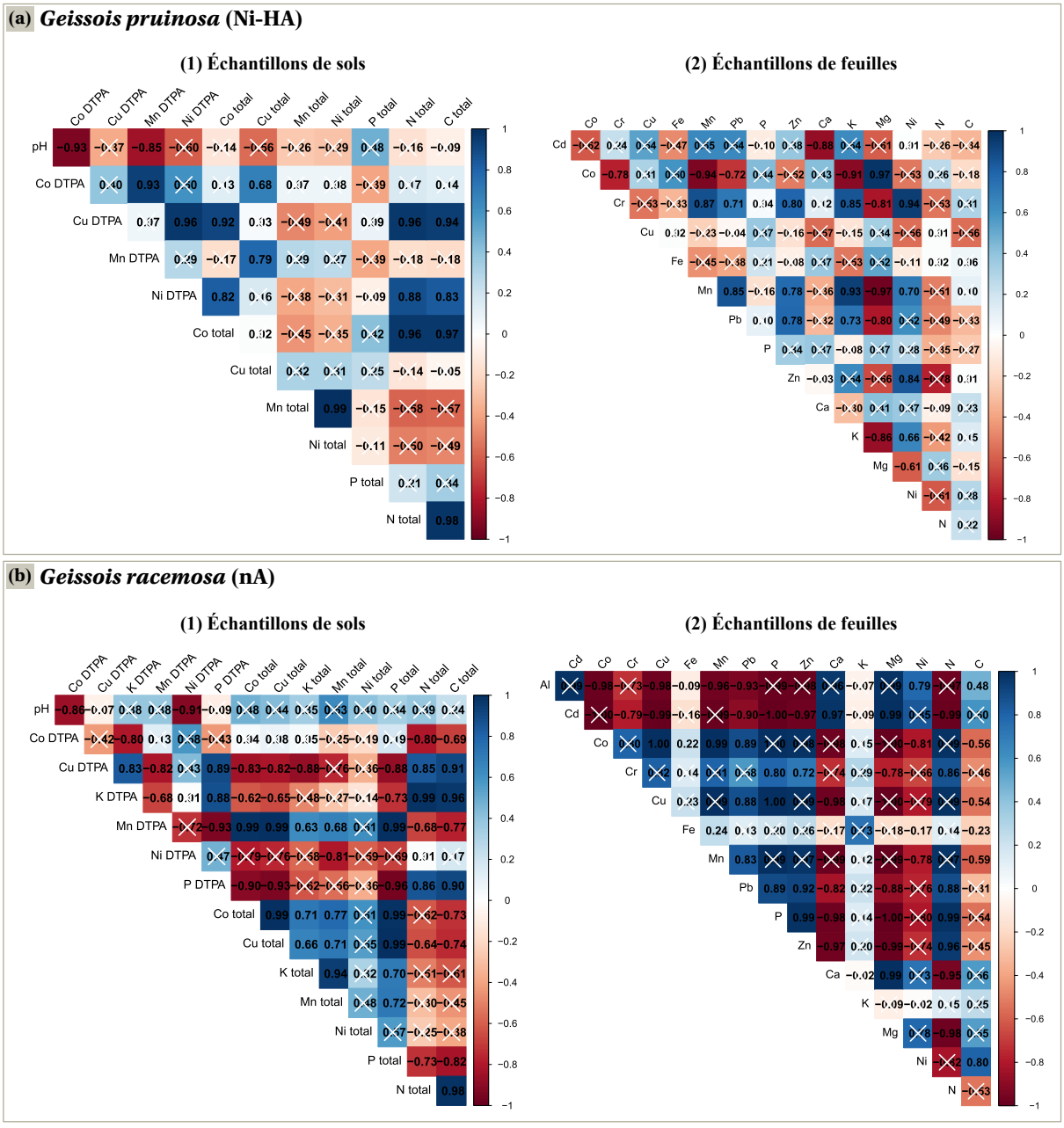
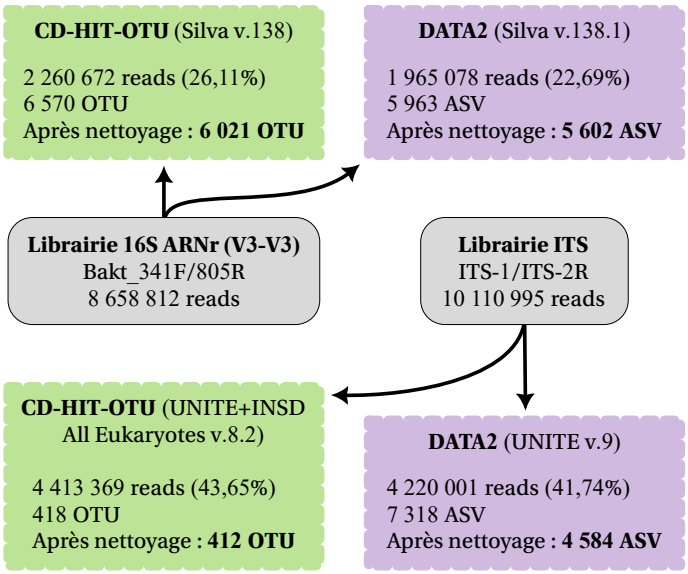


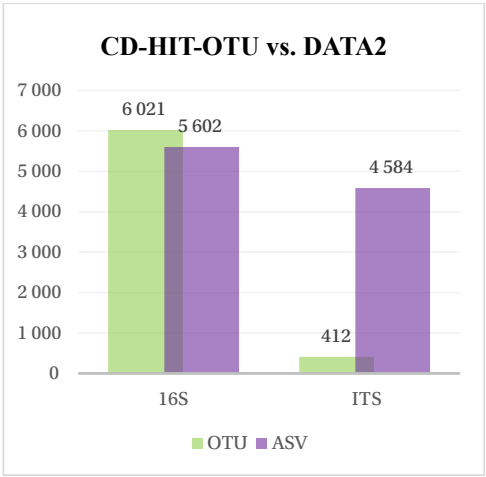
Figure A.3 – **Matrices de corrélation des éléments mesurés dans les échantillons de sols et de feuilles associés aux espèces *Geissois*.**

Les croix blanches indiquent les corrélations non significatives (p-value > 0,05).
*(**a**) Matrice de corrélation pour Geissois pruinosa : (**a.1**) échantillons de sols et (**a.2**) échantillons de feuilles.*
*(**b**) Matrice de corrélation pour Geissois racemosa : (**b.1**) échantillons de sols et (**b.2**) échantillons feuilles.*
*Légende : **Ni-HA** = hyperaccumulateur de Ni ; **nA** = non accumulateur ; **DTPA** = acide diéthylènetriaminepentaacétique.*

Annexe du CHAPITRE III

B.1 Pipeline bioinformatique





N.B.: Etude sur des sols issus de substrats ultramafiques de Nouvelle-Calédonie → 2 722 OTUs fongiques (Gourmelon et al., 2016).

Figure B.1 – **Vue comparative des pipelines bioinformatiques utilisés par le prestataire (CD-HIT-OTU) et dans nos analyses (DADA2).**

L'ensemble des scripts du **pipeline bioinformatique** utilisé — ainsi que ceux de l'**analyse statistique** — sont disponibles sur mon **GitHub** (github.com/juliedijoux).

B.2 Annexes de l'article

B.2.1 Additional file 1

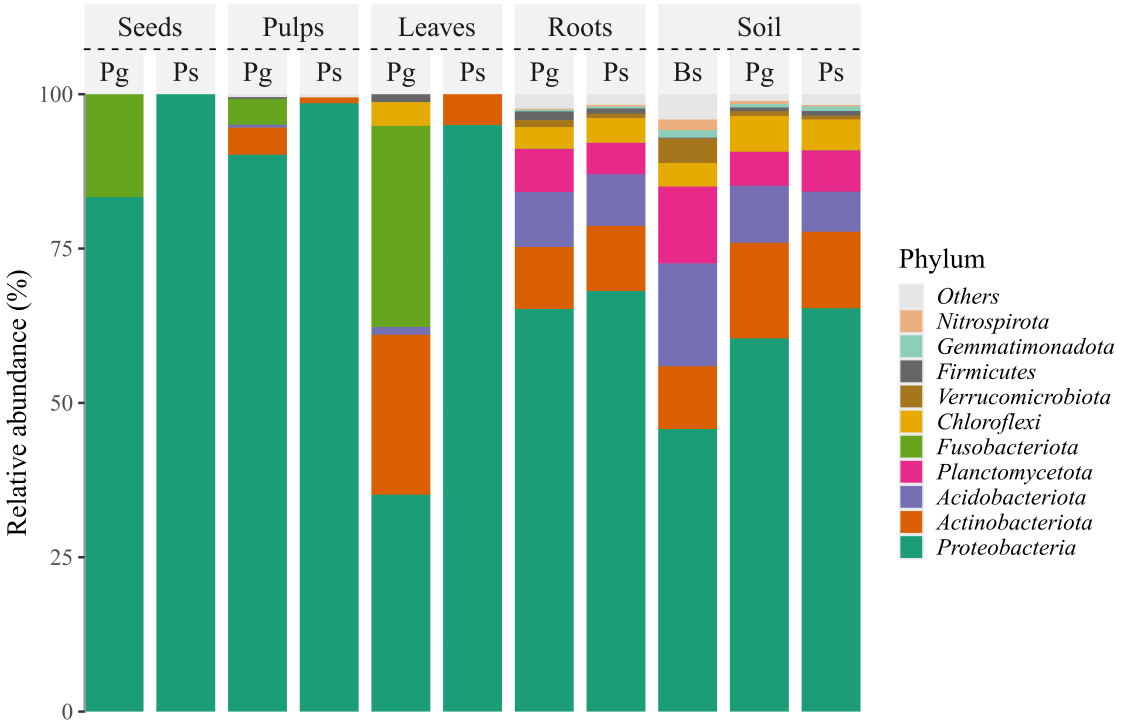
Detailed protocol for DNA extraction using a CTAB method adapted from Salzman et al. (1999) : Initially, 20 mg of ground leaf, pulp, seed, or root samples were incubated in 800 µL of CTAB-PVP solution (2% CTAB, 2% PVP, 100 mM Tris-HCl pH 8, 25 mM EDTA, 2 M NaCl, and 2% β-mercaptoethanol) with 6 µL of β-mercaptoethanol at 65 °C with shaking. After centrifugation (12,000 x g; 10 minutes), the supernatant was mixed with an equal volume of chloroform :isoamyl alcohol (24 :1), shaken, incubated for 5 minutes at room temperature,

and then centrifuged (12,000 x g; 10 minutes). This step was repeated twice. Next, 2/3 volume of ice-cold isopropanol was added to the supernatant, and the samples were incubated overnight at -20 °C. The samples were then centrifuged for 5 minutes at 18,000 x g to remove the supernatant. Then, 500 µL of 75% ethanol was added to the pellet. The sample was centrifuged for 5 minutes at 18,000 x g, the supernatant was removed, and this step was repeated twice. The pellet was dried for 20 minutes in a SavantTM DNA SpeedVacTM Model DNA120 (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA) at 43 °C and dissolved in 60 µL of pure water, 140 µL of SSTE buffer (0.5% SDS, 10 mM Tris-HCl pH 8, 1 mM EDTA, and 1 M NaCl—filtered at 0.22 µm), and 200 µL of phenol :chloroform :isoamyl alcohol (25 :24 :1). After vortexing, the samples were incubated for 5 minutes at room temperature and centrifuged (12,000 x g; 10 minutes). The supernatant was mixed with an equal volume of chloroform :isoamyl alcohol (24 :1), homogenised, incubated for 5 minutes at room temperature, and centrifuged again (12,000 x g; 10 minutes). DNA was precipitated by adding 2 volumes of ice-cold 100% ethanol and 1/10 volume of 3 M NaAc (pH 5.8) to the supernatant, followed by a 2-hour incubation step at - 20 °C. After centrifugation for 20 minutes at 18,000 x g and 4 °C, the DNA pellet was washed twice with ice-cold 75% ethanol and dried for 20 minutes using the SpeedVac at 43 °C. The dried DNA pellet was suspended in 50 µL of TE buffer (10 mM Tris-HCl pH 8 and 1 mM EDTA—filtered at 0.22 µm).

B.2.2 Additional file 2

The complete Additional file 2 is available online at the following link : **Complete Additional File 2**. Only the figure displaying the relative abundances of bacterial and fungal taxa at the phylum and genus levels is included here.

(a) Relative abundances of the 10 most abundant bacterial taxa at the phylum level of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).



(b) Relative abundances of the 10 most abundant fungal taxa at the phylum level of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).

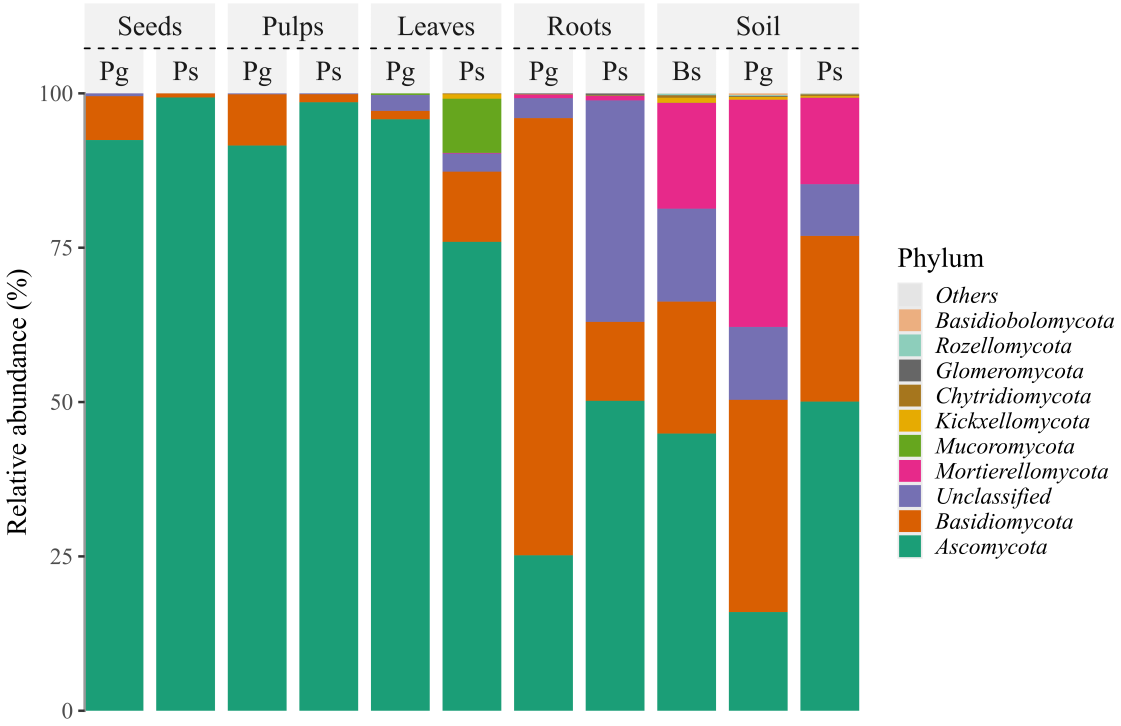
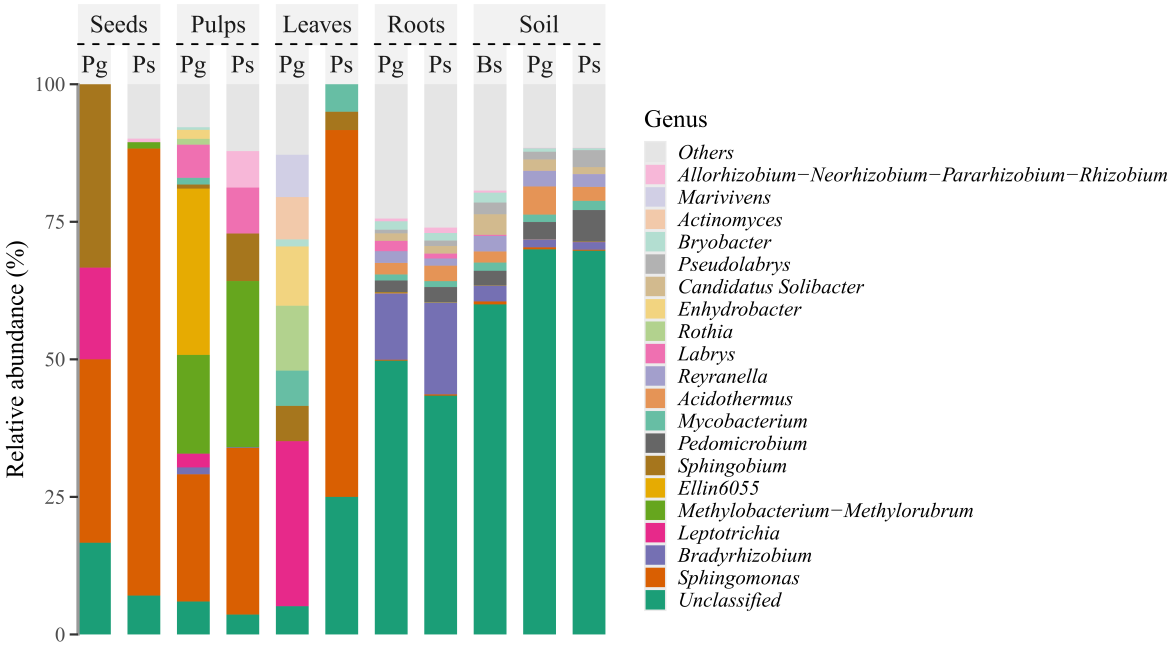


Figure B.2 – **Relative abundances of the most abundant bacterial (a) and fungal (b) taxa at the phylum level of *Psychotria gabrieallae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).**

(a) Relative abundances of the 20 most abundant bacterial taxa at the genus level of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).



(b) Relative abundances of the 20 most abundant fungal taxa at the genus level of *Psychotria gabriellae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).

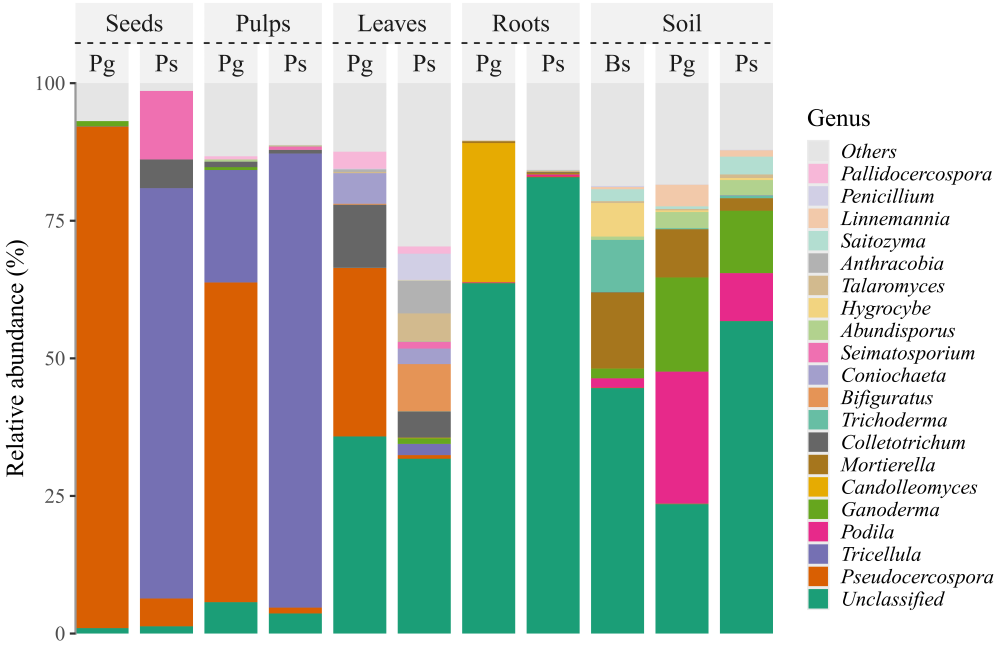


Figure B.3 – **Relative abundances of the most abundant bacterial (a) and fungal (b) taxa at the genus level of *Psychotria gabrieallae* (Pg, Ni-HA), *Psychotria semperflorens* (Ps, nA), and bulk soil (Bs).**

B.2.3 Additional file 3

The complete Additional file 3 is available online at the following link : **Complete Additional File 3**.

B.2.4 Additional file 4

The complete Additional file 4 is available online at the following link : **Complete Additional File 4**.

B.2.5 Additional file 5

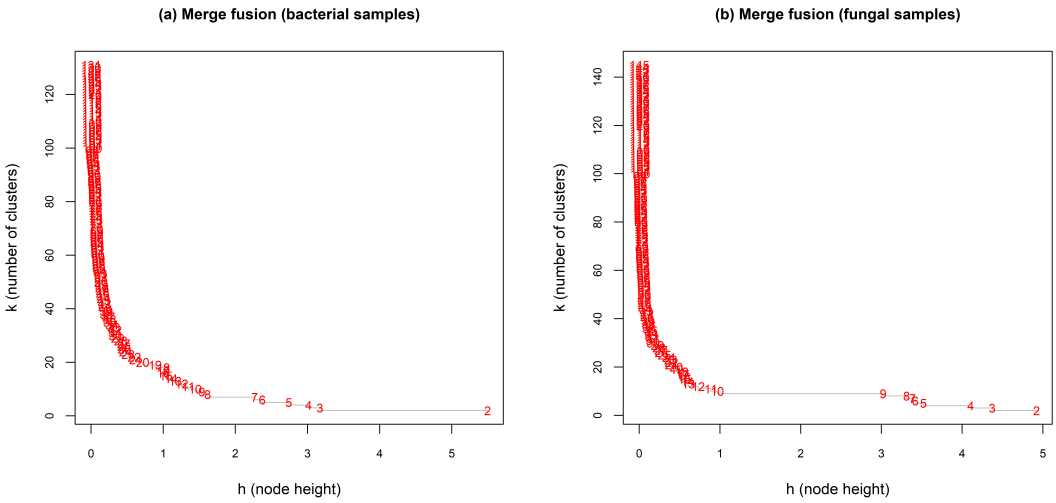


Figure B.4 – **The merge fusion of bacterial (a) and fungal (b) samples.**

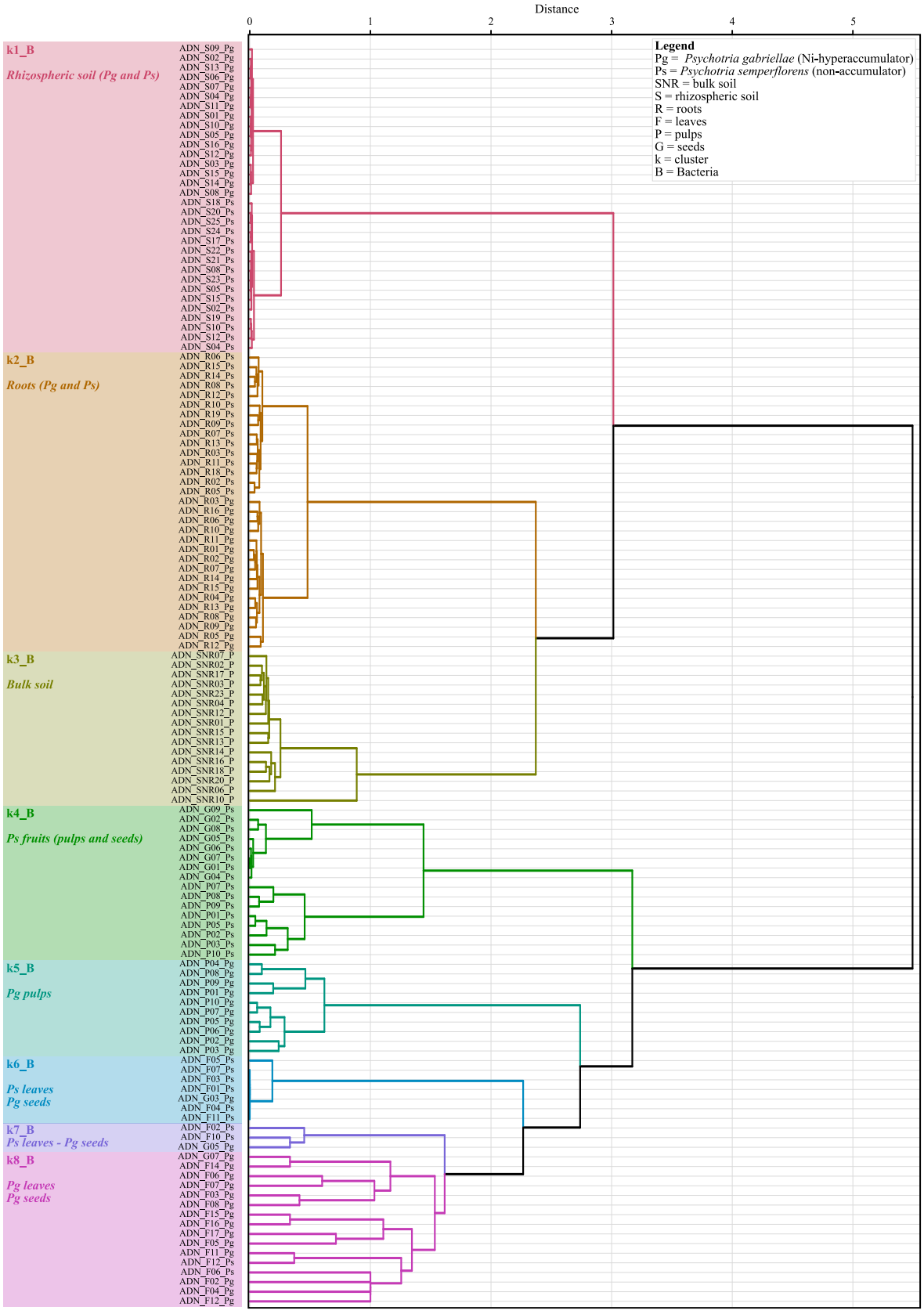


Figure B.5 – **Dendrogram of hierarchical clustering of samples based on ASV composition (bacterial samples).**

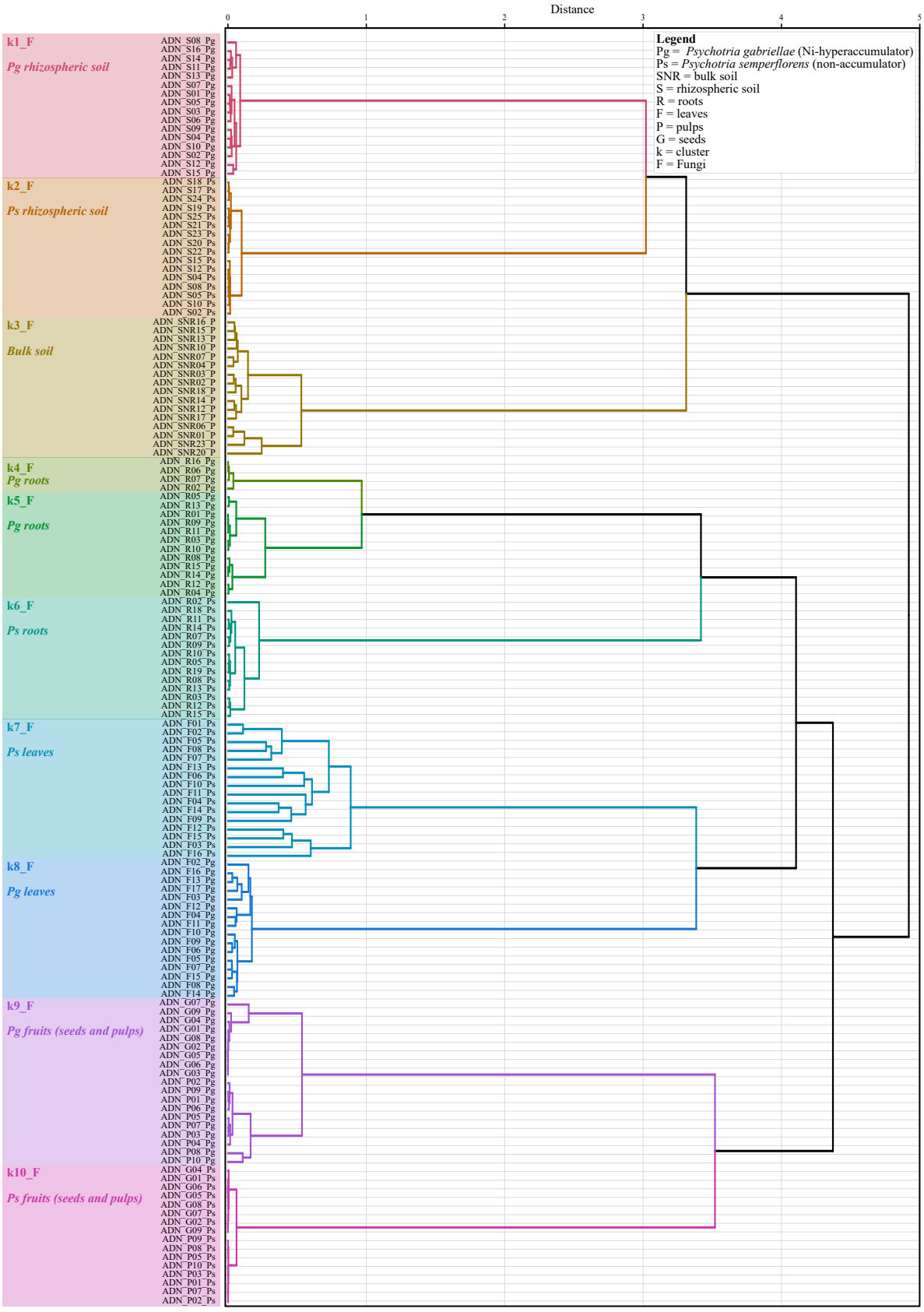


Figure B.6 – **Dendrogram of hierarchical clustering of samples based on ASV composition (fungal samples).**

B.2.6 Additional file 6

Tableau B.1 – **Examples of alpha diversity indices reported in the literature for bacterial communities.**

Studies*	Rhizospheric soil**	Roots**	Leaves**	Seeds**	Pulps**
Psychotria gabriellae (Ni-HA) in ultramafic substrates (New Caledonia) – *Present study*	Obs. = 784 ASVs H' = 5.12 InvS = 27.19	Obs. = 623 ASVs H' = 5.58 InvS = 87.83	**Obs. = 2 ASVs** **H' = 0.59** **InvS = 2.06**	**Obs. = 1 ASVs** **H' = 0.23** **InvS = 1.33**	**Obs. = 8 ASVs** **H' = 1.79** **InvS = 4.88**
Psychotria semperflorens (nA) in ultramafic substrates (New Caledonia) – *Present study*	Obs. = 878 ASVs H' = 5.23 InvS = 31.68	Obs. = 585 ASVs H' 5.46 InvS = 71.22	**Obs. = 1 ASVs** **H' = 0.2** **InvS = 1.28**	**Obs. = 7 ASVs** **H' = 1.31** **InvS = 3.08**	**Obs. = 20 ASVs** **H'=2.52** **InvS = 9.53**
Poplar cultivar Skado in Hg-contaminated site (France) (Durand et al., 2018)	Obs. = 671 OTUs H' = 5.50 InvS = 75.70	Obs. = 455 OTUs H' = 4.79 InvS = 40.56	Obs. = 93 OTUs H' = 3.13 InvS = 14.18		
10 woody Ni-HA species in ultramafic substrates (Indonesia) (Lopez et al., 2019)	1888 ≤ Obs. OTUs ≤ 4086 8.78 ≤ H' ≤ 9.80 InvS = ns				
Rhizosphere of several vegetal communities, in ultramafic substrates (New Caledonia) (Gourmelon et al., 2016)	839 ≤ Obs. OTUs ≤ 1,213 H' = ns InvS = ns				
Ricinus communis in abandoned mining area (China) (Chen et al., 2022b)	Obs. = 1,291 OTUs H' = 8.79 InvS = ns	**Obs. = 533 OTUs** **H' = 6.79** **InvS = ns**	**Obs. = 523 OTUs** **H' = 6.79** **InvS = ns**		
Odontarrhena chalcidica (Ni-HA) in ultramafic substrates (Durand et al., 2023)	Obs. = ns H' = 4.87 InvS = ns	**Obs. = ns** **H' = 2.17** **InvS = ns**			
Sedum alfredii (co Cd/Zn-HA ecotype) (China) (Jiang et al., 2025)			**Obs. = ns** **7 > H' > 5.5** **InvS = ns**		
Sedum alfredii (non-HA ecotype) (China) (Jiang et al., 2025)			**Obs. = ns** **5.90 > H' > 5.25** **InvS = ns**		
Asterales (HA) (Mediterranean regions, Oceania, and South-East Asia) (Ancousture et al., 2023)				**Obs. = 185 OTUs** **H'= 3.07** **InvS = ns**	
Brassicales (HA) (Mediterranean regions, Oceania, and South-East Asia) (Ancousture et al., 2023)				**Obs. = 1,421 OTUs** **H'= 1.78** **InvS = ns**	
Asterales (non-HA) (Mediterranean regions, Oceania, and South-East Asia) (Ancousture et al., 2023)				**Obs. = 550 OTUs** **H'= 1.88** **InvS = ns**	
Brassicales (non-HA) (Mediterranean regions, Oceania, and South-East Asia) (Ancousture et al., 2023)				**Obs. = 706 OTUs** **H'= 2.53** **InvS = ns**	
Odontarrhena sp. in serpentine soils (Albania) (Durand et al., 2022a)				80 ≤ **Obs. OTUs ≤ 83** **3.467 ≤ H'≤ 3.651** **16.333 ≤ InvS ≤ 19.020**	
Imperata cylindrica, (pioneer plant) in abandoned Pb-Zn tailing area heavily contaminated (China) (Mao et al., 2024)				**Obs. = ns** **H' = 3.07** **InvS = ns**	
Imperata cylindrica, (pioneer plant) in abandoned Pb-Zn tailing area lightly contaminated (China) (Mao et al., 2024)				**Obs. = ns** **H' = 2.71** **InvS = ns**	
Grapevine at vineyards (New York, USA) (Zarraonaindia et al., 2015)					Obs. = 93 OTUs H'= 6.57 InvS = ns

Observed indices with decimal values have been truncated to the integer.
Information concerning the study and the reference; **HA corresponds to "hyperaccumulator".*
***Observed (**Obs.**), Shannon (**H'**), and Inverse Simpson (**InvS**) indices; **ns** corresponds to "not specified"; indices in bold indicate that the study focused on endophytes.*

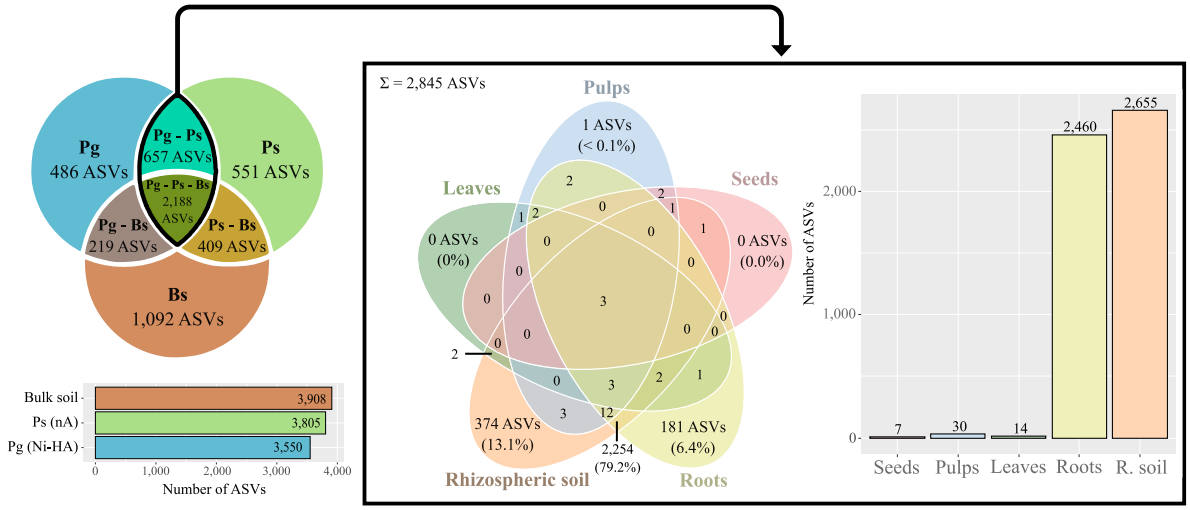
Tableau B.2 – **Examples of alpha diversity indices reported in the literature for fungal communities.**

Studies*	**Rhizospheric soil****	**Roots****	**Leaves****	**Seeds****	**Pulps****
Psychotria gabriellae (Ni-HA) in ultramafic substrates (New Caledonia) – *Present study*	Obs. = 327 ASVs H' = 3.93 InvS = 14.24	Obs. = 246 ASVs H' = 2.23 InvS = 3.73	**Obs. = 90 ASVs** **H' = 3.42** **InvS = 11.46**	**Obs. = 10 ASVs** **H' = 0.35** **InvS = 1.23**	**Obs. = 58 ASVs** **H' = 1.61** **InvS = 2.67**
Psychotria semperflorens (nA) in ultramafic substrates (New Caledonia) – *Present study*	Obs. = 382 ASVs H' = 3.53 InvS = 7.04	Obs. = 308 ASVs H' = 3.96 InvS = 15.03	**Obs. = 149 ASVs** **H' = 4.31** **InvS = 49.03**	**Obs. = 10 ASVs** **H' = 0.9** **InvS = 1.74**	**Obs. = 49 ASVs** **H' = 1.06** **InvS = 1.47**
Ricinus communis in abandoned minig area (China) (Chen et al., 2022b)	Obs. = 300 OTUs H' = 5.37 InvS = ns	**Obs. = 230 OTUs** **H' = 1.57** **InvS = ns**	**Obs. = 225 OTUs** **H'=1.42** **InvS = ns**		
Rhizosphere of several vegetal communities, in ultramafic substrates (New Caledonia) (Gourmelon et al., 2016)	62 ≤ Obs. OTUs ≤ 310 H' = ns InvS = ns				
Arabis alpina in Pb-Zn mining site (Pb-Zn HA) (China) (Zarraonaindia et al., 2015)		**49 ≤ Obs. OTUs ≤ 60** **1.09 < H' < 1.80** **InvS = ns**		**19 ≤ Obs. OTUs ≤ 20** **0.73 < H' < 0.80** **InvS = ns**	
Oxyrias sinensis (excluder) in a mining area (China) (Zhu et al., 2021)		**Obs. = ns** **H' = 2.7** **InvS = ns**			
Oxyrias sinensis (excluder) in a non-mining area (China) (Zhu et al., 2021)		**Obs. = ns** **H' = 3.0** **InvS = ns**			
Sedum alfredii (co Cd/Zn HA ecotype) (China) (Jiang et al., 2025)			**Obs. = ns** **H' < 4** **InvS = ns**		
Sedum alfredii (non-HA ecotype) (China) (Jiang et al., 2025)			**Obs. = Ns** **H' < 2.5** **InvS = ns**		
Imperata cylindrica, (pioneer plant) in abandoned Pb-Zn tailing area heavily contaminated (China) (Mao et al., 2024)				**Obs. = ns** **H' = 2.3** **InvS = ns**	
Imperata cylindrica, (pioneer plant) in abandoned Pb-Zn tailing area lightly contaminated (China) (Mao et al., 2024)				**Obs. = ns** **H' = 1.96** **InvS = ns**	

Observed indices with decimal values have been truncated to the integer.
Information concerning the study and the reference; **HA corresponds to "hyperaccumulator".*
***Observed (**Obs.**), Shannon (**H'**), and Inverse Simpson (**InvS**) indices; **ns** corresponds to "not specified"; indices in bold indicate that the study focused on endophytes.*

B.2.7 Additional file 7

(a) Core distribution of bacterial ASVs



(b) Core distribution of Fungal ASVs

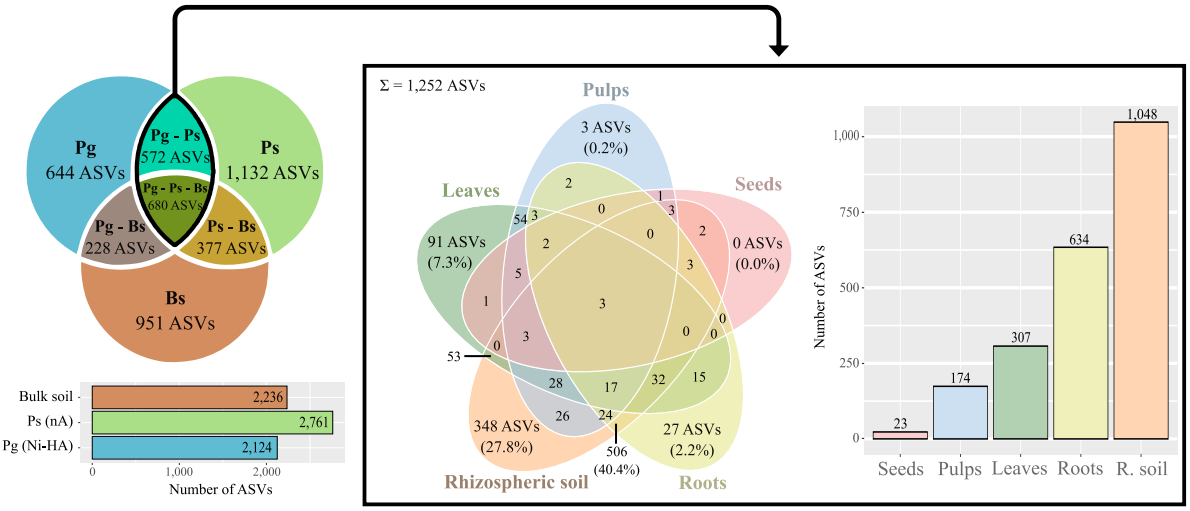


Figure B.7 – **Venn diagrams of (a) core distribution of bacterial ASVs and (b) core distribution of fungal ASVs.**

Pg = *Psychotria gabriellae (Ni-HA),* ***Ps*** = *Psychotria semperflorens (nA),* ***Bs*** = *bulk soil, and* ***r. soil*** = *rhizospheric soil.*

B.3 Résultats complémentaires du CHAPITRE III

Tableau B.3 – **Détail des voies métaboliques associées aux catégories de la figure III.11 (1/8).**

Catégorie	Voie métabolique
Osmoprotecteurs	• *Ectoine biosynthesis* • *Glycine betaine degradation I* • *Mannosylglycerate biosynthesis I*
Cofacteurs et antioxydants	• *NAD salvage pathway I and II* • *NAD biosynthesis I (from aspartate) and II (from tryptophan)* • *Superpathway of thiamin diphosphate biosynthesis I and II* • *Thiamin salvage II* • *Ergothioneine biosynthesis I (bacteria)* • *Superpathway of pyridoxal 5'-phosphate biosynthesis and salvage* • *Mycothiol biosynthesis* • *Pyridoxal 5'-phosphate biosynthesis I* • *Flavin biosynthesis I (bacteria and plants)*
Soufre, cystéine et méthionine	• *L-methionine biosynthesis I and III* • *Superpathway of S-adenosyl-L-methionine biosynthesis* • *Superpathway of L-methionine biosynthesis (by sulfhydrylation and transsulfuration)* • *S-adenosyl-L-methionine cycle I* • *L-methionine salvage cycle III* • *Sulfate reduction I (assimilatory)* • *Superpathway of sulfate assimilation and cysteine biosynthesis*
Cobalamines	• *Adenosylcobalamin salvage from cobinamide I* • *Adenosylcobalamin biosynthesis I (early cobalt insertion), II (late cobalt incorporation) and from cobyrinate a,c-diamide I* • *Adenosylcobalamin salvage from cobinamide II* • *Cob(II)yrinate a,c-diamide biosynthesis I (early cobalt insertion) and II (late cobalt incorporation)*
Pigments et quinones	• *Chlorophyllide a biosynthesis I (aerobic, light-dependent), II (anaerobic) and III (aerobic, light independent)* • *Heme biosynthesis I (aerobic) and II (anaerobic)* • *Methylerythritol phosphate pathway I* • *Superpathway of geranylgeranyl diphosphate I (via mevalonate) and biosynthesis II (via MEP)* • *Tetrapyrrole biosynthesis I (from glutamate) and II (from glycine)* • *Superpathway of bacteriochlorophyll a biosynthesis* • *Ubiquinol-7 biosynthesis (prokaryotic)* • *Ubiquinol-8 biosynthesis (prokaryotic)* • *Ubiquinol-9 biosynthesis (prokaryotic)* • *Ubiquinol-10 biosynthesis (prokaryotic)*

*Légende : **NAD** = nicotinamide adénine dinucléotide; **MEP** = méthylérythritol phosphate.*

Suite (2/8).

Catégorie	Voie métabolique
Pigments et quinones	• *Superpathway of geranylgeranyldiphosphate biosynthesis I (via mevalonate)* • *Superpathway of heme biosynthesis from glutamate, from glycine and from uroporphyrinogen-III* • *Spirilloxanthin and 2,2'-diketo-spirilloxanthin biosynthesis* • *Taxadiene biosynthesis (engineered)* • *6-hydroxymethyl-dihydropterin diphosphate biosynthesis III (Chlamydia)* • *Methylerythritol phosphate pathway II* • *Superpathway of ubiquinol-8 biosynthesis (prokaryotic)*
Précurseurs d'EPS	• *dTDP-L-rhamnose biosynthesis I* • *GDP-mannose biosynthesis* • *GDP-D-glyceroα-D-manno-heptose biosynthesis* • *UDP-2,3-diacetamido-2,3-dideoxy-α-D-mannuronate biosynthesis* • *dTDP-N-acetylthomosamine biosynthesis* • *Superpathway of GDP-mannose-derived O-antigen building blocks biosynthesis* • *Superpathway of UDP-glucose-derived O-antigen building blocks biosynthesis* • *Superpathway of UDP-N-acetylglucosamine-derived O-antigen building blocks biosynthesis* • *UDP-N-acetyl-D-glucosamine biosynthesis I*
Biofilm	• *Colanic acid building blocks biosynthesis* • *Enterobacterial common antigen biosynthesis* • *Peptidoglycan biosynthesis I (meso-diaminopimelate containing), III (mycobacteria), IV (Enterococcus faecium) and V (β-lactam resistance)*
Voie des polyamines	• *Norspermidine biosynthesis* • *Arginine, ornithine and proline interconversion* • *Superpathway of arginine and polyamine biosynthesis* • *Superpathway of L-arginine, putrescine, and 4-aminobutanoate degradation* • *L-arginine biosynthesis I (via L-ornithine) and II (acetyl cycle)* • *L-arginine degradation II (AST pathway)* • *L-ornithine biosynthesis* • *Superpathway of L-arginine and L-ornithine degradation* • *Superpathway of ornithine degradation* • *Superpathway of polyamine biosynthesis I and II* • *L-arginine biosynthesis III (via N-acetyl-L-citrulline) and IV (archaebacteria)*

Légende : ***EPS*** *= exopolysaccharides ;* ***dTDP*** *= désoxythymidine diphosphate ;* ***GDP*** *= guanosine diphosphate ;* ***UDP*** *= uridine diphosphate* ***AST*** *= arginine succinyltransferase.*

Suite (3/8).

Catégorie	Voie métabolique
Cycle TCA et fermentation	• *Pyruvate fermentation to butanoate* • *Pyruvate fermentation to acetate and lactate II* • *Pyruvate fermentation to propanoate I* • *Pyruvate fermentation to acetone* • *Pyruvate fermentation to isobutanol (engineered)* • *Mixed acid fermentation* • *Superpathway of glycolysis, pyruvate dehydrogenase, TCA, and glyoxylate bypass* • *Glyoxylate cycle* • *Superpathway of methylglyoxal degradation* • *TCA cycle I (prokaryotic), IV (2-oxoglutarate decarboxylase), V (2-oxoglutarate :ferredoxin oxidoreductase), VI (obligate autotrophs), VII (acetate-producers) and VIII (helicobacter)* • *Heterolactic fermentation* • *Reductive TCA cycle I AND cycle II* • *Incomplete reductive TCA cycle* • *Allantoin degradation to glyoxylate III* • *Glyoxylate assimilation* • *Superpathway of glyoxylate bypass and TCA*
Acides aminés essentiels	• *Superpathway of L-aspartate and L-asparagine biosynthesis* • *Superpathway of branched amino acid biosynthesis* • *Superpathway of aromatic amino acid biosynthesis* • *L-lysine biosynthesis I, II, III and VI* • *L-histidine biosynthesis* • *L-histidine degradation I and II* • *L-isoleucine biosynthesis I (from threonine), II, III and IV* • *L-glutamate degradation V (via hydroxyglutarate) and VIII (to propanoate)* • *Superpathway of L-lysine, L-threonine and L-methionine biosynthesis I* • *Superpathway of histidine, purine, and pyrimidine biosynthesis* • *Superpathway of L-isoleucine biosynthesis I* • *β-alanine biosynthesis II* • *L-glutamate and L-glutamine biosynthesis* • *Superpathway of L-alanine biosynthesis* • *Aspartate superpathway* • *Superpathway of L-serine and glycine biosynthesis I*
Fixation de l'azote et production d'ammonium	• *Nitrate reduction I (denitrification) and VI (assimilatory)* • *Urea cycle* • *Nitrifier denitrification*
Biosynthèse de sidérophores	• *Enterobactin biosynthesis* • *Aerobactin biosynthesis*

*Légende : **EPS** = exopolysaccharides ; **dTDP** = désoxythymidine diphosphate ; **GDP** = guanosine diphosphate ; **UDP** = uridine diphosphate **AST** = arginine succinyltransferase ; **TCA** = tricarboxylic acid cycle (aussi appelé cycle de Krebs ou cycle de l'acide citrique.)*

Suite (4/8).

Catégorie	Voie métabolique
Signalisation, hormones et composés aromatiques	• *Superpathway of salicylate degradation* • *Catechol degradation to β-ketoadipate* • *Catechol degradation I (meta-cleavage pathway), to 2-oxopent-4-enoate II, II (meta-cleavage pathway) and III (ortho-cleavage pathway)* • *Gallate degradation I and II* • *Methylgallate degradation* • *Protocatechuate degradation I (meta-cleavage pathway) and II (ortho-cleavage pathway)* • *Toluene degradation II (aerobic) (via 4-methylcatechol) and IV (aerobic) (via catechol)* • *L-tryptophan degradation to 2-amino-3-carboxymuconate semialdehyde* • *L-tryptophan degradation IX and XII (Geobacillus)* • *4-methylcatechol degradation (ortho cleavage)* • *Superpathway of vanillin and vanillate degradation* • *Syringate degradation* • *Superpathway of L-phenylalanine biosynthesis* • *Superpathway of L-tryptophan biosynthesis* • *Superpathway of L-tyrosine biosynthesis* • *Cinnamate and 3-hydroxycinnamate degradation to 2-oxopent-4-enoate* • *4-coumarate degradation (anaerobic)* • *Vanillin and vanillate degradation I and II* • *Coumarins biosynthesis (engineered)* • *L-tryptophan biosynthesis* • *L-tyrosine degradation I*

Suite (5/8).

Voies métaboliques associées à la catégorie "Autre"	
• *N10-formyl-tetrahydrofolate biosynthesis*	• *4-hydroxyphenylacetate degradation*
• *Superpathway of chorismate metabolism*	• *Homolactic fermentation*
• *Glycolysis III (from glucose)*	• *Chorismate biosynthesis I*
• *Biotin biosynthesis I*	• *Calvin-Benson-Bassham cycle*
• *Coenzyme A biosynthesis I*	• *Reductive acetyl coenzyme A pathway*
• *Creatinine degradation I*	• *Superpathway of purine nucleotides de novo biosynthesis II*
• *Glucose degradation (oxidative)*	• *Fatty acid β-oxidation I*
• *Fatty acid elongation – saturated*	• *Superpathway of fatty acid biosynthesis initiation (E. coli)*
• *Superpathway of tetrahydrofolate biosynthesis and salvage*	• *Superpathway of fucose and rhamnose degradation*
• *Fucose degradation*	• *Superpathway of hexuronide and hexuronate degradation*
• *D-galactarate degradation I*	• *D-galacturonate degradation I*
• *Superpathway of N-acetylglucosamine, N-acetylmannosamine and N-acetylneuraminate degradation*	• *D-glucarate degradation I*
• *Superpathway of D-glucarate and D-galactarate degradation*	• *Gluconeogenesis I*
• *Glucose and glucose-1-phosphate degradation*	• *Superpathway of β-D-glucuronide and D-glucuronate degradation*
• *Glycogen degradation I (bacterial)*	• *Glycogen biosynthesis I (from ADP-D-Glucose)*
• *Superpathway of glycol metabolism and degradation*	• *Glycolysis I (from glucose 6-phosphate)*
• *Superpathway of glycolysis and Entner-Doudoroff*	• *Superpathway of glycerol degradation to 1,3-propanediol*
• *3-phenylpropanoate and 3-(3-hydroxyphenyl)propanoate degradation to 2-oxopent-4-enoate*	• *Superpathway of hexitol degradation (bacteria)*
• *Superpathway of (Kdo)2-lipid A biosynthesis*	• *Ketogluconate metabolism*
• *Lactose and galactose degradation I*	• *L-leucine degradation I*
• *Phospholipases*	• *Superpathway of lipopolysaccharide biosynthesis*
• *Methanogenesis from acetate*	• *Lipid IVA biosynthesis*
• *Pentose phosphate pathway (non-oxidative branch)*	• *O-antigen building blocks biosynthesis (E. coli)*
• *Bifidobacterium shunt*	• *Superpathway of (R,R)-butanediol biosynthesis*
• *Acetylene degradation*	• *L-lysine fermentation to acetate and butanoate*
• *Purine nucleobases degradation I (anaerobic)*	• *Octane oxidation*
• *Coenzyme B biosynthesis*	• *Coenzyme M biosynthesis* I
• *3-phenylpropanoate degradation*	• *Glycolysis V (Pyrococcus)*
• *Superpathway of N-acetylneuraminate degradation*	• *Hexitol fermentation to lactate, formate, ethanol and acetate*
• *Myo-inositol degradation I*	• *Nylon-6 oligomer degradation*
• *Phosphopantothenate biosynthesis* I	• *Pantothenate and coenzyme A biosynthesis* I
• *Pentose phosphate pathway*	• *Superpathway of phospholipid biosynthesis I (bacteria)*
• *Polyisoprenoid biosynthesis (E. coli)*	• *ppGpp biosynthesis*
• *CMP-3-deoxy-D-manno-octulosonate biosynthesis I*	• *Mandelate degradation I*
• *Superpathway of taurine degradation*	• *Formaldehyde assimilation I (serine pathway)*
• *Photorespiration*	• *Formaldehyde assimilation II (RuMP Cycle)*

Légende : ***CMP*** *= cytidine monophosphate;* ***ADP*** *= denosine diphosphate;* ***ppGpp*** *= guanosine 5'-diphosphate 3'-diphosphate;* ***RuMP*** *= ribulose monophosphate.*

Suite (6/8).

Voies métaboliques associées à la catégorie "Autre"	
• *Superpathway of C1 compounds oxidation to CO_2*	• *Entner-Doudoroff pathway III (semi-phosphorylative)*
• *Aerobic respiration I (cytochrome c)*	• *Sucrose degradation II (sucrose synthase)*
• *S-methyl-5-thio-α-D-ribose 1-phosphate degradation*	• *Creatinine degradation II*
• *Biotin biosynthesis II*	• *4-aminobutanoate degradation V*
• *Glutaryl-CoA degradation*	• *Toluene degradation I (aerobic) (via o-cresol)*
• *Toluene degradation III (aerobic) (via p-cresol)*	• *Superpathway of aerobic toluene degradation*
• *Factor 420 biosynthesis*	• *p-cymene degradation*
• *p-cumate degradation*	• *Superpathway of sulfur oxidation (Acidianus ambivalens)*
• *Sucrose degradation IV (sucrose phosphorylase)*	• *Meta cleavage pathway of aromatic compounds*
• *Aromatic compounds degradation via β-ketoadipate*	• *Glycolysis II (from fructose 6-phosphate)*
• *Vitamin B6 degradation*	• *2-nitrobenzoate degradation I*
• *2-amino-3-carboxymuconate semialdehyde degradation to 2-oxopentenoate*	• *CDP-diacylglycerol biosynthesis I*
• *Acetyl-CoA fermentation to butanoate II*	• *Succinate fermentation to butanoate*
• *UMP biosynthesis*	• *Urate biosynthesis/inosine 5'-phosphate degradation*
• *Ethylmalonyl-CoA pathway*	• *3-hydroxypropanoate cycle*
• *2-methylcitrate cycle II*	• *1,4-dihydroxy-2-naphthoate biosynthesis I*
• *Superpathway of menaquinol-8 biosynthesis I*	• *Superpathway of menaquinol-7 biosynthesis*
• *Superpathway of menaquinol-9 biosynthesis*	• *Superpathway of menaquinol-6 biosynthesis I*
• *Superpathway of demethylmenaquinol-6 biosynthesis I*	• *Superpathway of demethylmenaquinol-8 biosynthesis*
• *Superpathway of demethylmenaquinol-9 biosynthesis*	• *Superpathway of phylloquinol biosynthesis*
• *Superpathway of menaquinol-10 biosynthesis*	• *Superpathway of menaquinol-11 biosynthesis*
• *Superpathway of menaquinol-12 biosynthesis*	• *Superpathway of menaquinol-13 biosynthesis*
• *Glycogen degradation II (eukaryotic)*	• *Palmitate biosynthesis II (bacteria and plants)*
• *Cis-vaccenate biosynthesis*	• *Stearate biosynthesis II (bacteria and plants)*
• *Superpathway of phenylethylamine degradation*	• *Chlorosalicylate degradation*
• *5-aminoimidazole ribonucleotide biosynthesis I*	• *5-aminoimidazole ribonucleotide biosynthesis II*
• *Inosine-5'-phosphate biosynthesis I*	• *Superpathway of guanosine nucleotides de novo biosynthesis II*
• *Superpathway of adenosine nucleotides de novo biosynthesis II*	• *CMP-pseudaminate biosynthesis*
• *6-hydroxymethyl-dihydropterin diphosphate biosynthesis I*	• *Chorismate biosynthesis from 3-dehydroquinate*
• *Mevalonate pathway II (archaea)*	• *Sucrose degradation III (sucrose invertase)*
• *2-aminophenol degradation*	• *Starch biosynthesis*
• *Superpathway of menaquinol-8 biosynthesis II*	• *Superpathway of 5-aminoimidazole ribonucleotide biosynthesis*
• *Palmitoleate biosynthesis I (from (5Z)-dodec-5-enoate)*	• *Galactose degradation I (Leloir pathway)*
• *Purine nucleotides degradation II (aerobic)*	• *Mono-trans, poly-cis decaprenyl phosphate biosynthesis*
• *UDP-N-acetylmuramoyl-pentapeptide biosynthesis II (lysine-containing)*	• *UDP-N-acetylmuramoyl-pentapeptide biosynthesis I (meso-diaminopimelate containing)*

*Légende : **UMP** = uridine monophosphate; **UDP** = uridine diphosphate; **CDP** = cytidine diphosphate; **CMP** = cytidine monophosphate.*

Suite (7/8).

Voies métaboliques associées à la catégorie "Autre"	
• *Superpathway of 2,3-butanediol biosynthesis*	• *Mycolyl-arabinogalactan-peptidoglycan complex biosynthesis*
• *Superpathway of mycolyl-arabinogalactan-peptidoglycan complex biosynthesis*	• *Kdo transfer to lipid IVA III (Chlamydia)*
• *4-deoxy-L-threo-hex-4-enopyranuronate degradation*	• *8-amino-7-oxononanoate biosynthesis I*
• *Pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis III*	• *Superpathway of Clostridium acetobutylicum acidogenic fermentation*
• *Guanosine nucleotides degradation III*	• *Adenine and adenosine salvage III*
• *Superpathway of tetrahydrofolate biosynthesis*	• *Superpathway of sulfolactate degradation*
• *Queuosine biosynthesis*	• *preQ0 biosynthesis*
• *L-rhamnose degradation II*	• *Methylaspartate cycle*
• *Starch degradation III*	• *Starch degradation V*
• *CMP-legionaminate biosynthesis I*	• *Isopropanol biosynthesis*
• *Thiazole biosynthesis II (Bacillus)*	• *Thiazole biosynthesis I (E. coli)*
• *Superpathway of glucose and xylose degradation*	• *Chitin derivatives degradation*
• *Pentalenolactone biosynthesis*	• *Neopentalenoketolactone and pentalenate biosynthesis*
• *Androstenedione degradation*	• *Sitosterol degradation to androstenedione*
• *Mandelate degradation to acetyl-CoA*	• *1,5-anhydrofructose degradation*
• *Nicotine degradation II (pyrrolidine pathway)*	• *4-hydroxyacetophenone degradation*
• *Glycerol degradation to butanol*	• *Methyl ketone biosynthesis*
• *L-1,2-propanediol degradation*	• *Superpathway of the 3-hydroxypropanoate cycle*
• *Protein N-glycosylation (bacterial)*	• *Fatty acid salvage*
• *Pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis I*	• *Pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis II*
• *Superpathway of pyrimidine ribonucleosides salvage*	• *Pyrimidine deoxyribonucleotide phosphorylation*
• *Pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis IV*	• *Pyrimidine deoxyribonucleosides salvage*
• *Superpathway of pyrimidine deoxyribonucleoside salvage*	• *Superpathway of pyrimidine nucleobases salvage*
• *Superpathway of pyrimidine ribonucleosides degradation*	• *Pyrimidine deoxyribonucleotides biosynthesis from CTP*
• *Superpathway of pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis*	• *Adenosine ribonucleotides de novo biosynthesis*
• *Nicotinate degradation I*	• *Adenosine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis II*
• *Guanosine ribonucleotides de novo biosynthesis*	• *Guanosine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis II*
• *Superpathway of guanosine nucleotides de novo biosynthesis I*	• *Superpathway of adenosine nucleotides de novo biosynthesis I*
• *Inosine-5'-phosphate biosynthesis III*	• *Myo-, chiro- and scillo-inositol degradation*
• *D-fructuronate degradation*	• *L-arabinose degradation IV*
• *Sucrose biosynthesis III*	• *1,4-dihydroxy-6-naphthoate biosynthesis II*
• *Superpathway of demethylmenaquinol-6 biosynthesis II*	• *1,4-dihydroxy-6-naphthoate biosynthesis I*
• *1,3-propanediol biosynthesis (engineered)*	• *Isoprene biosynthesis II (engineered)*
• *Aromatic biogenic amine degradation (bacteria)*	• *Sulfoglycolysis*
• *Mannan degradation*	• *Methanol oxidation to carbon dioxide*
• *Gondoate biosynthesis (anaerobic)*	• *Oleate biosynthesis IV (anaerobic)*

*Légende : **CTP** = cytidine triphosphate ; **CMP** = cytidine monophosphate.*

Suite et fin (8/8).

Voies métaboliques associées à la catégorie "Autre"	
• *Superpathway of purine nucleotides de novo biosynthesis I*	• *Mevalonate pathway I*
• *ADP-L-glycero-β-D-manno-heptose biosynthesis*	• *Anhydromuropeptides recycling*
• *3-phenylpropanoate and 3-(3-hydroxyphenyl)propanoate degradation*	• *Purine ribonucleosides degradation*
• *Superpathway of purine deoxyribonucleosides degradation*	• *Superpathway of pyrimidine deoxyribonucleosides degradation*
• *CDP-diacylglycerol biosynthesis II*	• *Polymyxin resistance*
• *tRNA processing*	• *Methylphosphonate degradation I*
• *Peptidoglycan maturation (meso-diaminopimelate containing)*	• *Superpathway of pyrimidine ribonucleotides de novo biosynthesis*
• *Superpathway of pyrimidine deoxyribonucleotides de novo biosynthesis (E. coli)*	• *Phenylacetate degradation I (aerobic)*
• *Allantoin degradation IV (anaerobic)*	• *2-methylcitrate cycle I*
• *(5Z)-dodec-5-enoate biosynthesis*	• *Phosphatidylglycerol biosynthesis I (plastidic)*
• *Phosphatidylglycerol biosynthesis II (non-plastidic)*	• *Mycolate biosynthesis*
• *L-rhamnose degradation I*	• *Formaldehyde oxidation I*
• *Adenosine nucleotides degradation II*	• *Sucrose biosynthesis I (from photosynthesis)*
• *Teichoic acid (poly-glycerol) biosynthesis*	• *Superpathway of L-threonine metabolism*
• *Superpathway of L-threonine biosynthesis*	• *tRNA charging*
• *L-valine degradation I*	• *L-valine biosynthesis*

Légende : ***ADP*** *= adenosine diphosphate;* ***CDP*** *= cytidine diphosphate;* ***RNA*** *= acide ribonucléique.*

Annexe du CHAPITRE IV

C.1 Associations mycorhiziennes

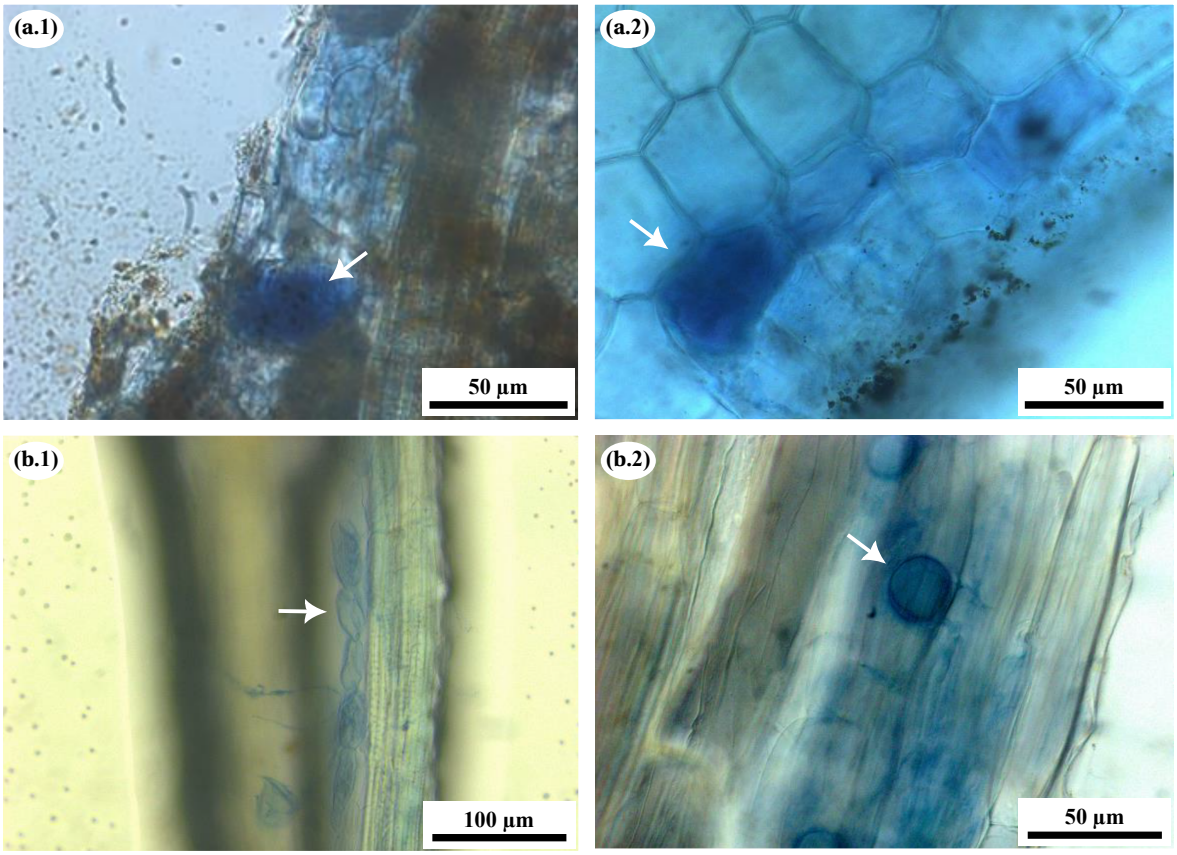


Figure C.1 – **Vues microscopiques d'arbuscules (a) et de vésicules (b) de champignons mycorhiziens à arbuscules dans les racines de *Psychotria gabriellae* (1) et *Geissois pruinosa* (2).** Images extraites du rapport de stage de Chesnais (2020).

Tableau C.1 – **Aperçu des paramètres de mycorhization des racines de *Geissois pruinosa* et *Psychotria gabriellae*.** Données extraites du rapport de stage de Chesnais (2020).

Paramètre	***Geissois pruinosa***	***Psyhotria gabriellae***
Fréquence de mycorhization	93%	96%
Intensité globale de mycorhization	33,59%	12,41%
Intensité de mycorhization par fragment racinaire	36,08%	12,93%

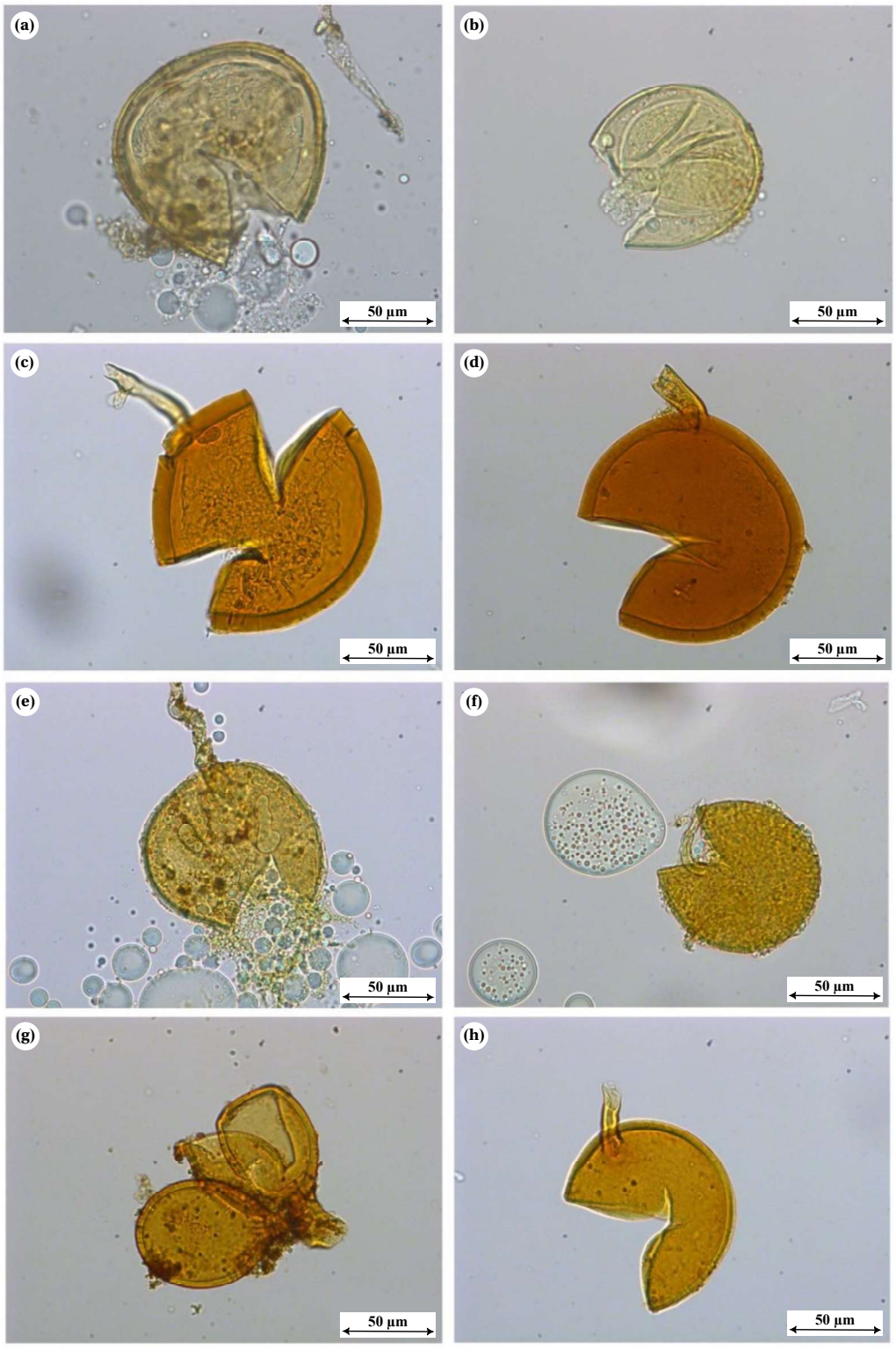


Figure C.2 – **Photographies microscopiques de différentes spores de champignons mycorhiziens à arbuscules retrouvées dans le sol rhizosphérique de *Geissois pruinosa*.** Figure extraite de mon rapport de stage de M2 (Dijoux, 2020).

*(**a**) Acaulospora sp. (PVLG). (**b**) Acaulospora sp. (PVLG + réactif de Melzer). (**c**) Glomeraceae sp. (PVLG). (**d**) Glomeraceae sp. (PVLG + réactif de Melzer). (**e**) Innospora sp. (PVLG). (**f**) Innospora sp. (PVLG + réactif de Melzer). (**g**) Sporocarpe (PVLG). (**h**) Claroideoglomus etunicatum (PVLG).*
*Légende : **PVLG** = lactoglycérol polyvinylique.*

C.2 Annexes de l'article

C.2.1 Supporting Information S1

C.2.1.1 Supplementary tables

Tableau C.2 – **Metal concentrations used in the study for the screening of metal-resistant microorganisms.**

Metal[a]	Masse molaire (g/mol)	ppm[b]	g/L	mM	µM
Mn	54.938044	100	0.100	1.82	1 820.23
Co	58.933195	10	0.010	0.17	169.68
Cr	51.9961	5	0.005	0.10	96.16
Ni	58.6934	50	0.050	0.85	851.88
Ni	58.6934	500	0.500	8.52	8 518.85

[a] *The first four rows of the table, those above the dashed line, indicate the composition of the metal mixture.* [b] *ppm : parts per million.*

Tableau C.3 – **Bacterial (B) and fungal (F) strains used as positive controls in the study.**

Assay[a]	Strain	References
IAA production	*Curtobacterium citreum* BE (B)	Gonin et al. (2013); Bourles et al. (2019)
	Caballeronia novacaledonica STM 10272^T (B)	Gonin et al. (2013); Guentas et al. (2016)
	Aspergillus niger (F)	*This study*
Nitrogen fixation	*Curtobacterium citreum* BE (B)	Gonin et al. (2013); Bourles et al. (2019)
	Caballeronia novacaledonica STM 10272^T (B)	Gonin et al. (2013); Guentas et al. (2016)
Ammonia production	*Aspergillus niger* (F)	*This study*
Siderophore production	*Caballeronia novacaledonica* STM 10272^T (B)	Gonin et al. (2013); Guentas et al. (2016)
	Aspergillus niger (F)	*This study*
Phosphate solubilisation	*Curtobacterium citreum* BE (B)	Gonin et al. (2013); Bourles et al. (2019)
	Aspergillus niger (F)	*This study*
Biofilm formation	*Caballeronia novacaledonica* STM 10272^T (B)	Gonin et al. (2013); Guentas et al. (2016)

[a] *IAA : indol-3-acetic acid.*

C.2.1.2 Supplementary text

Specific experimental details on the preparation of culture media and solutions for plant-growth-promoting assays.

Production of indole-3-acetic acid (IAA) • Salkowsky solution : 150 mL of H_2SO_4, 250 mL of water, and 7.5 mL of $FeCl_3$ solution at 0.5 M. For 1 L of Czapek liquid medium with Fe (modified from Chandra et al. (2019) and Galeano et al. (2021)) : 30 g of glucose, 3 g of $NaNO_3$, 1 g of K_2HPO_4, 0.5 g of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 0.5 g of KCl, 0.01 g of $FeSO_4 \cdot 7H_20$, and q.s.p. water. After adjusting the pH to 7, the medium is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use.

Phosphate solubilisation • For 1 L of PVK (Pikovskaya's Phosphate Solubilising Medium) (Pikovskaya, 1948; Nautiyal, 1999) : 10 g of glucose, 5 g of $Ca_3(PO_4)_2$, 0.2 g of NaCl, 0.1 g of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 0.2 g of KCl, 0.5 g of $(NH_4)_2SO_4$, 0.5 g of yeast extract, 2 mg of $MnSO_4 \cdot H_2O$, 2 mg of $FeSO_4.7H_2O$; **for solid medium only**, add 20 g of agar ; and q.s.p. water. The medium is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use. For 1 L of NBRIP (National Botanical Research Institute's Phosphate Solubilising Medium) (modified from Nautiyal (1999)) : 10 g of glucose, 5 g of $Ca_3(PO_4)_2$, 5 g of $MgCl_2 \cdot 6H_2O$, 0.25 g of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 0.2 g of KCl, 0.1 g of $(NH_4)_2SO_4$, 25 mg of blue of bromophenol, 15 g of agar, and q.s.p. water. The medium is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use. Chloromolybdic acid solution : 25 g of ammonium molybdate, 250 mL of water, and 75 mL of sulphuric acid.

Nitrogen fixation • For 1 L of Burk's N Free medium (Park et al., 2005) : 10 g of glucose, 0.41 g of KH_2PO_4, 0.52 g of K_2HPO_4, 0.1 g of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 50 mg of Na_2SO_4, 0.2 g of $CaCl_2$, 2.5 mg of Na_2MoO_4, 5 mg of $FeSO_4 \cdot 7H_2O$, 15 g of agar, and q.s.p. water. After adjusting the pH to 7, the medium is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use.

Siderophore production • For 1 L of indicative solution (modified from Pérez-Miranda et al. (2007)) : 60.5 mg of CAS (Chrome azurol sulfonate), 72.9 mg of HDTMA (Hexadecyltrimethylammonium bromide), 30 g of PIPES (piperazine-N,N'-bis(2-ethanesulfonic acid)), and 9 g of agar. **For assays on bacterial strains only** add 10 mL of solution A (27 mg of $FeCl_3 \cdot 6H_2O$, 100 mL of water, and 100 µL of HCl 37%) ; **for assays on fungal strains only** add 10 mL of Fe solution (27 mg of $FeCl_3 \cdot 6H_2O$, 100 mL of water, and 83.3 µL of HCl). Make up to volume with water (q.s.p.). The solution is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use. For 1 L of Czapek solid medium without Fe (modified from Chandra et al. (2019) and Galeano et al. (2021)) : 30 g of glucose, 3 g of $NaNO_3$, 1 g of K_2HPO_4, 0.5 g of $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 0.5 g of KCl, 20 g of agar, and q.s.p. water. The medium is autoclaved for 20 minutes at 121 °C before use.

C.2.2 Supporting Information S2

Tableau C.4 – **Results of the identification of cultivable metal-resistant bacteria by 16S rRNA gene sequencing.**

		Source	
ID sample	**Most closely related genus (sequence similarity)**	**Plant**	**Compartment**
Gp01RB14	*Paraburkholderia* (100%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01SB01	*Paraburkholderia* (99.636%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB02	*Streptomyces* (98.989%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB04	*Staphylococcus* (97.981%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB06	*Bacillus* (99.86%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB08	*Paraburkholderia* (98.796%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB11	*Paraburkholderia* (99.258%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp01SB16	*Streptomyces* (99.439%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Gp02RB05	*Burkholderia* (99.496%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02RB13	*Burkholderia* (99.625%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02RB20	*Paenibacillus* (99.848%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02RB36	*Serratia* (99.786%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02SB08	*Bacillus* (99.902%)	*Geissois pruinosa*	Rhizospheric soil
Pg01SB08	*Streptomyces* (98.958%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg01SB26	*Streptomyces* (100%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg01SB32	*Bacillus* (99.929%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg02RB01	*Bacillus* (99.644%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB02	*Burkholderia* (99.568%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB04	*Bacillus* (99.854%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB07	*Streptomyces* (99.383%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB09	*Burkholderia* (99.712%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB11	*Bacillus* (99.717%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RB12	*Mycobacterium* (99.695%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02SB01	*Streptomyces* (98.4%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg02SB04	*Cupriavidus* (99.784%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg02SB09	*Bacillus* (99.855%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg02SB10	*Erwinia* (98.712%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg02SB12	*Burkholderia* (99.192%)	*Psychotria gabriellae*	Rhizospheric soil
Pg04FB07	*Sphingomonas* (99.353%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Pg05FB03	*Bacillus* (99.684%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Pg05FB08	*Luteibacter* (100%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Pg05FB13	*Rhodopseudomonas* (99.698%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Ps01SB06	*Rhodococcus* (99.705%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps02RB02	*Bacillus* (99.637%)	*Psychotria semperflorens*	Roots
Ps02RB04	*Bacillus* (99.925%)	*Psychotria semperflorens*	Roots
Ps03RB03	*Bacillus* (99.65%)	*Psychotria semperflorens*	Roots
Ps03SB01	*Pseudomonas* (99.786%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB06	*Bacillus* (98.941%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB07	*Streptomyces* (97.434%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB08	*Bacillus* (99.929%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB15	*Streptomyces* (99.785%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB16	*Streptomyces* (99.354%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil
Ps04SB28	*Bacillus* (99.716%)	*Psychotria semperflorens*	Rhizospheric soil

Tableau C.5 – **Results of the identification of cultivable metal-resistant fungi by sequencing of the 5.8S ribosomal gene and the ITS1 and ITS2 regions.**

		Source	
ID sample	**Most closely related genus (sequence similarity)**	**Plant**	**Compartment**
Gp01FCH01	*Colletotrichum* (99.83%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH02	*Diaporthe* (99.279%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH03	*Diaporthe* (99.322%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH04	*Diaporthe* (99.126%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH07	*Diaporthe* (98.925%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH08	*Diaporthe* (98.556%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01FCH13	*Colletotrichum* (99.83%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp01RCH01	*Fusarium* (100%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH02	*Penicillium* (98.254%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH06	*Trichoderma* (100%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH07	*Trichoderma* (99.649%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH10	*Trichoderma* (99.836%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH13	*Penicillium* (99.493%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH14	*Trichoderma* (99.832%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH17	*Trichoderma* (99.653%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH23	*Trichoderma* (99.528%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH24	*Trichoderma* (99.832%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH25	*Fusarium* (100%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp01RCH30	*Trichoderma* (99.838%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02FCH01	*Colletotrichum* (100%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp02FCH02	*Colletotrichum* (100%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp02FCH03	*Colletotrichum* (99.832%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp02RCH05	*Fusarium* (99.825%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp02RCH07	*Fusarium* (100%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Gp05FCH01	*Colletotrichum* (99.821%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp05FCH07	*Colletotrichum* (100%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp05FCH09	*Colletotrichum* (99.817%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp06FCH02	*Zasmidium* (95.635%)	*Geissois pruinosa*	Leaves
Gp06RCH02	*Penicillium* (95.896%)	*Geissois pruinosa*	Roots
Pg02FCH03	*Endomelanconiopsis* (99.832%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Pg02RCH06	*Pochonia* (99.836%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg02RCH20	*Pochonia* (100%)	*Psychotria gabriellae*	Roots
Pg05FCH12	*Endomelanconiopsis* (99.83%)	*Psychotria gabriellae*	Leaves
Ps01FCH09	*Colletotrichum* (100%)	*Psychotria semperflorens*	Leaves
Ps04FCH23	*Colletotrichum* (99.809%)	*Psychotria semperflorens*	Leaves
Ps04FCH24	*Colletotrichum* (100%)	*Psychotria semperflorens*	Leaves

C.2.3 Supporting Information S3

Tableau C.6 – **Discriminative features (biomarkers) identified by linear discriminant analysis (LDA) effect size (LEfSe), as performed by Dijoux et al. (2025).**

				Isolation source (present study)	
Genus[a]	**Group**[b]	**LDA**[c]	**Significance**[d]	**Plant**	**Compartment**
Sphingomonas sp. (B)	Pg (Ni-HA) pulps	5.53	***	*Psychotria gabriellae*	Leaves
	Ps (nA) seeds	5.64	***		
Mycobacterium sp. (B)	Ps (nA) roots	3.82	**	*Psychotria gabriellae*	Roots
Colletotrichum sp. (F)	Pg (Ni-HA) leaves	3.57	***	*Geissois pruinosa*	Leaves
				Psychotria semperflorens	Leaves
Diaporthe sp. (F)	Pg (Ni-HA) leaves	3.85	**	*Geissois pruinosa*	Leaves
	Ps (nA) pulps	4.00	***		
Fusarium sp. (F)	Pg (Ni-HA) rhizospheric soil	4.83	**	*Geissois pruinosa*	Roots
Penicillium sp. (F)	Ps (nA) leaves	4.17	***	*Geissois pruinosa*	Roots
Trichoderma sp. (F)	Pg (Ni-HA) leaves	3.25	**	*Geissois pruinosa*	Roots
	Ps (nA) rhizospheric soil	4.87	***		
Zasmidium sp. (F)	Ps (nA) leaves	3.71	***	*Geissois pruinosa*	Leaves

[a] ***(B)** : bacterial genus; **(F)** fungal genus.*
[b] ***Pg (Ni-HA)** : Psychotria gabriellae (Ni-hyperaccumulator); **Ps (nA)** : Psychotria semperflorens (non-accumulator).*
[c] *Threshold of **LDA** : $\alpha = 0.05$.*
[d] ******* : p-value ≤ 0.01; ******* : p-value ≤ 0.001.*

Tableau C.7 – **Examples of bacterial strains with metal resistance and/or plant-growth-promoting (PGP) properties, and their potential applications.** *(Part 1 of 15)*

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Bacillus cereus	Pb-Zn mineral deposits	DE-1	Cu (MIC : 600 mg/L) Pb (MIC : 1 200 mg/L) Zn (MIC : 2 200 mg/L)	IAA		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus atrophaeus	Pb-Zn mineral deposits	DE-2	Cu (MIC : 700 mg/L) Pb (MIC : 900 mg/L) Zn (MIC : 2 000 mg/L)	N and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus pumilus	Pb-Zn mineral deposits	DE-3	Cu (MIC : 300 mg/L) Pb (MIC : 800 mg/L) Zn (MIC : 2 400 mg/L)	IAA and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus amyloliquefaciens	Pb-Zn mineral deposits	DE-4	Cu (MIC : 500 mg/L) Pb (MIC : 500 mg/L) Zn (MIC : 1 200 mg/L)	Sid., N, and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus mundtii	Pb-Zn mineral deposits	DE-5	Cu (MIC : 600 mg/L) Pb (MIC : 500 mg/L) Zn (MIC : 1 500 mg/L)	IAA and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus tropicus	Pb-Zn mineral deposits	DE-6	Cu (MIC : 300 mg/L) Pb (MIC : 1 400 mg/L) Zn (MIC : 1 600 mg/L)			Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus subtilis	Pb-Zn mineral deposits	DE-7	Cu (MIC : 300 mg/L) Pb (MIC : 500 mg/L) Zn (MIC : 1 600 mg/L)	Sid., N, and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus halotolerans	Pb-Zn mineral deposits	DE-8	Cu (MIC : 800 mg/L) Pb (MIC : 900 mg/L) Zn (MIC : 1 600 mg/L)	IAA, Sid., N, and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus vallismortis	Pb-Zn mineral deposits	DE-9	Cu (MIC : 300 mg/L) Pb (MIC : 500 mg/L) Zn (MIC : 1 000 mg/L)	IAA and P		Phytoremediation Phytostimulation	Efe (2020)
Bacillus cereus and *B. subtilis*	*Vigna radiata*	SNi-2 and CSNi-3	Ni (800 mg/L)	IAA; EPS		Ni bioremediation	Kashyap et al. (2022)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 2 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Bacillus safensis	*Vigna radiata*	CSNi-2	Ni (1000 mg/L)	IAA; EPS		Ni bioremediation	Kashyap et al. (2022)
Bacillus paramycoides	*Helianthus petiolaris*	ST4	Cd (10 mg/L) Pb (100 mg/L)	ACCD, acetoin, OA, P, Sid., and IAA; biofilm	***In Helianthus annuus under Cd and Pb stress*** ↑ Pb and Cd BAF	Pb and Cd phytoextraction	Saran et al. (2020)
Bacillus wiedmanni	*Helianthus petiolaris*	ST29	Cd (10 mg/L) Pb (100 mg/L)	ACCD, acetoin, OA, P, and Sid.	***In Helianthus annuus under Cd and Pb stress*** ↑ Pb BAF ↓ Cd BAF	Pb phytoextraction Cd phytostabilisation	Saran et al. (2020)
Bacillus proteolyticus	*Helianthus petiolaris*	ST9	Cd (10 mg/L) Pb (100 mg/L)	ACCD, acetoin, OA, and P	***In Helianthus annuus under Cd and Pb stress*** ↓ Pb and Cd BAF ↑ stem length	Pb and Cd phytostabilisation Phytostimulation	Saran et al. (2020)
Bacillus simplex	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR293	Pb (MIC : 5 mM) Zn (MIC : 3 mM)	Auxin and ACCD			Oubohssaine et al. (2022)
Bacillus zhangzhouensis	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR310	Pb (MIC : 15 mM) Zn (MIC : 10 mM)	Sid., ACCD, chitinase, lipase, and cellulase			Oubohssaine et al. (2022)
Bacillus wiedmannii	*Sulla spinosissima* bulk soil	LMR326	Pb (MIC : 20 mM) Zn (MIC : 15 mM)	Auxin and ACCD			Oubohssaine et al. (2022)
Bacillus subtilis	Pu-erh tea rhizosphere	PU8	Cd (MIC : 300 mg/L)				Chen et al. (2023)
Bacillus flexus	Sorghum	BA1		IAA			De Fretes et al. (2018)
Bacillus aerius	Sorghum	MA3		IAA			De Fretes et al. (2018)
Bacillus depressus	Sorghum	MA4		IAA			De Fretes et al. (2018)
Bacillus rhizosphaerae	Sorghum	MA30		N			De Fretes et al. (2018)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 3 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Bacillus simplex	*Lathyrus sativus*	K14	Pb (1.5 mM)	IAA, Sid., and P	***In consortia in Lathyrus sativus under Pb and Cd stress*** ↑ shoot length, shoot and root biomass, and N content ↑ Cd and Pb contents in plant ↓ Pb and Cd concentrations (total and extractable) in rhizosphere ↑ soil enzymatic activities ↓ pH ↑ N and P contents in rhizosphere ↑ Cd BCF	Cd and Pb phytostabilisation Biofertilisation	Abdelkrim et al. (2018, 2020)
Bacillus sp.	Mycorhizosphere of ectomycorrhizal fungi	ML1-2	Cd (2 mM)			Cd bioremediation	Hrynkiewicz et al. (2015)
Burkholderia fungorum	*Vigna radiata*	CSNi-1	Ni (800 mg/L)	IAA; EPS		Ni bioremediation	Kashyap et al. (2022)
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	HG	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Co (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↑ shoot biomass and contents of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in roots ↓ root biomass and contents of Co, Cr, Mn, and Ni in shoots ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↑ shoot and root biomass	Co, Cr, Fe, Mn, and Ni phytostabilisation Phytostimulation	Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	DT-1	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Co (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↓ shoot and root biomass ↑ Cr, Fe, and Ni contents in shoots ↓ Co contents in shoots and Co, Cr, Fe, Mn, and Ni contents in roots ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↓ shoot and root biomass	Cr, Fe, and Ni phytoextraction	Gonin et al. (2013)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 4 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	DA	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↓ root biomass ↑ Co, Cr, Fe, Mn, and Ni contents in shoots ↓ Co, Cr, Fe, Mn, and Ni contents in roots ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↑ shoot and root biomass	Co, Cr, Fe, Mn, and Ni phytoextraction Phytostimulation	Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	HH	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↑ shoot biomass ↓ root biomass and contents of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in shoots ↑ contents of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in roots. ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↑ shoot and root biomass	Co, Cr, Fe, Mn, and Ni phytostabilisation Phytostimulation	Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	IC	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Co (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↓ shoot and root biomass ↑ contents of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in shoots and roots ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↑ shoot and root biomass	Co, Cr, Fe, Mn, and Ni phytoextraction Phytostimulation	Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	HI	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD			Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Oryza sativa* root plaque	EIKU24	As (III) (< 150 mg/L) As (V) (> 5 000 mg/L) Cd (> 1 200 mg/L) Co (> 600 mg/L) Cr (< 30 mg/L) Cu (< 100 mg/L) Hg (< 20 mg/L) Ni (> 600 mg/L) Zn (> 15 000 mg/L)	IAA, AP, catalase, ACCD, Sid., and P	***In Oryza sativa*** ↑ dry root biomass and wet shoot biomass ***In Oryza sativa under As stress*** ↑ shoot length ↓ As concentration in roots and shoots	As(III), As(V), Cu, Ni, and Cr(VI) bioremediation Phytostimulation As phytostabilisation	Basak et al. (2024)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*

[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 5 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Burkholderia sp.	*Costularia* sp. roots	HI	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Cr (1 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD			Gonin et al. (2013)
Burkholderia sp.	*Oryza sativa* root plaque	EIKU24	As (III) (< 150 mg/L) As (V) (> 5 000 mg/L) Cd (> 1 200 mg/L) Co (> 600 mg/L) Cr (< 30 mg/L) Cu (< 100 mg/L) Hg (< 20 mg/L) Ni (> 600 mg/L) Zn (> 15 000 mg/L)	IAA, AP, catalase, ACCD, Sid., and P	***In Oryza sativa*** ↑ dry root biomass and wet shoot biomass ***In Oryza sativa under As stress*** ↑ shoot length ↓ As concentration in roots and shoots	As(III), As(V), Cu, Ni, and Cr(VI) bioremediation Phytostimulation As phytostabilisation	Basak et al. (2024)
Burkholderia cepacia	Tomato plant rhizosphere	BS01J	Cd (3 mM) Pb (4 mM)	P, antifungal activity, IAA, Sid., and HCN	***In tomato plant under Cd or Pb stress*** ↑ shoot and root lengths and fresh weight plant biomass ↑ chlorophyll and P contents in plant ↑ contents of phenol and glucose Stimules enzymatic activities (peroxidase and polyphénol oxidase)	Cd and Pb bioremediation Phytostimulation	Janaki et al. (2024)
Cupriavidus necator	*Sesbania virgata* rhizosphere	UFLA01-663, UFLA01-659, UFLA02-73, and UFLA 02-71	Zn (9 000 µM) Cd (140 µM) Cu (10 mM) Pb (5 mM)			Zn and Cd bioremediation Phytostimulation	Ferreira et al. (2018)
Cupriavidus necator	Rhizosphere of a 60-year-old Pb-Zn mine	GX_5	Cd (MIC : 6 mM)	Sid., IAA, HCN, and ACCD	***In Brassica napus under Cd stress*** ↑ lengths and biomass of shoots and roots ↑ the Cd uptake and concentration in roots and shoots	Phytostimulation Cd phytoextraction Cd bioremediation	Li et al. (2019, 2023b)
Erwinia sp.	*Alyssoides utriculata*	SERP19	Ni (5 mM)	Sid. And P			Rosatto et al. (2019)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 6 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Erwinia sp.		PR6	Al (3 000 µg/mL) Zn (800 µg/mL) Mo (800 µg/mL) Mn (400 µg/mL) Co (100 µg/mL) Ni (100 µg/mL) Cr (200 µg/mL) Pb (200 µg/mL) Ag (50 µg/mL) As (100 µg/mL) Au (25 µg/mL) Hg (0.6 µg/mL)	AP, Sid., IAA, ACCD, and P	***In wheat variety AAI-W6*** ↑ seed germination and root elongation	Phytostimulation	Sagar et al. (2018)
Luteibacter sp.	*Lathyrus sativus*	K20	Pb (2.5 mM)	IAA and Sid.	***In consortia in Lathyrus sativus under Pb and Cd stress*** ↑ shoot and root lengths, shoot and root biomass, and N content ↑ Cd and Pb contents in plant ↓ Pb and Cd concentrations (total and extractable) in rhizosphere ↑ soil enzymatic activities ↓ pH ↑ N and P contents in rhizosphere	Biofertilisation	Abdelkrim et al. (2018, 2020)
Luteibacter sp. and *L. rhizovicinus*	Mycorhizosphere of ectomycorrhizal fungi and rhizosphere of *Salix viminalis*	II-116-7 and ML3-1	Cd (2 mM)			Cd bioremediation	Hrynkiewicz et al. (2010, 2015)
Mycobacterium sp.	*Graminaceae* rhizoplane	Rp14	Cd, Zn, Co, and Ni	ACCD			Dell'Amico et al. (2005)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 7 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Mycobacterium sp.	*Graminaceae* roots	ACC14	Cd (0.5 mM)	ACCD abd IAA	***In Brassica napus*** ↑ root length ***In Brassica napus under Cd stress*** ↑ root length, plant biomass, and content of chlorophyll in leaves	Phytostimulation Cd-phytostabilisation	Dell'Amico et al. (2008)
Paenibacillus sp.	Boreal bog	KV-0-YR, IV-0-L, and VV-0-L	Ni			Ni bioremediation	Knuutinen et al. (2019)
Paraburkholderia sp.	Boreal bog	RP-0-BL	Ni			Ni bioremediation	Knuutinen et al. (2019)
Paraburkholderia fungorum	*Vigna radiata*	SNi-3	Ni (800 mg/L)	IAA; EPS		Ni bioremediation	Kashyap et al. (2022)
Paraburkholderia ultramafica	*Costularia* sp. roots	HG/STM10279^T	Ni (IC_{50} : 30.7 mM) Co (IC_{50} : 3.9 mM) Cr (IC_{50} : 0.5 mM) Mn (IC_{50} : 32.4 mM)	P, IAA, AP, Sid., and ACCD; EPS; biofilm	***In Sorghum sp. under ultramafic constraint*** ↑ shoot biomass and contents of Co, Cr, Fe, Mn, and Ni in roots ↓ root biomass and contents of Co, Cr, Mn, and Ni in shoots ***In Sorghum without ultramafic constraint*** ↑ shoot and root biomass ***EPS amendment in Tetraria comosa under ultramafic contraint*** ↑ Ca, Mg, K, and P uptake and K content in roots ↓ TF of Co, Cr, and Fe ***In Tetraria comosa under ultramafic constrain*** ↓ Ni, Co, Cr, and Mn concentration in roots	Co, Cr, Fe, Mn, and Ni phytostabilisation Phytostimulation	Gonin et al. (2013); Bourles et al. (2020a, 2024)
Pseudomonas sp.	Rhizosphere of vegetables field irrigated with industrial/wastewater	PGPR-7	Cd (800 µg/mL) Cr (1 000 µg/mL) Pb (800 µg/mL) Ni (1 200 µg/mL)	Sid., ACCD, IAA, HCN, and AP	***In consortia or alone in Cicer arietinum under Cd stress*** ↑ chlorophyll and carotenoid contents in plant ↓ catalase and peroxydase contents ↓ Cd uptake in shoots and roots	Cd phytostabilisation Phytostimulation	Syed et al. (2023)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 8 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Pseudomonas sp.	*Vigna radiata*	SNi-1	Ni (1 000 mg/L)	IAA ; EPS		Ni bioremediation	Kashyap et al. (2022)
Pseudomonas sp.				EPS		Ni bioremediation	Asthana et al. (1995)
Pseudomonas brassicacearum	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR283	Pb (MIC : 10 mM) Zn (MIC : 5 mM)	P, Sid., and auxin			Oubohssaine et al. (2022)
Pseudomonas benzenivorans	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR312	Pb (MIC : 25 mM) Zn (MIC : 35 mM)	P and auxin			Oubohssaine et al. (2022)
Pseudomonas sp.	*Alyssoides utriculata*	SERP1	Ni (15 mM)	IAA, Sid., and P			Rosatto et al. (2019)
Pseudomonas aeruginosa	Pu-erh tea rhizosphere	PU27	Cd (MIC : 300 mg/L)				Chen et al. (2023)
Pseudomonas fluorescens	*Lathyrus sativus*	K23	Pb (2.5 mM)	IAA, Sid., P, and HCN	***In consortia in Lathyrus sativus under Pb and Cd stress*** ↑ shoot and root lengths, shoot and root biomass, and N content ↑ Cd and Pb contents in plant ↓ Pb and Cd concentrations (total and extractable) in rhizosphere ↑ soil enzymatic activities ↓ pH ↑ N and P contents in rhizosphere ↑ TF of Pb and BCF of Cd and Pb	Pb phytoextraction Cd phytostabilisation Biofertilisation	Abdelkrim et al. (2018, 2020)
Pseudomonas sp., *P. fulva*, and *P. fluorescens*	Fruitbody of ectomycorrhizal fungi and rhizosphere of *Salix viminalis*	LIC 1 and IV-111-14	Cd (2 mM)			Cd bioremediation	Hrynkiewicz et al. (2010, 2015)
Pseudomonas tolaasii and *P. fluorescens*	*Graminaceae* rhizosphere	Rs2 and Rs9	Cd, Zn, Co, and Ni	ACCD, IAA, and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane and rhizosphere	Rs5 and Rp6	Cd and Zn	IAA			Dell'Amico et al. (2005)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation ;* ***N*** *: nitrogen fixation ;* ***OA*** *: organic acid ;* ***P*** *: phosphate solubilisation ;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid ;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor ;* ***BCF*** *: bioconcentration factor ;* ***EPS*** *: exopolysaccharides ;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases ;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide ;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid ;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins ;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index ;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins ;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index ;* ***TF*** *: translocation factor ;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 9 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane	Rp9	Cd, Zn, Co, and Ni	IAA			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane	Rp3	Cd and Ni	Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii and *P. fluorescens*	*Graminaceae* rhizoplane and rhizosphere	Rp21, Rs4 and Rs11	Cd, Zn, and Co	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane	Rp17	Cd and Zn	Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane	Rp23	Cd, Zn, Co, and Ni	Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizoplane	Rp31	Cd and Zn	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* rhizosphere	Rs8	Cd and Ni	IAA			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas fluorescens	*Graminaceae* rhizosphere	Rs43	Cd, Zn, Co, and Ni	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas tolaasii	*Graminaceae* roots	ACC23	Cd (2.5 mM)	ACCD, IAA, and Sid.	***In Brassica napus*** ↑ root length and content of protein in leaves ***In Brassica napus under Cd stress*** ↑ root length, plant biomass, and contents of chlorophyll and protein in leaves	Phytostimulation Cd phytostabilisation	Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas fluorescens	*Graminaceae* roots	ACC9	Cd (2.5 mM)	ACCD, IAA, and Sid.	***In Brassica napus*** ↑ root length ***In Brassica napus under Cd stress*** ↑ root length, plant biomass, and content of chlorophyll in leaves	Phytostimulation Cd phytostabilisation	Dell'Amico et al. (2005)
Pseudomonas sp.	Boreal bog	V4-5-SB	Ni			Ni bioremediation	Knuutinen et al. (2019)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 10 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Pseudomonas aeruginosa	Wastewater					Cu and Pb bioremediation	Hassan et al. (2016)
Pseudomonas aeruginosa	Contaminated site with petroleum and metals	AT18	Cu (300 mg/L) Mn (150 mg/L) Cr (100 mg/L) Zn (320 mg/L)			Cr, Cu, and Zn bioremediation	Pérez Silva et al. (2009)
Rhodococcus qingshengii	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR248	Pb (MIC : 25 mM) Zn (MIC : 35 mM)	Sid., chitinase, and lipase			Oubohssaine et al. (2022)
Rhodococcus erythropolis	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR280	Pb (MIC : 20 mM) Zn (MIC : 20 mM)	Sid. and chitinase			Oubohssaine et al. (2022)
Rhodococcus qingshengii	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR340	Pb (MIC : 25 mM) Zn (MIC : 30 mM)	Auxin, ACCD, chitinase, lipase, and cellulase			Oubohssaine et al. (2022)
Rhodococcus erythropolis	*Sulla spinosissima* rhizosphere	LMR341	Pb (MIC : 20 mM) Zn (MIC : 35 mM)	P, auxin, chitinase, and lipase			Oubohssaine et al. (2022)
Rhodococcus erythropolis	Pu-erh tea rhizosphere	PU10	Cd (MIC : 200 mg/L)				Chen et al. (2023)
Rhodococcus sp.	*Graminaceae* rhizoplane	Rp29	Cd and Zn	IAA		Dell'Amico et al. (2005)	

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 11 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Rhodococcus qingshengii		BNCC203056		IAA	***In Sedum alfredii under Zn, Cd, Ni, Pb, and Cu stress*** ↑ concentration and BCF of Zn, Cd, Ni, and Pb in roots and shoots ↑ TF of Zn, Cd, and Pb ↓ ABA concentration in shoots and roots ↑ expression of the ZIP, Nramp, HMA, and IRT family transporters in roots ↑ NPQ value ***In wild-type Arabidopsis under Cd, Zn, Ni, and Cu stress*** ↑ IAA concentration in shoots and roots ↑ shoot contents of Cd, Zn, and Ni, and BCF ↑ the dry and fresh shoot weights ↓ ABA concentration in shoots and roots ↑ expression of the HMA, Nramp, ZIP, and IRT family transporters in plant ↑ SPAD and NPQ values ↓ malondialdehyde concentration	Zn, Cd, Ni, and Pb phytoextraction	Du et al. (2022); Lu et al. (2020)
Rhodopseudomonas palustris					***Alone or in consortia in Oryza sativa under Pb, Cd, Hg, and As stress*** Influence the proportion of metals in soil	Pb and Cd phytostabilisation	Xiao et al. (2021)
Rhodopseudomonas sp.		BHU				Ni bioremediation	Asthana et al. (1995)
Rhodopseudomonas palustris	Mud and water of the Qingshui River	G5		IAA, ALA, N, K, and P	***In cucumber under salt stress*** ↑ shoot height, root length, fresh and dry weights, total chlorophyll content, and soluble sugar content ↑ antioxidant enzyme activities (superoxide dismutase, peroxidase, and polyphenol oxidase) ↓ H_2O_2 and malondialdehyde contents	Phytostimulation	Ge et Zhang (2019)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***ALA*** *: 5-aminolevulinic acid;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GST*** *: glutathione S-transferase;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***K*** *: potassium solubilisation;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***ABA*** *: abscisic acid;* ***BAF*** *: bioaccumulation factor;* ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***EPS*** *: exopolysaccharides;* ***HMA*** *: heavy metal P-type ATPases;* ***H_2O_2*** *: hydrogen peroxide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***IRT*** *: iron-regulated transporter proteins;* ***NPQ*** *: non-photochemical quenching index;* ***Nramp*** *: natural resistance-associated macrophage proteins;* ***SPAD*** *: chlorophyll content index;* ***TF*** *: translocation factor;* ***ZIP*** *: ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 12 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Serratia entomophila	*Salix viminalis* rhizosphere	I-111-21	Cd (2 mM)			Cd bioremediation	Hrynkiewicz et al. (2010, 2015)
Serratia fonticola	*Codonopsis pilosula* roots	CPSE11		EPS	***EPS amendment in Codonopsis pilosula under Cd stress*** ↑ plant growth Alleviate the toxic effects of Cd on the seedlings ↑ Cd uptake Modulate the superoxide dismutase, peroxidase and ascorbates peroxidase activities and the contents of soluble protein and malondialdehyde	Cd bioremediation Cd phytoextraction	Leng et al. (2023)
Serratia liquefaciens	*Graminaceae* rhizoplane	Rp16	Zn and Ni	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Serratia liquefaciens	*Graminaceae* rhizosphere	Rs23	Zn	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Serratia liquefaciens	*Graminaceae* rhizoplane	Rp24	Zn, Ni, and Co	IAA and Sid.			Dell'Amico et al. (2005)
Serratia marcescens	Pu-erh tea rhizosphere	PU17	Cd (MIC : 200 mg/L)				Chen et al. (2023)
Serratia marcescens	Serpentine deposits	16	Ni (MIC : 15 mM) Co (MIC : 25 mM)			Ni, Co, Zn, and Cu bioremediation	Díaz et al. (2022); Marrero et al. (2009)
Serratia marcescens	Serpentine deposits	C-1	Ni (MIC : 20 mM) Co (MIC : 25 mM)			Ni and Co bioremediation	Marrero et al. (2009)
Serratia marcescens	Serpentine deposits	C4	Ni (MIC : 50 mM) Co (MIC : 50 mM)			Ni and Co bioremediation	Marrero et al. (2009)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*

[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 13 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Serratia marcescens	Contaminated soils from petroleum refinery sites	S217	Cd (> 2.5 M)	P, Sid., IAA, HCN, and GST ; biofilm	***In Oryza sativa under Cd stress*** ↑ germination index and seedling growth ↑ shoot and root lengths	Phytostimulation	Kotoky et al. (2019)
Serratia marcescens	Kunming Smelter	KMR-3	Cd (≤ 500 mg/L)	EPS ; biofilm		Cd bioremediation	Zhu et al. (2022)
Serratia plymuthica	As- and petroleum hydrocarbon-contaminated soils	SC3I(2) and As3-5a(5)	Ni (MIC : 5 mM) Cd (MIC : 7.5 mM)	EPS		Cd and Ni bioremediation	Zanetti et al. (2022)
Serratia sp.	Urban watershed	L2	As (MIC : 350 mg/L) Cd (MIC : 75 mg/L) Cr (MIC : 15 mg/L) Cu (MIC : 20 mg/L) Pb (MIC : 800 mg/L) Mn (MIC : > 2 000 mg/L) Ni (MIC : 75 mg/L) Zn (MIC : 1 100 mg/L)				Pagnucco et al. (2023)
Sphingomonas sp.	*Costularia* sp. roots	GP	Ni (1 mM) Mn (1 mM) Co (1 mM) Cr (1 mM)	IAA, AP, and Sid.			Gonin et al. (2013)
Sphingomonas sp.	Pu-erh tea rhizosphere	PU13	Cd (MIC : 200 mg/L)				Chen et al. (2023)
Sphingomonas sp.	Rhizosphere of a 60-year-old Pb-Zn mine	GX_15	Cd (MIC : 6 mM)	IAA	***In Brassica napus under Cd stress*** ↑ length and biomass of shoots and roots ↑ the Cd uptake and concentration in roots and shoots	Phystopstimulation Cd phytoextraction	Li et al. (2019)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation ; **N** : nitrogen fixation ; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation ; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid ; **BAF** : bioaccumulation factor ; **BCF** : bioconcentration factor ; **EPS** : exopolysaccharides ; **HMA** : heavy metal P-type ATPases ; **H_2O_2** : hydrogen peroxide ; **IAA** : indole-3-acetic acid ; **IRT** : iron-regulated transporter proteins ; **NPQ** : non-photochemical quenching index ; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins ; **SPAD** : chlorophyll content index ; **TF** : translocation factor ; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 14 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Sphingomonas sp.	Maize rhizosphere	PbM2	Cu (1 mM) Pb (1 mM)	IAA, ACCD, and Sid.	***Alone or in consortia in maize under Cu and Pb stress*** ↑ germination rate, lengths of shoots and roots, and plant biomass ↑ IAA content and DH activity in rhizosphere ↑ Cu bioavailability and BCF depending of the metal (Pb and Cu) concentration	Cu and Pb rhizoremediation Phytostimulation	Lee et al. (2024)
Staphylococcus equorum	Pu-erh tea rhizosphere	PU1	Cd (MIC : 500 mg/L)			Cd bioremediation	Chen et al. (2023)
Staphylococcus pasteuri	Sorghum	MA33		N			De Fretes et al. (2018)
Staphylococcus sp.	*Curcuma longa* rhizome	Ceb1		IAA	***In Vigna unguiculata*** ↑ shoot and root lengths and number of roots	Phytostimulation	Jayakumar et al. (2020)
Streptomyces sp.	*Alyssoides utriculata*	SERP3	Ni (10 mM)	ACCD and P			Rosatto et al. (2019)
Streptomyces sp.	*Alyssoides utriculata*	SERP4	Ni (15 mM)	ACCD, Sid., and P			Rosatto et al. (2019)
Streptomyces sp.	*Alyssoides utriculata*	SERP23	Ni (5 mM)	ACCD and P			Rosatto et al. (2019)
Streptomyces chartreusis	*Sulla spinosissima* bulk soil	LMR352		Sid.			Oubohssaine et al. (2022)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Continued (part 15 of 15).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of bacterial inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Streptomyces spp.	Rhizospheric soils of rice plants and rubber trees	TY2, TY8-5, TY15-2, TY16-2, TY22, TY35-6, TY36-2, TY39, TY41-2, TY42-5, TY42-6, TY45-2, TY47-6, TY48-2, TY49-2, TY53-2, TY67-6, TY68-3, TY68-7, and TY75-4		Sid., P, and antibacterial activities			Muangham et al. (2015)
Streptomyces sp., *S. matansis*, and *S. vinaceus*	Saline farmlands	BG5 (EU301836), CRF2 (EU294133), and CRF14	Cr (1 000 mg/L)	IAA and AP		Cr bioremediation	Javaid et Sultan (2013)
Streptomyces sp.	Saline farmlands	RSF17 (EU301834)	Cr (900 mg/L)	IAA and AP		Cr bioremediation	Javaid et Sultan (2013)
Streptomyces pulcher	Saline farmlands	CRF17 (EU294134)	Cr (1 000 mg/L)	P and AP		Cr bioremediation	Javaid et Sultan (2013)
Streptomyces griseoincarnatus	Saline farmlands	SCF18 (EU294140)	Cr (800 mg/L)	P, IAA, and AP		Cr bioremediation	Javaid et Sultan (2013)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC), the inhibitory concentration 50% (IC_{50}), or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **ALA** : 5-aminolevulinic acid; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GST** : glutathione S-transferase; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **K** : potassium solubilisation; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***ABA** : abscisic acid; **BAF** : bioaccumulation factor; **BCF** : bioconcentration factor; **EPS** : exopolysaccharides; **HMA** : heavy metal P-type ATPases; **H_2O_2** : hydrogen peroxide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **IRT** : iron-regulated transporter proteins; **NPQ** : non-photochemical quenching index; **Nramp** : natural resistance-associated macrophage proteins; **SPAD** : chlorophyll content index; **TF** : translocation factor; **ZIP** : ZRT- and IRT-like proteins (zinc/iron-regulated transporter-like proteins).*

Tableau C.8 – **Examples of fungal strains with metal resistance and/or plant-growth-promoting (PGP) properties, and their potential applications.** *(Part 1 of 5)*

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of fungal inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Colletotrichum sp.	*Eupatorium triplinerve* leaves	ALE15	Cd (1 000 µg/mL)	ACCD, IAA, GA, and P	***In IR-36 rice cultivar under Cd stress*** ↑ root-shoot length, seedling biomass, and contents of chlorophyll and carotenoid	Cd bioremediation Phytostimulation	Mukherjee et al. (2022)
Colletotrichum sp.	*Eupatorium triplinerve* leaves	ALE18	Cd (750 µg/mL)	ACCD, IAA, GA, P, and Sid.	***In IR-36 rice cultivar under Cd stress*** ↑ root-shoot length, seedling biomass, and contents of chlorophyll and carotenoid	Cd bioremediation Phytostimulation	Mukherjee et al. (2022)
Colletotrichum sp.	*Plumbago zeylanica*	SL4		N, P, IAA, HCN, AP, OA, and Sid.; EPS		Phytostimulation Biofertilisation	Roy et al. (2021)
Colletotrichum sp.				EPS		Cd and Pb bioremediation	Da Silva et al. (2014)
Diaporthe sp.	*Festuca rubra* roots	EB4		Sid., AP, IAA, cellulase, amylase, and protease	***In tritordeum (Triticum durum x Hordeum chilense) and/or Lolium perenne with or without salt stress*** ↑ contents of proline, IAA, GA, and cytokinins and leaf biomass in both species ↑ root biomass in tritordeum Change nutrient balance	Phytostimulation	Toghueo et al. (2022)
Phomopsis columnaris	*Noccaea caerulescens*		Ni (3 000 µM) Cd (180 µM) Zn (4 000 µM)		***In Noccaea caerulescens under Ni stress*** ↑ uptake and accumulation of Ni in roots and shoots ↓ anthocyanin concentration in shoots ↑ regulation of genes involved in plant defence	Ni phytoextraction	Ważny et al. (2021b)
Fusarium verticillioides	Contaminated mining soil		Cd (MIC : 35 mg/L) Pb (MIC : 650 mg/L) Zn (MIC : 350 mg/L) Cu (MIC : 350 mg/L)			Cu, Zn, and Cd bioremediation	Mohammadian et al. (2017)
Fusarium chlamydosporum and *F. equiseti*	Landfill leachate polluted soil				***In consortia in Alocasia calidora under metal stress*** ↑ urease, dehydrogenase, acid phosphatase, and invertase activities in rhizosphere ↓ free proline in leaves ↑ chlorophyll content and peroxidase and catalase activities	Cr, Cu, Mn, Ni, Pb, and Zn phytoextraction Phytostimulation	Hassan et al. (2022)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC) or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GA** : gibberellic acid; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***BCF** : bioconcentration factor; **GA** : gibberellic acid; **GSH** : reduced glutathione; **IAA** : indole-3-acetic acid; **JA** : jasmonic acid; **TF** : translocation factor.*

Continued (part 2 of 5).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of fungal inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Fusarium solani	Agricultural soil	YMM20				Cu, Pb, Co, Cd, Ni, and Fe bioremediation	Mohammed et Khedr (2021)
Fusarium solani	Textile-dye contaminated soil		Cd (MIC : 2 100 ppm) Pb (MIC : 3 600 ppm) Ni (MIC : 2 700 ppm) Cr (MIC : 3 900 ppm)			Cd, Pb, Ni, and Cr bioremediation	Mondal et al. (2019)
Fusarium proliferatum	*Oxalis corniculata* roots	BRL1		IAA, GA, and P	***In mutant rice Waito-C*** ↑ shoot and root lengths and GA content ↓ JA content	Phytostimulation Biofertilisation	Bilal et al. (2018)
Fusarium oxyporum	*Triticum aestivum*	581PDA2	Ni (200 µg/mL) Cu (200 µg/mL) Cd (200 µg/mL) Co (200 µg/mL) Pb (200 µg/mL)	IAA and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Fusarium incarnatum	*Triticum aestivum*	581PDA4	Ni (200 µg/mL) Cu (250 µg/mL) Cd (200 µg/mL) Co (200 µg/mL) Pb (250 µg/mL)	P and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Fusarium proliferatum	*Triticum aestivum*	582PDA9	Ni (300 µg/mL) Cu (250 µg/mL) Cd (250 µg/mL) Co (250 µg/mL) Pb (250 µg/mL)	ACCD, IAA, P, AP, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Fusarium equiseti	*Triticum aestivum*	582PDA11	Ni (200 µg/mL) Cu (250 µg/mL) Cd (250 µg/mL) Co (250 µg/mL) Pb (250 µg/mL)	IAA, P, HCN, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Penicillium cataractum	Landfill leachate polluted soil				***In consortia in Alocasia calidora under metal stress*** ↑ urease, dehydrogenase, acid phosphatase, and invertase activities in rhizosphere ↓ free proline in leaves ↑ chlorophyll content and peroxidase and catalase activities	Cr, Cu, Mn, Ni, Pb, and Zn phytoextraction Phytostimulation	Hassan et al. (2022)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC) or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD*** *: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase;* ***AP*** *: ammonia production;* ***EPS*** *: exopolysaccharide;* ***GA*** *: gibberellic acid;* ***HCN*** *: hydrogen cyanide;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***N*** *: nitrogen fixation;* ***OA*** *: organic acid;* ***P*** *: phosphate solubilisation;* ***Sid.*** *: siderophore.*

[c] ***BCF*** *: bioconcentration factor;* ***GA*** *: gibberellic acid;* ***GSH*** *: reduced glutathione;* ***IAA*** *: indole-3-acetic acid;* ***JA*** *: jasmonic acid;* ***TF*** *: translocation factor.*

Continued (part 3 of 5).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of fungal inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Penicillium simplicissimum	Contaminated mining soil		Cd (MIC : 35 mg/L) Pb (MIC : 650 mg/L) Zn (MIC : 350 mg/L) Cu (MIC : 350 gm/L)			Cu, Zn, and Cd bioremediation	Mohammadian et al. (2017)
Penicillium aurantiogriseum	*Triticum aestivum*	581PDA3	Ni (200 µg/mL) Cu (200 µg/mL) Cd (200 µg/mL) Co (200 µg/mL) Pb (200 µg/mL)	ACCD, P, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Penicillium janthinellum	*Triticum aestivum*	582PDA8	Ni (200 µg/mL) Cu (200 µg/mL) Cd (200 µg/mL) Co (200 µg/mL) Pb (250 µg/mL)	ACCD, IAA, P, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Penicillium brasilianum	*Noccaea goesingensis*				***In Noccaea caerulescens under Ni stress*** ↑ Ni accumulation in roots and plant biomass		Ważny et al. (2021b)
Penicillium ochrochloron	Tl-polluted soils	T06 and T07	Tl (1 000 mg/L)			Tl bioremediation	Sun et al. (2015)
Penicillium sp.	Metal mine drainage					Ni and Pb bioremediation	Aytar et al. (2014)
Penicillium sp.	Tailings	MV-AH-2 and MV-AH-1	Ni (200 ppm) V (200 ppm)			Ni and V bioleaching	Gómez-Ramírez et al. (2015)
Penicillium ruqueforti	*Solanum surattense* roots	CGF-1	Ni (15 mM) Cd (15 mM) Cu (15 mM) Zn (15 mM) Pb (15 mM)	IAA	***In wheat plant under Ni, Cd, Cu, Zn, and Pb stress*** ↑ SPAD value, stem length, stem breadth, fresh stem and root weights, and stomatal conductance ↑ contents of GSH, proline, sugars, chlorophyll *a* and *b*, and carotenoids ↓ MDA content ↑ antioxidant enzyme activities (catalase and peroxidase) ↓ Ni, Cd, Cu, Zn, and Pb concentrations in shoots and roots.	Phytostabilisation Phytostimulation	Ikram et al. (2018)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC) or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GA** : gibberellic acid; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***BCF** : bioconcentration factor; **GA** : gibberellic acid; **GSH** : reduced glutathione; **IAA** : indole-3-acetic acid; **JA** : jasmonic acid; **TF** : translocation factor.*

Continued (part 4 of 5).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of fungal inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Penicillium oxalicum	Chang bai mountain soil	68 (collection number : CGMCC 7.328)		EPS			Zhang et al. (2021a)
Penicillium sp.	Surface soils of a temperate pine forest		Al (10 and 500 ppm) Cd (100 ppm) Cu (100 ppm) Fe (100, 500, and 1 000 ppm) Ni (100 and 300 ppm) Pb (100 and 500 ppm) Zn (100, 500, and 1 000 ppm)				Torres-Cruz et al. (2018)
Pochonia spp.	Surface soils of a temperate pine forest		Zn (100, 500, and 1 000 ppm) Fe (500 ppm) Cu (100 and 300 ppm) Ni (100 ppm) Cd (100 and 300 ppm)				Torres-Cruz et al. (2018)
Pochonia chlamydosporia					***In consortia in Jacaranda mimosifolia under Cu, Mn, and Zn stress*** ↑ shoot and root biomass ↑ TF of Cu, Mn, and Zn	Cu, Mn, and Zn phytoextraction	Farias et al. (2020)
Trichoderma harzianum	Contaminated mining soil		Cd (MIC : 35 mg/L) Pb (MIC : 650 mg/L) Zn (MIC : 350 mg/L) Cu (MIC : 350 mg/L)			Cu, Zn, and Cd bioremediation	Mohammadian et al. (2017)
Trichoderma aureoviride	*Triticum aestivum*	582PDA6	Ni (300 µg/mL) Cu (300 µg/mL) Cd (300 µg/mL) Co (300 µg/mL) Pb (300 µg/mL)	ACCD, IAA, Sid., P, AP, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)
Trichoderma harzianum	*Triticum aestivum*	582PDA7	Ni (300 µg/mL) Cu (300 µg/mL) Cd (300 µg/mL) Co (300 µg/mL) Pb (300 µg/mL)	ACCD, IAA, Sid., P, and catalase		Phytostimulation Biofertilisation	Ripa et al. (2019)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC) or the maximum concentration tested.*

[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GA** : gibberellic acid; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*

[c] ***BCF** : bioconcentration factor; **GA** : gibberellic acid; **GSH** : reduced glutathione; **IAA** : indole-3-acetic acid; **JA** : jasmonic acid; **TF** : translocation factor.*

Continued (part 5 of 5).

Species	Origin of strain	Strain	Metal-resistance[a]	PGP traits, EPS production, and biofilm formation[b]	Effects of fungal inoculation on the plant and/or its rhizosphere[c]	Applications	References
Trichoderma asperella					***In consortia in Jacaranda mimosifolia under Cu, Mn, and Zn stress*** ↑ shoot and root biomass ↑ TF of Cu, Mn, and Zn	Cu, Mn, and Zn phytoextraction	Farias et al. (2020)
Trichoderma virens	*Pinus koraiensis* rhizosphere	PDR-28	As (MIC : 1 300 mg/L) Cu (MIC : 1 000 mg/L) Cu (MIC : 1 000 mg/L) Cd (MIC : 1 300 mg/L) Ni (MIC : 700 mg/L) Pb (MIC : 2 500 mg/L) Zn (MIC : 3 100 mg/L)	ACCD, Acid phosphatase, phytase, Sid., and P	***In maize under As, Cd, Cu, Pb, and Zn stress*** ↑ shoot and root biomass ↑ chlorophyll, total soluble sugars, starch, and protein contents ↑ As, Cd, Cu, Pb, and Zn concentrations in roots and shoots	As, Cd, Cu, Pb and Zn phytoextraction Phytostimulation	Babu et al. (2014)
Trichoderma sp.	Rhizosphere of vegetables field irrigated with industrial/wastewater	T-4	Cd (1 000 µg/mL) Cr (1 200 µg/mL) Pb (800 µg/mL) Ni (1 400 µg/mL)	Sid., ACCD, IAA, HCN, and AP	***In consortia or alone in Cicer arietinum under Cd stress*** ↑ chlorophyll and carotenoid contents ↓ catalase and peroxidase activities ↓ Cd uptake	Cd phytostabilisation Phytostimulation	Syed et al. (2023)
Trichoderma sp. and *T. koningiopsis*	Tl-polluted soils	T01, T02, and T08	Tl (1 400 µg/mL)			Tl bioremediation	Sun et al. (2015)
Trichoderma viride and *T. asperellum*	Tl-polluted soils	T04 and T09	Tl (1 500 mg/L)			Tl bioremediation	Sun et al. (2015)
Trichoderma atroviride	Decaying feather	F6	Cd (100 mg/L) Ni (250 mg/L)		***In Brassica juncea under Cd, Ni, or Cd-Ni contamination*** ↑ shoot length and plant fresh weight ↑ TF and BCF of Cd in all contamination conditions ↑ TF and BCF of Ni only in Ni contamination condition	Cd and Ni phytoextraction	Cao et al. (2008)

[a] *Depending on the study, this refers to the minimal inhibitory concentration (MIC) or the maximum concentration tested.*
[b] ***ACCD** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase; **AP** : ammonia production; **EPS** : exopolysaccharide; **GA** : gibberellic acid; **HCN** : hydrogen cyanide; **IAA** : indole-3-acetic acid; **N** : nitrogen fixation; **OA** : organic acid; **P** : phosphate solubilisation; **Sid.** : siderophore.*
[c] ***BCF** : bioconcentration factor; **GA** : gibberellic acid; **GSH** : reduced glutathione; **IAA** : indole-3-acetic acid; **JA** : jasmonic acid; **TF** : translocation factor.*

C.3 Résultats complémentaires du CHAPITRE IV

C.3.1 Résultats des tests effectués sur les souches *Bacillus* sp.

Tableau C.9 – **Résultats des tests de résistance aux métaux, de production d'EPS et de formation de biofilm chez les souches de *Bacillus* sp. isolées à partir de *Geissois pruinosa* et *Psychotria gabriellae*.**

	Source*		Tests de résistance métallique**					EPS***		Biofilm***	
Souche	Compartiment	Espèce	Ni 50 ppm	Ni 100 ppm	Ni 250 ppm	Ni 500 ppm	Mix métallique	M-	M+	M-	M+
Gp01FB01	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	-
Gp01FB04	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Gp01FB05	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Gp01FB06	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Gp01FB07	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Gp01FB09	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Gp01FB10	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Gp01FB11	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Gp03FB02	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	nd	-	-	+	-
Gp04FB01	Feuilles	*G. pruinosa*	+	nd	nd	-	+	-	-	+	+
Gp04FB04	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Gp04FB05	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Gp04FB06	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Gp04FB07	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Gp05FB01	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	+	-	+	-
Gp05FB03	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	-
Gp06FB01	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	+	-	-	-
Gp06FB02	Feuilles	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	+	-
Gp01SB23	Sol rhizosphérique	*G. pruinosa*	+	+	-	-	nd	+	-	-	-
Gp02SB07	Sol rhizosphérique	*G. pruinosa*	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Gp02SB08	Sol rhizosphérique	*G. pruinosa*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg02RB01	Racines	*P. gabriellae*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg02RB11	Racines	*P. gabriellae*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg10SB17	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	+	-	+	-	-	nd	nd
Pg01SB03	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Pg01SB05	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Pg01SB32	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg02SB03	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	+	-	+	-	-	-	-
Pg02SB09	Sol rhizosphérique	*P. gabriellae*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg01FB02	Feuilles	*P. gabriellae*	+	+	-	-	+	-	-	+	-
Pg05FB03	Feuilles	*P. gabriellae*	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Pg02FB05	Feuilles	*P. gabriellae*	+	+	-	-	+	-	-	+	+
Pg03FB07	Feuilles	*P. gabriellae*	+	+	-	-	-	-	-	-	-

*Un "**+**" indique la capacité de la souche à se développer, à produire des EPS ou bien à former du biofilm, tandis qu'un "**-**" indique une incapacité de la souche à se développer, à produire des EPS ou bien à former du biofilm. Le terme "nd" indique que l'information n'est pas disponible.*

*****G.*** *= Geissois ; **P.** = Psychotria. *****ppm*** *= parti par million ; Le **mix métallique** est composé de 50 ppm de Ni, 5 ppm de Cr, 10 ppm de Co et 100 ppm de Mn. ******EPS*** *= exopolysaccharides ; **M-** = en absence du mix métallique ; **M+** = en présence du mix métallique.*

C.3.2 Identification des bactéries au MALDI-TOF

Tableau C.10 – **Résultats de l'identification des bactéries cultivables tolérantes aux métaux par séquençage du gène de l'ADNr 16S et analyse au MALDI-TOF MS.**

Id. échantillon	Genre le plus proche (similarité de séquence)*	Meilleure correspondance MALDI-TOF (valeur du score)**	Source	
			Plante	Compartiment
Gp01RB14	***Paraburkholderia* (100%)**	***Paraburkholderia phenazinium* (1,77)**	***Geissois pruinosa***	**Racines**
Gp01SB01	*Paraburkholderia* (99,636%)	Pas de pic détecté	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB02	*Streptomyces* (98,989%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB04	*Staphylococcus* (97,981%)	Non déterminé	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB06	*Paraburkholderia* (98,77%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB08	*Paraburkholderia* (98,796%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB11	*Paraburkholderia* (99,258%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp01SB16	*Streptomyces* (99,439%)	Pas de pic détecté	*Geissois pruinosa*	Sol rhizosphérique
Gp02RB05	*Burkholderia* (99,496%)	Pas de pic détecté	*Geissois pruinosa*	Racines
Gp02RB13	*Burkholderia* (99,625%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Racines
Gp02RB20	***Paenibacillus* (99,848%)**	***Paenibacillus filicis* (2,27)**	***Geissois pruinosa***	**Racines**
Gp02RB36	*Serratia* (99,786%)	Identification non fiable	*Geissois pruinosa*	Racines
Gp02SB08	***Bacillus* (99,902%)**	***Bacillus mycoides* (2,24)**	***Geissois pruinosa***	**Sol rhizosphérique**
Pg01SB08	*Streptomyces* (98,958%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Sol rhizosphérique
Pg01SB26	*Streptomyces* (100%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Sol rhizosphérique
Pg01SB32	***Bacillus* (99,929%)**	***Bacillus cereus* (2,16)**	***Psychotria gabriellae***	**Sol rhizosphérique**
Pg02RB01	***Bacillus* (99,644%)**	***Bacillus cereus* (2,04)**	***Psychotria gabriellae***	**Racines**
Pg02RB02	*Burkholderia* (99,568%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Racines
Pg02RB04	*Bacillus* (99,854%)	*Acidiphilium acidophilum* (1,74)	*Psychotria gabriellae*	Racines
Pg02RB07	*Streptomyces* (99,383%)	*Micrococcus luteus* (1,76)	*Psychotria gabriellae*	Racines
Pg02RB09	*Burkholderia* (99,712%)	*Caballeronia turbans* (1,86)	*Psychotria gabriellae*	Racines
Pg02RB11	***Bacillus* (99,717%)**	***Bacillus cereus* (1,95)**	***Psychotria gabriellae***	**Racines**
Pg02RB12	*Mycobacterium* (99,695%)	Pas de pic détecté	*Psychotria gabriellae*	Racines
Pg02SB01	***Streptomyces* (98,4%)**	***Streptomyces badius* (1,83)**	***Psychotria gabriellae***	**Sol rhizosphérique**
Pg02SB04	***Cupriavidus* (99,784%)**	***Cupriavidus campinensis* (2,28)**	***Psychotria gabriellae***	**Sol rhizosphérique**
Pg02SB09	***Bacillus* (99,855%)**	***Bacillus cereus* (2,11)**	***Psychotria gabriellae***	**Sol rhizosphérique**
Pg02SB10	*Erwinia* (98,712%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Sol rhizosphérique
Pg02SB12	*Burkholderia* (99,192%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Sol rhizosphérique
Pg04FB07	*Sphingomonas* (99,353%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Feuilles
Pg05FB03	*Bacillus* (99,684%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Feuilles
Pg05FB08	*Luteibacter* (100%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Feuilles
Pg05FB13	*Rhodopseudomonas* (99,698%)	Identification non fiable	*Psychotria gabriellae*	Feuilles
Ps01SB06	*Rhodococcus* (99,705%)	*Bacillus subtilis* (1,97)	*Psychotria semperflorens*	Sol rhizosphérique
Ps02RB02	*Bacillus* (99,637%)	Identification non fiable	*Psychotria semperflorens*	Racines
Ps02RB04	*Bacillus* (99,925%)	Identification non fiable	*Psychotria semperflorens*	Racines
Ps03RB03	***Bacillus* (99,65%)**	***Bacillus cereus* (1,91)**	***Psychotria semperflorens***	**Racines**
Ps03SB01	***Pseudomonas* (99,786%)**	***Pseudomonas japonica* (1,91)**	***Psychotria semperflorens***	**Sol rhizosphérique**
Ps04SB06	*Bacillus* (98,941%)	Identification non fiable	*Psychotria semperflorens*	Sol rhizosphérique
Ps04SB07	***Streptomyces* (97,434%)**	***Streptomyces lavendulae* (2,15)**	***Psychotria semperflorens***	**Sol rhizosphérique**
Ps04SB08	*Bacillus* (99,929%)	Non déterminé	*Psychotria semperflorens*	Sol rhizosphérique
Ps04SB15	***Streptomyces* (99,785%)**	***Streptomyces lavendulae* (2,15)**	***Psychotria semperflorens***	**Sol rhizosphérique**
Ps04SB16	***Streptomyces* (99,354%)**	***Streptomyces lavendulae* (2,14)**	***Psychotria semperflorens***	**Sol rhizosphérique**
Ps04SB28	*Bacillus* (99,716%)	*Streptomyces avidinii* (1,72)	*Psychotria semperflorens*	Sol rhizosphérique

Les lignes en gras indiquent une correspondance au niveau de l'identification du genre entre les deux techniques utilisées.

Correspond aux résultats d'identification par la méthode de séquençage Sanger du gène ARNr 16S. *****1,699 ≤ score du MALDI-TOF* *: identification non fiable;* ***1,700 ≤ score du MALDI-TOF ≤ 1,999*** *: identification au niveau du genre probable;* ***2,000 ≤ score du MALDI-TOF ≤ 2,299*** *: identification au niveau du genre fortement probable et au niveau de l'espèce probable;* ***2,300 ≤ score du MALDI-TOF ≤ 3,000*** *: identification au niveau de l'espèce fortement probable.*

MALDI-TOF MS *= matrix-assisted laser desorption/ionisation–time-of-flight mass spectrometry.*

C.3.3 Protocole d'extraction des protéines bactériennes

Dans certains cas, le MALDI-TOF MS (*Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionisation–Time-Of-Flight Mass Spectrometry*) n'a pas généré de spectre protéique, rendant nécessaire une étape

d'extraction de protéines. Ainsi, pour ces souches, l'extraction protéique a été réalisée selon le protocole suivant : une colonie fraîche unique a été suspendue dans 300 µL d'eau distillée, supplémentés avec 900 µL d'éthanol absolu (100%). Le mélange a été vortexé pendant 1 minute puis centrifugé (13 000 x g ; 2 minutes). Le surnageant a été éliminé, et une seconde étape de centrifugation a été effectuée afin d'assurer l'élimination complète de l'éthanol résiduel. Le culot obtenu a été séché à température ambiante pendant 5 à 10 minutes à l'aide d'un Savant™ DNA SpeedVac™ Model DNA120 (Thermo Scientific, Waltham, MA, USA). Ensuite, 30 µL d'acide formique à 70% et 30 µL d'acétonitrile ont été ajoutés au culot, et la suspension a été homogénéisée par flux-reflux. L'échantillon a ensuite été centrifugé (13 000 x g ; 2 minutes) et 1 µL du surnageant a été déposé sur une plaque cible MALDI-TOF Microflex LT/BH (Burker), suivi de l'ajout de 1,2 µL de solution de matrice d'acide alpha-cyano-4-hydroxycinnamique avant analyse par Alizée Le Floc'h et Malia Kainiu à l'Institut Pasteur de Nouvelle-Calédonie.

Bibliographie

Aamir, M., Rai, K.K., Zehra, A., Kumar, S., Yadav, M., Shukla, V., et Upadhyay, R.S. (2020). Fungal endophytes : Classification, diversity, ecological role, and their relevance in sustainable agriculture. In *Microbial Endophytes*, pp. 291–323. Elsevier. ISBN 978-0-12-818734-0. doi : 10.1016/B978-0-12-818734-0.00012-7. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128187340000127. (*citée à la p.* 220)

Abanda-Nkpwatt, D., Musch, M., Tschiersch, J., Boettner, M., et Schwab, W. (2006). Molecular interaction between Methylobacterium extorquens and seedlings : growth promotion, methanol consumption, and localization of the methanol emission site. vol. 57 (15), pp. 4025–4032. ISSN 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erl173. (*citée à la p.* 172)

Abarenkov, K., Zirk, A., Piirmann, T., Pöhönen, R., Ivanov, F., Nilsson, R.H., et Kõljalg, U. (2023). UNITE general FASTA release for eukaryotes 2. doi : 10.15156/BIO/2938070. Attribution-ShareAlike (CC BY-SA). (*citée à la p.* 145)

Abdelfattah, A., Wisniewski, M., Schena, L., et Tack, A.J.M. (2021). Experimental evidence of microbial inheritance in plants and transmission routes from seed to phyllosphere and root. *Environmental Microbiology*, vol. 23 (4), pp. 2199–2214. ISSN 1462-2920. doi : 10.1111/1462-2920.15392. (*citée à la p.* 74)

Abdelkrim, S., Jebara, S.H., Saadani, O., Abid, G., Taamalli, W., Zemni, H., Mannai, K., Louati, F., et Jebara, M. (2020). In situ effects of Lathyrus sativus- PGPR to remediate and restore quality and fertility of Pb and Cd polluted soils. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 192, p. 110260. ISSN 01476513. doi : 10.1016/j.ecoenv.2020.110260. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0147651320300993. (*citée aux pp.* 221, 292, 295 *and* 297)

Abdelkrim, S., Jebara, S.H., Saadani, O., Chiboub, M., Abid, G., et Jebara, M. (2018). Effect of Pb-resistant plant growth-promoting rhizobacteria inoculation on growth and lead uptake by *Lathyrus sativus*. *Journal of Basic Microbiology*, vol. 58 (7), pp. 579–589. ISSN 0233-111X, 1521-4028. doi : 10.1002/jobm.201700626. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jobm.201700626. (*citée aux pp.* 292, 295 *and* 297)

Abou-Shanab, R., Van Berkum, P., et Angle, J. (2007). Heavy metal resistance and genotypic analysis of metal resistance genes in gram-positive and gram-negative bacteria present in Ni-rich serpentine soil and in the rhizosphere of Alyssum murale. *Chemosphere*, vol. 68 (2), pp. 360–367. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2006.12.051. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0045653506017978. Publisher : Elsevier BV. (*citée aux pp.* 169 *and* 195)

Abou-Shanab, R., Angle, J., Delorme, T., Chaney, R., Van Berkum, P., Moawad, H., Ghanem, K., et Ghozlan, H. (2003). Rhizobacterial effects on nickel extraction from soil and uptake by *Alyssum murale*. *New Phytologist*, vol. 158 (1), pp. 219–224. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1046/j.1469-8137.2003.00721.x. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.2003.00721.x. (*citée à la p.* 195)

Achouak, W., Christen, R., Barakat, M., Martel, M.H., et Heulin, T. (1999). Burkholderia caribensis sp. nov., an exopolysaccharide-producing bacterium isolated from vertisol microaggregates in Martinique. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, vol. 49 (2), pp. 787–794. ISSN 1466-5026, 1466-5034. doi : 10.1099/00207713-49-2-787. URL : https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/ijsem/10.1099/00207713-49-2-787. (*citée à la p.* 217)

Adelodun, A.A., Afolabi, N.O., Chaúque, E.F.C., et Akinwumiju, A.S. (2020). The potentials of Eichhornia crassipes for Pb, Cu, and Fe removal from polluted waters. *SN Applied Sciences*, vol. 2 (10). ISSN 2523-3971. doi : 10.1007/s42452-020-03392-9. (*citée à la p.* 93)

Afridi, M.S., Fakhar, A., Kumar, A., Ali, S., Medeiros, F.H., Muneer, M.A., Ali, H., et Saleem, M. (2022). Harnessing microbial multitrophic interactions for rhizosphere microbiome engineering. vol. 265, p. 127199. ISSN 0944-5013. doi : 10.1016/j.micres.2022.127199. (*citée à la p.* 84)

Agarwal, H., Chaudhary, D., Aggarwal, H., Karala, C., Purkait, N., Sharma, N., Mishra, A., Mishra, V., Kumar, A., Singh, P., Dufossé, L., et Joshi, N. (2025). Molecular underpinning of heavy metal sequestration through advanced remediation strategies in higher plants. *Plant Stress*, vol. 16, p. 100881. ISSN 2667-064X. doi : 10.1016/j.stress.2025.100881. (*citée à la p.* 46)

Ahmed, E. et Holmström, S.J.M. (2014). Siderophores in environmental research : roles and applications. *Microbial Biotechnology*, vol. 7 (3), pp. 196–208. ISSN 1751-7915, 1751-7915. doi : 10.1111/1751-7915.12117. URL : https://sfamjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1751-7915.12117. (*citée à la p.* 216)

Alexander, I. et Selosse, M. (2009). Mycorrhizas in tropical forests : a neglected research imperative. vol. 182 (1), pp. 14–16. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2009.02798.x. (*citée à la p.* 164)

Alford, E.R., Pilon-Smits, E.A.H., et Paschke, M.W. (2010). Metallophytes — a view from the rhizosphere. vol. 337 (1–2), pp. 33–50. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-010-0482-3. (*citée aux pp.* 91, 141, 233 *and* 237)

Ali, H. et Khan, E. (2018). What are heavy metals? Long-standing controversy over the scientific use of the term 'heavy metals' – proposal of a comprehensive definition. *Toxicological & Environmental Chemistry*, vol. 100 (1), pp. 6–19. ISSN 1029-0486. doi : 10.1080/02772248.2017.1413652. (*citée à la p.* 17)

Alkorta, I., Becerril, J., et Garbisu, C. (2010). Phytostabilization of Metal Contaminated Soils. *Reviews on Environmental Health*, vol. 25 (2). ISSN 2191-0308, 0048-7554. doi : 10.1515/REVEH.2010.25.2.135. URL : https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/REVEH.2010.25.2.135/html. (*citée à la p.* 218)

Alloway, B.J. (2012). *Sources of Heavy Metals and Metalloids in Soils*, pp. 11–50. Springer Netherlands. ISBN 9789400744707. doi : 10.1007/978-94-007-4470-7_2. (*citée à la p.* 18)

Alloway, B.J. (ed.) (2013). *Heavy Metals in Soils : Trace Metals and Metalloids in Soils and their Bioavailability*, vol. 22. Springer Netherlands, 3 ed. ISBN 9789400744707. doi : 10.1007/978-94-007-4470-7. (*citée à la p.* 22)

Álvarez López, V., Prieto-Fernández, A., Becerra-Castro, C., Monterroso, C., et Kidd, P.S. (2016). Rhizobacterial communities associated with the flora of three serpentine outcrops of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil*, vol. 403 (1-2), pp. 233–252. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-015-2632-0. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11104-015-2632-0. (*citée aux pp.* 195 *and* 215)

Amir, H., Bordez, L., Cavaloc, Y., Jourand, P., Ducousso, M., et Juillot, F. (2022). Effects of ultramafic topsoil stockpiling during mine activities on its microbial diversity and other microbiological and physicochemical characteristics. *Ecological Engineering*, vol. 177, p. 106563. ISSN 09258574. doi : 10.1016/j.ecoleng.2022.106563. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0925857422000246. (*citée aux pp.* 105 *and* 197)

Amir, H., Jasper, D.A., et Abbott, L.K. (2008). Tolerance and induction of tolerance to Ni of arbuscular mycorrhizal fungi from New Caledonian ultramafic soils. *Mycorrhiza*, vol. 19 (1), pp. 1–6. ISSN 1432-1890. doi : 10.1007/s00572-008-0197-y. (*citée aux pp.* 7, 102, 189 *and* 243)

Amir, H., Lagrange, A., Hassaïne, N., et Cavaloc, Y. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi from New Caledonian ultramafic soils improve tolerance to nickel of endemic plant species. vol. 23 (7), pp. 585–595. ISSN 1432-1890. doi : 10.1007/s00572-013-0499-6. (*citée à la p.* 189)

Amir, H., Perrier, N., Rigault, F., et Jaffré, T. (2007). Relationships between Ni-hyperaccumulation and mycorrhizal status of different endemic plant species from New Caledonian ultramafic soils. vol. 293 (1–2), pp. 23–35. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-007-9238-0. (*citée aux pp.* 111 *and* 189)

Ancousture, J., Durand, A., Blaudez, D., et Benizri, E. (2023). A reduced but stable core microbiome found in seeds of hyperaccumulators. vol. 887, p. 164131. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2023.164131. (*citée aux pp.* 141, 163, 164 *and* 272)

Andrews, S. et al. (2017). FastQC : a quality control tool for high throughput sequence data. 2010. (*citée à la p.* 145)

Ansari, M., Devi, B.M., Sarkar, A., Chattopadhyay, A., Satnami, L., Balu, P., Choudhary, M., Shahid, M.A., et Jailani, A.A.K. (2023). Microbial Exudates as Biostimulants : Role in Plant Growth Promotion and Stress Mitigation. *Journal of Xenobiotics*, vol. 13 (4), pp. 572–603. ISSN 2039-4713. doi : 10.3390/jox13040037. URL : https://www.mdpi.com/2039-4713/13/4/37. (*citée aux pp.* 69, 216 *and* 218)

Araki, R., Murata, J., et Murata, Y. (2011). A Novel Barley Yellow Stripe 1-Like Transporter (HvYSL2) Localized to the Root Endodermis Transports Metal–Phytosiderophore Complexes. *Plant and Cell Physiology*, vol. 52 (11), pp. 1931–1940. ISSN 0032-0781. doi : 10.1093/pcp/pcr126. (*citée aux pp.* 53 *and* 56)

Arnon, D.I. et Stout, P.R. (1939). THE ESSENTIALITY OF CERTAIN ELEMENTS IN MINUTE QUANTITY FOR PLANTS WITH SPECIAL REFERENCE TO COPPER. *Plant Physiology*, vol. 14 (2), pp. 371–375. ISSN 1532-2548. doi : 10.1104/pp.14.2.371. (*citée à la p.* 19)

Arteca, R.N. et Arteca, J.M. (2007). Heavy-metal-induced ethylene production in Arabidopsis thaliana. vol. 164 (11), pp. 1480–1488. ISSN 0176-1617. doi : 10.1016/j.jplph.2006.09.006. (*citée aux pp.* 85 *and* 170)

Arunkumar, N., Rakesh, S., Rajaram, K., Kumar, N.R., et Durairajan, S.S.K. (2019). *Anthosphere Microbiome and Their Associated Interactions at the Aromatic Interface*, pp. 309–324. Springer International Publishing. ISBN 9783030198312. doi : 10.1007/978-3-030-19831-2_14. (*citée à la p.* 72)

Asaf, S., Numan, M., Khan, A.L., et Al-Harrasi, A. (2020). Sphingomonas : from diversity and genomics to functional role in environmental remediation and plant growth. vol. 40 (2), pp. 138–152. ISSN 1549-7801. doi : 10.1080/07388551.2019.1709793. (*citée à la p.* 163)

Asher, C.J. (1991). *Beneficial Elements, Functional Nutrients, and Possible New Essential Elements*, pp. 703–723. Soil Science Society of America. doi : 10.2136/sssabookser4.2ed.c18. (*citée à la p.* 19)

Aßhauer, K.P., Wemheuer, B., Daniel, R., et Meinicke, P. (2015). Tax4Fun : predicting functional profiles from metagenomic 16S rRNA data. *Bioinformatics*, vol. 31 (17), pp. 2882–2884. doi : 10.1093/bioinformatics/btv287. (*citée à la p.* 175)

Assunção, A.G.L., Martins, P.D.C., De Folter, S., Vooijs, R., Schat, H., et Aarts, M.G.M. (2001). Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulatorThlaspi caerulescens. vol. 24 (2), pp. 217–226. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.2001.00666.x. (*citée à la p.* 53)

Asthana, R., Chatterjee, S., et Singh, S. (1995). Investigations on nickel biosorption and its remobilization. *Process Biochemistry*, vol. 30 (8), pp. 729–734. ISSN 13595113. doi : 10.1016/0032-9592(94)00065-4. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0032959294000654. (*citée aux pp.* 297 *and* 300)

Aytar, P., Gedikli, S., Buruk, Y., Cabuk, A., et Burnak, N. (2014). Lead and nickel biosorption with a fungal biomass isolated from metal mine drainage : Box–Behnken experimental design. *International Journal of Environmental Science and Technology*, vol. 11 (6), pp. 1631–1640. ISSN 1735-1472, 1735-2630. doi : 10.1007/s13762-013-0354-5. URL : http://link.springer.com/10.1007/s13762-013-0354-5. (*citée à la p.* 307)

Azubuike, C.C., Chikere, C.B., et Okpokwasili, G.C. (2016). Bioremediation techniques–classification based on site of application : principles, advantages, limitations and prospects. vol. 32 (11). ISSN 1573-0972. doi : 10.1007/s11274-016-2137-x. (*citée à la p.* 94)

Babu, A.G., Shim, J., Bang, K.S., Shea, P.J., et Oh, B.T. (2014). Trichoderma virens PDR-28 : A heavy metal-tolerant and plant growth-promoting fungus for remediation and bioenergy crop production on mine tailing soil. *Journal of Environmental Management*, vol. 132, pp. 129–134. ISSN 03014797. doi : 10.1016/j.jenvman.2013.10.009. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0301479713006555. (*citée aux pp.* 169, 171, 172, 220 *and* 309)

Bailly, F. (2020). New Caledonia, a land of Nickel - Research and innovation acting for the sustainable development. doi : 10.5194/egusphere-egu2020-6163. (*citée à la p.* 6)

Baker, A. et Brooks, R. (1989). Terrestrial Higher Plants which Hyperaccumulate Metallic Elements - A Review of their Distribution, Ecology and Phytochemistry. *Biorecovery*, vol. 1, pp. 81–126. ISSN 0269-7572/89. (*citée à la p.* 38)

Baker, A. et Whiting, S. (2008). Metallophytes — A Unique Biodiversity and Biotechnological Resource in the Care of the Minerals Industry. In *Proceedings of the International Conference on Mine Closure*, pp. 13–20. Australian Centre for Geomechanics, Perth. doi : 10.36487/acg_repo/852_2. URL : https://papers.acg.uwa.edu.au/p/852_2_Baker/. ISSN : 2208-8296. (*citée à la p.* 195)

Baker, A.J.M. (1981). Accumulators and excluders -strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition*, vol. 3 (1–4), pp. 643–654. ISSN 1532-4087. doi : 10.1080/01904168109362867. (*citée aux pp.* 5 *and* 34)

Baker, A.J.M., Ernst, W.H.O., van der Ent, A., Malaisse, F., et Ginocchio, R. (2010). *Metallophytes : the unique biological resource, its ecology and conservational status in Europe, central Africa and Latin America*, pp. 7–40. Cambridge University Press. ISBN 9780511805561. doi : 10.1017/cbo9780511805561.003. (*citée aux pp.* 31 *and* 34)

Banerjee, S., Schlaeppi, K., et van der Heijden, M.G.A. (2018). Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. vol. 16 (9), pp. 567–576. ISSN 1740-1534. doi : 10.1038/s41579-018-0024-1. (*citée aux pp.* 74 *and* 147)

Bani, A., Pavlova, D., Echevarria, G., Mullaj, A., Reeves, R., Morel, J.L., et Sulejman, S. (2010). Nickel hyperaccumulation by species of Alyssum and Thlaspi (Brassicaceae) from the ultramafics of Balkans. *Botanica Serbica*, vol. Volume 34, pp. 3–14. (*citée à la p.* 94)

Barbera, P., Kozlov, A.M., Czech, L., Morel, B., Darriba, D., Flouri, T., et Stamatakis, A. (2018). EPA-ng : Massively Parallel Evolutionary Placement of Genetic Sequences. *Systematic Biology*, vol. 68 (2), pp. 365–369. doi : 10.1093/sysbio/syy054. (*citée à la p.* 178)

Barja, M.V., Ezquerro, M., Beretta, S., Diretto, G., Florez-Sarasa, I., Feixes, E., Fiore, A., Karlova, R., Fernie, A.R., Beekwilder, J., et Rodríguez-Concepción, M. (2021). Several geranylgeranyl diphosphate synthase isoforms supply metabolic substrates for carotenoid biosynthesis in tomato. vol. 231 (1), pp. 255–272. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.17283. (*citée à la p.* 180)

Baron, N.C. et Rigobelo, E.C. (2022). Endophytic fungi : a tool for plant growth promotion and sustainable agriculture. *Mycology*, vol. 13 (1), pp. 39–55. ISSN 2150-1203, 2150-1211. doi : 10.1080/21501203.2021.1945699. URL : https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/21501203.2021.1945699. (*citée aux pp.* 219 *and* 220)

Barrabé, L. (2013). *Phylogénie, Systématique et Evolution du genre Psychotria (Rubiaceæ) en Nouvelle-Calédonie, adaptation aux terrains ultramafiques*. Ph.D. thesis. doi : 10.6098/2013NCAL0048. (*citée aux pp.* 111 *and* 113)

Barzanti, R., Ozino, F., Bazzicalupo, M., Gabbrielli, R., Galardi, F., Gonnelli, C., et Mengoni, A. (2007). Isolation and Characterization of Endophytic Bacteria from the Nickel Hyperaccumulator Plant Alyssum bertolonii. *Microbial Ecology*, vol. 53 (2), pp. 306–316. ISSN 0095-3628, 1432-184X. doi : 10.1007/s00248-006-9164-3. URL : http://link.springer.com/10.1007/s00248-006-9164-3. (*citée à la p.* 199)

Basak, N., Chowdhury, A.A., Roy, T., et Islam, E. (2024). Evaluation of root plaque associated plant growth promoting Burkholderia sp. EIKU24 in metal(loid)s removal, minerals solubilization and arsenic uptake inhibition in rice seedlings. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, vol. 58, p. 103236. ISSN 18788181. doi : 10.1016/j.bcab.2024.103236. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1878818124002202. (*citée aux pp.* 218, 293 *and* 294)

Becerra-Castro, C., Monterroso, C., García-Lestón, M., Prieto-Fernández, A., Acea, M.J., et Kidd, P.S. (2009). Rhizosphere Microbial Densities and Trace Metal Tolerance of the Nickel Hyperaccumulator *Alyssum Serpyllifolium* Subsp. *Lusitanicum*. *International Journal of Phytoremediation*, vol. 11 (6), pp. 525–541. ISSN 1522-6514, 1549-7879. doi : 10.1080/15226510902717549. URL : http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/15226510902717549. (*citée à la p.* 215)

Belloeil, C. (2023). *Diversité et mécanismes de l'hyperaccumulation des métaux : rôle du transporteur IRT1 dans l'absorption du nickel chez l'espèce hyperaccumulatrice Noccaea caerulescens*. Thèse de doctorat en génétique des plantes, Université Paris-Saclay, France. URL : https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-04505483. NNT : 2023UPASB015. tel-04505483. (*citée à la p.* 35)

Belloeil, C., Jouannais, P., Malfaisan, C., Reyes Fernández, R., Lopez, S., Navarrete Gutierrez, D.M., Maeder-Pras, S., Villanueva, P., Tisserand, R., Gallopin, M., Alfonso-Gonzalez, D., Fuentes Marrero, I.M., Muller, S., Invernon, V., Pillon, Y., Echevarria, G., Berazaín Iturralde, R., et Merlot, S. (2021). The X-ray fluorescence screening of multiple elements in herbarium specimens from the Neotropical region reveals new records of metal accumulation in plants. *Metallomics*, vol. 13 (8). ISSN 1756-591X. doi : 10.1093/mtomcs/mfab045. (*citée à la p.* 40)

Benbouza, H., Baudoin, J.P., et Mergeai, G. (2006). Amélioration de la méthode d'extraction d'ADN au CTAB appliquée aux feuilles de cotonnier. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, vol. 10 (2), pp. 73–76. ISSN 1370-6233. URL : http://www.bib.fsagx.ac.be/base/. Résumé en anglais disponible. (*citée à la p.* 135)

Benizri, E. et Kidd, P.S. (2018). The Role of the Rhizosphere and Microbes Associated with Hyperaccumulator Plants in Metal Accumulation. In A. Van Der Ent, G. Echevarria, A.J. Baker, et J.L. Morel (eds.), *Agromining : Farming for Metals*, pp. 157–188. Springer International Publishing, Cham. ISBN 978-3-319-61898-2 978-3-319-61899-9. doi : 10.1007/978-3-319-61899-9_9. URL : http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-61899-9_9. Series Title : Mineral Resource Reviews. (*citée à la p.* 216)

Benizri, E., Lopez, S., Durand, A., et Kidd, P.S. (2020). *Diversity and Role of Endophytic and Rhizosphere Microbes Associated with Hyperaccumulator Plants During Metal Accumulation*, pp. 239–279. Springer International Publishing. ISBN 9783030589042. doi : 10.1007/978-3-030-58904-2_12. (*citée aux pp.* 7 *and* 105)

Bentley, R. et Chasteen, T.G. (2002). Microbial Methylation of Metalloids : Arsenic, Antimony, and Bismuth. vol. 66 (2), pp. 250–271. ISSN 1098-5557. doi : 10.1128/mmbr.66.2.250-271.2002. (*citée à la p.* 89)

Berazaín, R., de la Fuente, V., Sánchez-Mata, D., Rufo, L., Rodríguez, N., et Amils, R. (2007). Nickel Localization on Tissues of Hyperaccumulator Species of Phyllanthus L. (Euphorbiaceae) from Ultramafic Areas of Cuba. *Biological Trace Element Research*, vol. 115 (1), pp. 67–86. ISSN 0163-4984. doi : 10.1385/bter:115:1:67. (*citée à la p.* 45)

Bhagat, N., Raghav, M., Dubey, S., et Bedi, N. (2021). Bacterial Exopolysaccharides : Insight into Their Role in Plant Abiotic Stress Tolerance. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, vol. 31 (8), pp. 1045–1059. ISSN 1017-7825, 1738-8872. doi : 10.4014/jmb.2105.05009. URL : http://www.jmb.or.kr/journal/view.html?doi=10.4014/jmb.2105.05009. (*citée à la p.* 218)

Bhatia, N.P., Baker, A.J.M., Walsh, K.B., et Midmore, D.J. (2005). A role for nickel in osmotic adjustment in drought-stressed plants of the nickel hyperaccumulator Stackhousia tryonii Bailey. *Planta*, vol. 223 (1), pp. 134–139. ISSN 1432-2048. doi : 10.1007/s00425-005-0133-8. (*citée à la p.* 37)

Bhatia, N.P., Walsh, K.B., Orlic, I., Siegele, R., Ashwath, N., et Baker, A.J.M. (2004). Studies on spatial distribution of nickel in leaves and stems of the metal hyperaccumulator Stackhousia tryonii Bailey using nuclear microprobe (micro-PIXE) and EDXS techniques. *Functional Plant Biology*, vol. 31 (11), p. 1061. ISSN 1445-4408. doi : 10.1071/fp03192. (*citée à la p.* 51)

Bhattacharyya, A., Mavrodi, O., Bhowmik, N., Weller, D., Thomashow, L., et Mavrodi, D. (2023). *Bacterial biofilms as an essential component of rhizosphere plant-microbe interactions*, pp. 3–48. Elsevier. ISBN 9780323988339. doi : 10.1016/bs.mim.2023.05.006. (*citée à la p.* 76)

Bidwell, S.D., Crawford, S.A., E., W.I., Sommer-Knudsen, J., et Marshall, A.T. (2004). Sub-cellular localization of Ni in the hyperaccumulator, Hybanthus floribundus (Lindley) F. Muell. *Plant, Cell & Environment*, vol. 27 (6), pp. 705–716. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.0016-8025.2003.01170.x. (*citée à la p.* 51)

Bilal, L., Asaf, S., Hamayun, M., Gul, H., Iqbal, A., Ullah, I., Lee, I.J., et Hussain, A. (2018). Plant growth promoting endophytic fungi Asprgillus fumigatus TS1 and Fusarium proliferatum BRL1 produce gibberellins and regulates plant endogenous hormones. *Symbiosis*, vol. 76 (2), pp. 117–127. ISSN 0334-5114, 1878-7665. doi : 10.1007/s13199-018-0545-4. URL : http://link.springer.com/10.1007/s13199-018-0545-4. (*citée à la p.* 306)

Bittsánszky, A., Kömives, T., Gullner, G., Gyulai, G., Kiss, J., Heszky, L., Radimszky, L., et Rennenberg, H. (2005). Ability of transgenic poplars with elevated glutathione content to tolerate zinc(2+) stress. *Environment International*, vol. 31 (2), pp. 251–254. ISSN 0160-4120. doi : 10.1016/j.envint.2004.10.001. (*citée à la p.* 93)

Bjerrum, N., Bell, R.P.R.P., et Donnan, F.G.F.G. (1936). *Inorganic chemistry*. William Heinemann Ltd., London. (*citée à la p.* 17)

Bonaventure, P., Guentas, L., Burtet-Sarramegna, V., Della Patrona, L., Majorel, C., Médevielle, V., Le Mestre, M., et Amir, H. (2024). Metal extraction capacities of the two halophytes *Sesuvium portulacastrum* and *Suaeda australis* from New Caledonian estuaries contaminated with metals. *Bioremediation Journal*, pp. 1–20. ISSN 1088-9868, 1547-6529. doi : 10.1080/10889868.2024.2362350. URL : https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/10889868.2024.2362350. (*citée aux pp.* 200, 214 *and* 242)

Bonaventure, P.N. (2023). *Capacité des halophytes de bord de mer de Nouvelle-Calédonie à fixer les éléments traces-métalliques (ETMs) : applications potentielles à la phytoremédiation bioaugmentée*. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa. URL : https://theses.fr/2023NCAL0010. (*citée à la p.* 231)

Bonneau, J., Baumann, U., Beasley, J., Li, Y., et Johnson, A.A.T. (2016). Identification and molecular characterization of the nicotianamine synthase gene family in bread wheat. vol. 14 (12), pp. 2228–2239. ISSN 1467-7652. doi : 10.1111/pbi.12577. (*citée à la p.* 180)

Bonvallot, J., Gay, J.C., et Habert, E. (2012). *Atlas de la Nouvelle Calédonie*. IRD ; Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille (FRA) ; Nouméa. ISBN 978-2-7099-1740-1. URL : https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010058377. (*citée aux pp.* 6, 97 *and* 98)

Bothe, H. et Słomka, A. (2017). Divergent biology of facultative heavy metal plants. vol. 219, pp. 45–61. ISSN 0176-1617. doi : 10.1016/j.jplph.2017.08.014. (*citée à la p.* 141)

Bouhadi, M., El Kouali, M., Samir, K., Elbouhmadi, K., Talbi, M., et Fougrach, H. (2024). Exogenous Application of Thiamine and Nicotinic Acid Improves Tolerance and Morpho-physiological Parameters of Lens culinaris Under Lead (Pb) Exposure. vol. 43 (11), pp. 4185–4198. ISSN 1435-8107. doi : 10.1007/s00344-024-11383-y. (*citée à la p.* 180)

Bourles, A. (2019). *Les rhizobactéries des sols ultramafiques de Nouvelle-Calédonie : Caractérisation, rôle dans l'adaptation des plantes à la contrainte édaphique et interaction avec les champignons mycorhiziens à arbuscules*. Ph.D. thesis, Université de la Nouvelle-Calédonie. URL : https://unc.hal.science/tel-02955518. (*citée à la p.* 229)

Bourles, A., Amir, H., Gensous, S., Cussonneau, F., Medevielle, V., Juillot, F., Bazire, A., Meyer, M., Burtet-Sarramegna, V., Cavaloc, Y., Jourand, P., et Guentas, L. (2020a). Investigating some mechanisms underlying stress metal adaptations of two Burkholderia sensu lato species isolated from New Caledonian ultramafic soils. *European Journal of Soil Biology*, vol. 97, p. 103166. ISSN 11645563. doi : 10.1016/j.ejsobi.2020.103166. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1164556319304698. (*citée aux pp.* 101, 195, 197, 205, 215, 217, 225 *and* 296)

Bourles, A., Guentas, L., Chalkiadakis, E., Majorel, C., Juillot, F., Cavaloc, Y., Burtet-Sarramegna, V., Medevielle, V., Jourand, P., et Amir, H. (2019). New Caledonian ultramafic conditions structure the features of *Curtobacterium*

citreum strains that play a role in plant adaptation. *Canadian Journal of Microbiology*, vol. 65 (12), pp. 880–894. ISSN 0008-4166, 1480-3275. doi : 10.1139/cjm-2019-0283. URL : http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjm-2019-0283. (*citée aux pp.* 142, 189, 195, 197, 202, 227 *and* 285)

Bourles, A., Guentas, L., Charvis, C., Gensous, S., Majorel, C., Crossay, T., Cavaloc, Y., Burtet-Sarramegna, V., Jourand, P., et Amir, H. (2020b). Co-inoculation with a bacterium and arbuscular mycorrhizal fungi improves root colonization, plant mineral nutrition, and plant growth of a Cyperaceae plant in an ultramafic soil. vol. 30 (1), pp. 121–131. ISSN 1432-1890. doi : 10.1007/s00572-019-00929-8. (*citée aux pp.* 142, 189 *and* 243)

Bourles, A., Pierre, G., Amir, H., Le Floc'h, A., Chalkiadakis, E., Médevielle, V., Jourand, P., Michaud, P., Burtet-Sarramégna, V., et Guentas, L. (2024). The cepacian-like exopolysaccharide of Paraburkholderia ultramafica STM10279T enhances growth and metal adaptation of Tetraria comosa on New Caledonian ultramafic soil. *Frontiers in Plant Science*, vol. 15, p. 1349724. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2024.1349724. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2024.1349724/full. (*citée aux pp.* 102, 189, 197, 217, 218, 229 *and* 296)

Boyd, R., Davis, M., et Balkwill, K. (2008). Elemental patterns in Ni hyperaccumulating and non-hyperaccumulating ultramafic soil populations of Senecio coronatus. *South African Journal of Botany*, vol. 74 (1), pp. 158–162. ISSN 0254-6299. doi : 10.1016/j.sajb.2007.08.013. (*citée à la p.* 45)

Boyd, R.S. (2007). The defense hypothesis of elemental hyperaccumulation : status, challenges and new directions. *Plant and Soil*, vol. 293 (1–2), pp. 153–176. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-007-9240-6. (*citée à la p.* 37)

Boyd, R.S. et Jaffré, T. (2001). Phytoenrichment of soil Ni content by *Sebertia acuminata* in New Caledonia and the concept of elemental allelopathy. *South African Journal of Science*, vol. 97 (11), pp. 535–538. URL : https://hdl.handle.net/10520/EJC97252. (*citée à la p.* 37)

Boyd, R.S. et Martens, S.N. (1998). The significance of metal hyperaccumulation for biotic interactions. *Chemoecology*, vol. 8 (1), pp. 1–7. ISSN 1423-0445. doi : 10.1007/s000490050002. (*citée aux pp.* 37 *and* 38)

Boyd, R.S., Wall, M.A., et Jaffré, T. (2009). Do Tropical Nickel Hyperaccumulators Mobilize Metals into Epiphytes? A Test Using Bryophytes from New Caledonia. *Northeastern Naturalist*, vol. 16 (sp5), pp. 139–154. ISSN 1938-5307. doi : 10.1656/045.016.0512. (*citée à la p.* 40)

Bradford, J. et Jaffré, T. (2004). Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia : two new species of Pancheria (Cunoniaceae) from the Roche Ouaïème. vol. 13 (12), pp. 2253–2274. ISSN 1572-9710. doi : 10.1023/b:bioc.0000047901.33761.3c. (*citée à la p.* 100)

Briffa, J., Sinagra, E., et Blundell, R. (2020). Heavy metal pollution in the environment and their toxicological effects on humans. vol. 6 (9), p. e04691. ISSN 2405-8440. doi : 10.1016/j.heliyon.2020.e04691. (*citée à la p.* 47)

Brooks, R.R. (1987). *Serpentine and its vegetation : a multidisciplinary approach*. Croom Helm, London, 1. publ ed. ISBN 978-0-7099-5063-9. (*citée à la p.* 195)

Brooks, R.R., Reeves, R.D., Baker, A.J.M., Rizzo, J.A., et Ferreira, H.D. (1990). The Brazilian serpentine plant expedition (BRASPEX). *National Geographic Research*, vol. 6, pp. 205–219. (*citée à la p.* 40)

Brown, P., Welch, R., Cary, E., et Checkai, R. (1987). Micronutrients. *Journal of Plant Nutrition*, vol. 10 (9), pp. 2125–2135. ISSN 0190-4167. doi : 10.1080/01904168709363763. (*citée à la p.* 21)

Burtet-Sarramegna, V., Fogliani, B., Grison, C., Isnard, S., Jaffré, T., L'Huillier, L., Pillon, Y., et Poullain, C. (2021). Plantes hyperaccumulatrices et biovalorisation des métaux. *Géologues*. URL : https://hal.science/hal-03480909. (*citée à la p.* 106)

Callahan, B. (2024). DADA2 : Project Documentation. https://benjjneb.github.io/dada2/. Accessed 2024. (*citée à la p.* 145)

Callahan, B.J., McMurdie, P.J., Rosen, M.J., Han, A.W., Johnson, A.J.A., et Holmes, S.P. (2016). DADA2 : High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. vol. 13 (7), pp. 581–583. ISSN 1548-7105. doi : 10.1038/nmeth.3869. (*citée aux pp.* 136 *and* 145)

Callahan, D.L., Roessner, U., Dumontet, V., De Livera, A.M., Doronila, A., Baker, A.J., et Kolev, S.D. (2012). Elemental and metabolite profiling of nickel hyperaccumulators from New Caledonia. *Phytochemistry*, vol. 81, pp. 80–89. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/j.phytochem.2012.06.010. (*citée aux pp.* 6, 48, 53, 54, 111, 114, 115, 120, 142, 234 *and* 240)

Callahan, D.L., Roessner, U., Dumontet, V., Perrier, N., Wedd, A.G., O'Hair, R.A., Baker, A.J., et Kolev, S.D. (2008). LC–MS and GC–MS metabolite profiling of nickel(II) complexes in the latex of the nickel-hyperaccumulating tree Sebertia acuminata and identification of methylated aldaric acid as a new nickel(II) ligand. *Phytochemistry*, vol. 69 (1), pp. 240–251. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/j.phytochem.2007.07.001. (*citée à la p.* 54)

Cao, L., Jiang, M., Zeng, Z., Du, A., Tan, H., et Liu, Y. (2008). Trichoderma atroviride F6 improves phytoextraction efficiency of mustard (Brassica juncea (L.) Coss. var. foliosa Bailey) in Cd, Ni contaminated soils. *Chemosphere*, vol. 71 (9), pp. 1769–1773. ISSN 00456535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2008.01.066. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0045653508000891. (*citée aux pp.* 169, 172, 220 *and* 309)

Card, S., Johnson, L., Teasdale, S., et Caradus, J. (2016). Deciphering endophyte behaviour : the link between endophyte biology and efficacious biological control agents. *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 92 (8), p. fiw114. ISSN 1574-6941. doi : 10.1093/femsec/fiw114. URL : https://academic.oup.com/femsec/article-lookup/doi/10.1093/femsec/fiw114. (*citée aux pp.* 73 *and* 220)

Carriconde, F., Gardes, M., Bellanger, J.M., Letellier, K., Gigante, S., Gourmelon, V., Ibanez, T., McCoy, S., Goxe, J., Read, J., et Maggia, L. (2019). Host effects in high ectomycorrhizal diversity tropical rainforests on ultramafic soils in New Caledonia. *Fungal Ecology*, vol. 39, pp. 201–212. ISSN 17545048. doi : 10.1016/j.funeco.2019.02.006. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1754504818301764. (*citée aux pp.* 102, 164 *and* 197)

Cecchi, G., Di Piazza, S., Rosatto, S., Mariotti, M.G., Roccotiello, E., et Zotti, M. (2021). A Mini-Review on the Co-growth and Interactions Among Microorganisms (Fungi and Bacteria) From Rhizosphere of Metal-Hyperaccumulators. *Frontiers in Fungal Biology*, vol. 2, p. 787381. ISSN 2673-6128. doi : 10.3389/ffunb.2021.787381. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffunb.2021.787381/full. (*citée aux pp.* 74 *and* 221)

Cecchi, G., Roccotiello, E., Di Piazza, S., Riggi, A., Mariotti, M.G., et Zotti, M. (2017). Assessment of Ni accumulation capability by fungi for a possible approach to remove metals from soils and waters. vol. 52 (3), pp. 166–170. ISSN 1532-4109. doi : 10.1080/03601234.2017.1261539. (*citée à la p.* 169)

Centofanti, T., Siebecker, M.G., Chaney, R.L., Davis, A.P., et Sparks, D.L. (2012). Hyperaccumulation of nickel by Alyssum corsicum is related to solubility of Ni mineral species. vol. 359 (1–2), pp. 71–83. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-012-1176-9. (*citée à la p.* 53)

Cetin, S., Karaca, A., Kizilkaya, R., et Turgay, O. (2011). Role of Plant Growth Promoting Bacteria and Fungi in Heavy Metal Detoxification. In I. Sherameti et A. Varma (eds.), *Detoxification of Heavy Metals*, *Soil Biology*, vol. 30, pp. 297–314. Springer, Berlin, Heidelberg. doi : 10.1007/978-3-642-21408-0_19. URL : https://doi.org/10.1007/978-3-642-21408-0_19. (*citée à la p.* 30)

Chandra, P., Arora, D.S., Pal, M., et Sharma, R.K. (2019). Antioxidant Potential and Extracellular Auxin Production by White Rot Fungi. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, vol. 187 (2), pp. 531–539. ISSN 0273-2289, 1559-0291. doi : 10.1007/s12010-018-2842-z. URL : http://link.springer.com/10.1007/s12010-018-2842-z. (*citée aux pp.* 203, 204, 285 *and* 286)

Chandrasekar, B., Wanke, A., Wawra, S., Saake, P., Mahdi, L., Charura, N., Neidert, M., Poschmann, G., Malisic, M., Thiele, M., Stühler, K., Dama, M., Pauly, M., et Zuccaro, A. (2022). Fungi hijack a ubiquitous plant apoplastic endoglucanase to release a ROS scavenging β-glucan decasaccharide to subvert immune responses. *The Plant Cell*, vol. 34 (7), pp. 2765–2784. ISSN 1532-298X. doi : 10.1093/plcell/koac114. (*citée à la p.* 77)

Chang, Q., Diao, F.w., Wang, Q.f., Pan, L., Dang, Z.h., et Guo, W. (2018). Effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on growth, nutrient and metal uptake by maize seedlings (Zea mays L.) grown in soils spiked with Lanthanum and Cadmium. vol. 241, pp. 607–615. ISSN 0269-7491. doi : 10.1016/j.envpol.2018.06.003. (*citée à la p.* 243)

Chao, Z.F. et Chao, D.Y. (2025). Barriers and carriers for transition metal homeostasis in plants. *Plant Communications*, vol. 6 (2), p. 101235. ISSN 2590-3462. doi : 10.1016/j.xplc.2024.101235. (*citée aux pp.* 46 *and* 49)

Che, D., Meagher, R.B., Heaton, A.C.P., Lima, A., Rugh, C.L., et Merkle, S.A. (2003). Expression of mercuric ion reductase in Eastern cottonwood (Populus deltoides) confers mercuric ion reduction and resistance. *Plant Biotechnology Journal*, vol. 1 (4), pp. 311–319. ISSN 1467-7652. doi : 10.1046/j.1467-7652.2003.00031.x. (*citée à la p.* 94)

Chen, C., Wang, M., Zhu, J., Tang, Y., Zhang, H., Zhao, Q., Jing, M., Chen, Y., Xu, X., Jiang, J., et Shen, Z. (2022a). Long-term effect of epigenetic modification in plant–microbe interactions : modification of DNA methylation induced by plant growth-promoting bacteria mediates promotion process. *Microbiome*, vol. 10 (1). ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-022-01236-9. (*citée à la p.* 91)

Chen, J., Li, N., Han, S., Sun, Y., Wang, L., Qu, Z., Dai, M., et Zhao, G. (2020a). Characterization and bioremediation potential of nickel-resistant endophytic bacteria isolated from the wetland plant Tamarix chinensis. vol. 367 (12). ISSN 1574-6968. doi : 10.1093/femsle/fnaa098. (*citée à la p.* 163)

Chen, L., Kang, W., Shen, M., Tao, H., Wang, C., Zheng, J., Zhao, X., Tang, T., Hu, X., Zhang, M., et Feng, T. (2022b). Adaptation of rhizosphere and endosphere microbiome to heavy metal pollution in castor bean. vol. 24, p. 100618. ISSN 2452-2198. doi : 10.1016/j.rhisph.2022.100618. (*citée aux pp.* 165, 272 *and* 273)

Chen, X., Marszałkowska, M., et Reinhold-Hurek, B. (2020b). Jasmonic Acid, Not Salicyclic Acid Restricts Endophytic Root Colonization of Rice. *Frontiers in Plant Science*, vol. 10. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2019.01758. (*citée aux pp.* 76 *and* 78)

Chen, Y., Liu, X., Li, Q., Cai, X., Wu, W., Wu, Q., Yuan, W., Deng, X., Liu, Z., Zhao, S., et Wang, B. (2023). Integrated genomics and transcriptomics reveal the extreme heavy metal tolerance and adsorption potentiality of Staphylococcus equorum. *International Journal of Biological Macromolecules*, vol. 229, pp. 388–400. ISSN 01418130. doi : 10.1016/j.ijbiomac.2022.12.298. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0141813022032196. (*citée aux pp.* 291, 297, 299, 301, 302 *and* 303)

Cheng, J., Schloerke, B., Karambelkar, B., et Xie, Y. (2024). leaflet : Create Interactive Web Maps with the JavaScript 'Leaflet' Library. URL : https://CRAN.R-project.org/package=leaflet. (*citée aux pp.* 143 *and* 198)

Chesnais, L. (2020). Étude de la rhizosphère de deux plantes néo-calédoniennes hyperaccumulatrices de métaux. Rapport de stage de Licence 3, Université de la Nouvelle-Calédonie, Institut de Sciences Exactes et Appliquées. Sous la direction du Dr Valérie Burtet-Sarramegna. Soutenu le 9 mai 2020. (*citée à la p.* 283)

Choudhary, M. et Kumari, A. (2021). Understanding Plant Hormones : Mechanisms and Functions in Growth and Development. *Plant Science Archives*, vol. 6 (1), pp. 14–16. doi : 10.51470/psa.2021.6.1.14. (*citée aux pp.* 61 *and* 62)

Choudhary, S.P., Kanwar, M., Bhardwaj, R., Yu, J.Q., et Tran, L.S.P. (2012). Chromium Stress Mitigation by Polyamine-Brassinosteroid Application Involves Phytohormonal and Physiological Strategies in Raphanus sativus L. *PLoS ONE*, vol. 7 (3), p. e33210. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0033210. (*citée à la p.* 62)

Chowdhary, N.A. et Songachan, L.S. (2025). Plant Peptides Involved in ROS Signalling and Biotic and Abiotic Stress Responses. *International Journal of Peptide Research and Therapeutics*, vol. 31 (3). ISSN 1573-3904. doi : 10.1007/s10989-025-10711-4. (*citée à la p.* 23)

Cluzel, D., Maurizot, P., Collot, J., et Sevin, B. (2012). An outline of the Geology of New Caledonia; from Permian–Mesozoic Southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. vol. 35 (1), pp. 72–86. ISSN 2586-1298. doi : 10.18814/epiiugs/2012/v35i1/007. (*citée aux pp.* *xxii* *and* 98)

Clúa, J., Roda, C., Zanetti, M., et Blanco, F. (2018). Compatibility between Legumes and Rhizobia for the Establishment of a Successful Nitrogen-Fixing Symbiosis. *Genes*, vol. 9 (3), p. 125. ISSN 2073-4425. doi : 10.3390/genes9030125. (*citée à la p.* 73)

Cobbett, C.S. (2000). Phytochelatins and Their Roles in Heavy Metal Detoxification. *Plant Physiology*, vol. 123 (3), pp. 825–832. ISSN 0032-0889. doi : 10.1104/pp.123.3.825. (*citée à la p.* 48)

Colaianni, N.R., Parys, K., Lee, H.S., Conway, J.M., Kim, N.H., Edelbacher, N., Mucyn, T.S., Madalinski, M., Law, T.F., Jones, C.D., Belkhadir, Y., et Dangl, J.L. (2021). A complex immune response to flagellin epitope variation in commensal communities. *Cell Host & Microbe*, vol. 29 (4), pp. 635–649.e9. ISSN 1931-3128. doi : 10.1016/j.chom.2021.02.006. (*citée à la p.* 76)

Compant, S., Cassan, F., Kostić, T., Johnson, L., Brader, G., Trognitz, F., et Sessitsch, A. (2024). Harnessing the plant microbiome for sustainable crop production. vol. 23 (1), pp. 9–23. ISSN 1740-1534. doi : 10.1038/s41579-024-01079-1. (*citée à la p.* 70)

Conte, S.S., Chu, H.H., Rodriguez, D.C., Punshon, T., Vasques, K.A., Salt, D.E., et Walker, E.L. (2013). Arabidopsis thaliana Yellow Stripe1-Like4 and Yellow Stripe1-Like6 localize to internal cellular membranes and are

involved in metal ion homeostasis. *Frontiers in Plant Science*, vol. 4. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2013.00283. (*citée aux pp.* 55 *and* 56)

Contreras-Cornejo, H.A., Schmoll, M., Esquivel-Ayala, B.A., González-Esquivel, C.E., Rocha-Ramírez, V., et Larsen, J. (2024). Mechanisms for plant growth promotion activated by Trichoderma in natural and managed terrestrial ecosystems. *Microbiological Research*, vol. 281, p. 127621. ISSN 09445013. doi : 10.1016/j.micres.2024.127621. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0944501324000223. (*citée à la p.* 220)

Cordier, S., Barguil, Y., Dominique, Y., St-Jean, A., Mengant, S., Le Bot, B., et Ayotte, P. (2018). Niveaux d'imprégnation et déterminants de l'exposition humaine aux métaux en Nouvelle-Calédonie. Rapport scientifique final. doi : 10.34928/DDN2-FC52. (*citée aux pp.* 7 *and* 106)

Cotta, S.R., Dias, A.C.F., Mendes, R., et Andreote, F.D. (2024). Role of horizontal gene transfer and cooperation in rhizosphere microbiome assembly. vol. 56 (1), pp. 225–236. ISSN 1678-4405. doi : 10.1007/s42770-024-01583-9. (*citée à la p.* 84)

Crossay, T. (2018). *Caractérisation taxonomique des champignons mycorhiziens à arbuscules natifs des sols ultramafiques de Nouvelle-Calédonie : analyse de leur synergie permettant l'adaptation des plantes à ces milieux extrêmes*. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa. URL : https://theses.fr/2018NCAL0003. (*citée à la p.* 245)

Crossay, T., Cilia, A., Cavaloc, Y., Amir, H., et Redecker, D. (2018). Four new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) associated with endemic plants from ultramafic soils of New Caledonia. *Mycological Progress*, vol. 17 (6), pp. 729–744. ISSN 1617-416X, 1861-8952. doi : 10.1007/s11557-018-1386-5. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11557-018-1386-5. (*citée aux pp.* 102, 189 *and* 197)

Crossay, T., Majorel, C., Redecker, D., Gensous, S., Medevielle, V., Durrieu, G., Cavaloc, Y., et Amir, H. (2019). Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? *Mycorrhiza*, vol. 29 (4), pp. 325–339. ISSN 0940-6360, 1432-1890. doi : 10.1007/s00572-019-00898-y. URL : http://link.springer.com/10.1007/s00572-019-00898-y. (*citée à la p.* 189)

Csárdi, G., Nepusz, T., Traag, V., Horvát, S., Zanini, F., Noom, D., et Müller, K. (2006). igraph : Network Analysis and Visualization. doi : 10.32614/cran.package.igraph. (*citée à la p.* 147)

Czech, L., Barbera, P., et Stamatakis, A. (2020). Genesis and Gappa : processing, analyzing and visualizing phylogenetic (placement) data. vol. 36 (10), pp. 3263–3265. ISSN 1367-4811. doi : 10.1093/bioinformatics/btaa070. (*citée à la p.* 178)

Da Silva, L.J., De Rezende Pinto, F., Do Amaral, L.A., et Garcia-Cruz, C.H. (2014). Biosorption of cadmium (II) and lead (II) from aqueous solution using exopolysaccharide and biomass produced by Colletotrichum sp. *Desalination and Water Treatment*, vol. 52 (40-42), pp. 7878–7886. ISSN 19443986. doi : 10.1080/19443994.2013.833871. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1944398624164247. (*citée aux pp.* 141, 170 *and* 305)

Daniels, B.A. et Menge, J.A. (1981). EVALUATION OF THE COMMERCIAL POTENTIAL OF THE VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGUS, *GLOMUS EPIGAEUS*. *New Phytologist*, vol. 87 (2), pp. 345–354. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.1981.tb03205.x. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.1981.tb03205.x. (*citée aux pp.* 144 *and* 200)

Davis, A.P., Govaerts, R., Bridson, D.M., Ruhsam, M., Moat, J., et Brummitt, N.A. (2009). A Global Assessment of Distribution, Diversity, Endemism, and Taxonomic Effort in the Rubiaceae1. vol. 96 (1), pp. 68–78. ISSN 0026-6493. doi : 10.3417/2006205. (*citée à la p.* 113)

De Fretes, C.E., Suryani, R., Asih Purwestri, Y., Nuringtyas, T.R., et Widianto, D. (2018). Diversity of Endophytic Bacteria in Sweet Sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) and Their Potential for Promoting Plant Growth. *Indian Journal of Science and Technology*, vol. 11 (11), pp. 1–10. ISSN 0974-5645, 0974-6846. doi : 10.17485/ijst/2018/v11i11/120283. (*citée aux pp.* 291 *and* 303)

de Fátima Pedroso, D., Barbosa, M.V., dos Santos, J.V., Pinto, F.A., Siqueira, J.O., et Carneiro, M.A.C. (2018). Arbuscular Mycorrhizal Fungi Favor the Initial Growth of Acacia mangium, Sorghum bicolor, and Urochloa brizantha in Soil Contaminated with Zn, Cu, Pb, and Cd. vol. 101 (3), pp. 386–391. ISSN 1432-0800. doi : 10.1007/s00128-018-2405-6. (*citée à la p.* 243)

de Souza, M.P., Chu, D., Zhao, M., Zayed, A.M., Ruzin, S.E., Schichnes, D., et Terry, N. (1999). Rhizosphere Bacteria Enhance Selenium Accumulation and Volatilization by Indian Mustard1. *Plant Physiology*, vol. 119 (2), pp. 565–574. ISSN 0032-0889. doi : 10.1104/pp.119.2.565. (*citée à la p.* 94)

del Río, L.A., Javier Corpas, F., et Barroso, J.B. (2004). Nitric oxide and nitric oxide synthase activity in plants. *Phytochemistry*, vol. 65 (7), pp. 783–792. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/j.phytochem.2004.02.001. (*citée à la p.* 64)

Dell'Amico, E., Cavalca, L., et Andreoni, V. (2005). Analysis of rhizobacterial communities in perennial Graminaceae from polluted water meadow soil, and screening of metal-resistant, potentially plant growth-promoting bacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 52 (2), pp. 153–162. ISSN 01686496, 15746941. doi : 10.1016/j.femsec.2004.11.005. URL : https://academic.oup.com/femsec/article-lookup/doi/10.1016/j.femsec.2004.11.005. (*citée aux pp.* 168, 171, 295, 297, 298, 299 *and* 301)

Dell'Amico, E., Cavalca, L., et Andreoni, V. (2008). Improvement of Brassica napus growth under cadmium stress by cadmium-resistant rhizobacteria. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 40 (1), pp. 74–84. ISSN 00380717. doi : 10.1016/j.soilbio.2007.06.024. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071707002969. (*citée aux pp.* 171 *and* 296)

Deng, T.H.B., Tang, Y.T., van der Ent, A., Sterckeman, T., Echevarria, G., Morel, J.L., et Qiu, R.L. (2016). Nickel translocation via the phloem in the hyperaccumulator Noccaea caerulescens (Brassicaceae). vol. 404 (1–2), pp. 35–45. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-016-2825-1. (*citée à la p.* 53)

Deng, T.H.B., van der Ent, A., Tang, Y.T., Sterckeman, T., Echevarria, G., Morel, J.L., et Qiu, R.L. (2017). Nickel hyperaccumulation mechanisms : a review on the current state of knowledge. *Plant and Soil*, vol. 423 (1–2), pp. 1–11. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-017-3539-8. (*citée à la p.* 52)

Deuss, M. (2023). *Ecologie et conservation du Scinque-léopard de Nouvelle-Calédonie (Lacertoïdes pardalis) : enjeux pour sa translocation en contexte minier*. Theses, Université de la Nouvelle-Calédonie. URL : https://unc.hal.science/tel-04610310. (*citée à la p.* 104)

Developers, I. (2022). Inkscape. URL : https://inkscape.org. (*citée à la p.* 205)

Diego Valenzuela-Cobos, J., Grijalva, A., Marcillo, R., et Garcés, F. (2020). Production of exopolysaccharides of *Colletotrichum gloeosporioides* and *Rhizopus stolonifer* to absorb lead in the sediment of aquaculture pool.

EJABF Journals. URL : http://www.ejabf.journals.ekb.eg. Disponible sur : www.ejabf.journals.ekb.eg. (*citée à la p.* 141)

Dijoux, J. (2020). Étude des mécanismes adaptatifs des plantes néo-calédoniennes hyperaccumulatrices de nickel : focus sur les adaptations microbiologiques. Rapport de stage de Master 2, Université de la Nouvelle-Calédonie, Institut de Sciences Exactes et Appliquées. Sous la direction du Dr Valérie Burtet-Sarramegna. Soutenu en septembre 2020. (*citée à la p.* 284)

Dijoux, J., Gigante, S., Lecellier, G., Guentas, L., et Burtet-Sarramegna, V. (2025). Plant nickel-exclusion versus hyperaccumulation : a microbial perspective. *Microbiome*, vol. 13 (1), p. 110. ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-025-02098-7. URL : https://microbiomejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40168-025-02098-7. (*citée aux pp.* *xix*, 12, 181, 195, 197, 215, 219, 221 *and* 289)

do Espírito Santo, B.C., Oliveira, J.A.d.S., Ribeiro, M.A.d.S., Schoffen, R.P., Polli, A.D., Polonio, J.C., da Silva, A.A., de Abreu Filho, B.A., Heck, M.C., Meurer, E.C., Constantin, P.P., Pileggi, M., Vicentini, V.E.P., Golias, H.C., et Pamphile, J.A. (2023). Antitumor and antibacterial activity of metabolites of endophytic Colletotrichum siamense isolated from coffee (Coffea arabica L. cv IAPAR-59). vol. 54 (4), pp. 2651–2661. ISSN 1678-4405. doi : 10.1007/s42770-023-01104-0. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

do Nascimento, C.W.A., Hesterberg, D., et Tappero, R. (2021). Imaging Zn and Ni distributions in leaves of different ages of the hyperaccumulator Noccaea caerulescens by synchrotron-based X-ray fluorescence. *Journal of Hazardous Materials*, vol. 408, p. 124813. ISSN 0304-3894. doi : 10.1016/j.jhazmat.2020.124813. (*citée à la p.* 44)

Dong, W. (2025). Melatonin : A Key Player in Alleviating Heavy Metal Stress in Plants—Current Insights and Future Directions. *Horticultural Plant Journal*. ISSN 2468-0141. doi : 10.1016/j.hpj.2025.05.005. (*citée à la p.* 65)

Douglas, G.M., Maffei, V.J., Zaneveld, J.R., Yurgel, S.N., Brown, J.R., Taylor, C.M., Huttenhower, C., et Langille, M.G.I. (2020). PICRUSt2 for prediction of metagenome functions. vol. 38 (6), pp. 685–688. ISSN 1546-1696. doi : 10.1038/s41587-020-0548-6. (*citée aux pp.* 175, 177, 178 *and* 240)

Dourado, M.N., Aparecida Camargo Neves, A., Santos, D.S., et Araújo, W.L. (2015). Biotechnological and Agronomic Potential of Endophytic Pink-Pigmented MethylotrophicMethylobacteriumspp. vol. 2015, pp. 1–19. ISSN 2314-6141. doi : 10.1155/2015/909016. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Dourado, M.N., Ferreira, A., Araújo, W.L., Azevedo, J.L., et Lacava, P.T. (2012). The Diversity of Endophytic Methylotrophic Bacteria in an Oil-Contaminated and an Oil-Free Mangrove Ecosystem and Their Tolerance to Heavy Metals. vol. 2012, pp. 1–8. ISSN 2090-3146. doi : 10.1155/2012/759865. (*citée à la p.* 172)

Du, S., Lu, Q., Liu, L., Wang, Y., et Li, J. (2022). Rhodococcus qingshengii facilitates the phytoextraction of Zn, Cd, Ni, and Pb from soils by Sedum alfredii Hance. *Journal of Hazardous Materials*, vol. 424, p. 127638. ISSN 03043894. doi : 10.1016/j.jhazmat.2021.127638. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304389421026066. (*citée à la p.* 300)

Duffus, J.H. (2001). "Heavy Metals" — A Meaningless Term ? *Chemistry International*, vol. 23 (6), pp. 159–163. URL : https://publications.iupac.org/ci/2001/november/heavymetals.html. Accessed January 2, 2025. (*citée à la p.* 17)

Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., et Bâ, A. (2013). Généralités sur la symbiose mycorhizienne : introduction. (*citée à la p.* 74)

Durand, A., Gonnelli, C., Lopez, S., Coppi, A., Bacci, G., et Benizri, E. (2022a). Plant genetics and site properties influenced the diversity of seed endophytic bacterial communities of Odontarrhena species from serpentine soil of Albania. vol. 481 (1–2), pp. 427–446. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-022-05649-1. (*citée aux pp.* 141, 144, 164 *and* 272)

Durand, A., Goux, X., Lopez, S., Leglize, P., et Benizri, E. (2023). Soil nickel contamination levels entail changes in the bacterial communities associated to the rhizosphere and endosphere of Odontarrhena chalcidica. vol. 493 (1–2), pp. 17–43. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-023-06215-z. (*citée aux pp.* 164 *and* 272)

Durand, A., Leglize, P., et Benizri, E. (2021). Are endophytes essential partners for plants and what are the prospects for metal phytoremediation? vol. 460 (1–2), pp. 1–30. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-020-04820-w. (*citée aux pp.* 95 *and* 233)

Durand, A., Leglize, P., Lopez, S., Sterckeman, T., et Benizri, E. (2022b). Noccaea caerulescens seed endosphere : a habitat for an endophytic bacterial community preserved through generations and protected from soil influence. vol. 472 (1–2), pp. 257–278. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-021-05226-y. (*citée à la p.* 141)

Durand, A., Maillard, F., Alvarez-Lopez, V., Guinchard, S., Bertheau, C., Valot, B., Blaudez, D., et Chalot, M. (2018). Bacterial diversity associated with poplar trees grown on a Hg-contaminated site : Community characterization and isolation of Hg-resistant plant growth-promoting bacteria. vol. 622–623, pp. 1165–1177. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2017.12.069. (*citée aux pp.* 164, 165, 166 *and* 272)

Dusa, A. (2016). venn : Draw Venn Diagrams. doi : 10.32614/cran.package.venn. (*citée à la p.* 146)

Díaz, A., Marrero, J., Cabrera, G., Coto, O., et Gómez, J.M. (2022). Biosorption of nickel, cobalt, zinc and copper ions by Serratia marcescens strain 16 in mono and multimetallic systems. *Biodegradation*, vol. 33 (1), pp. 33–43. ISSN 0923-9820, 1572-9729. doi : 10.1007/s10532-021-09964-9. URL : https://link.springer.com/10.1007/s10532-021-09964-9. (*citée aux pp.* 218 *and* 301)

Ebadi, M. et Ebadi, A. (2024). Importance and Applications of Endophytic Fungi. In J. Putzke (ed.), *The Diversity of the Fungal World*. IntechOpen. ISBN 978-0-85466-434-4 978-0-85466-433-7. doi : 10.5772/intechopen.1006383. URL : https://www.intechopen.com/chapters/1193087. (*citée à la p.* 219)

Echevarria, G. (2020). *Genesis and Behaviour of Ultramafic Soils and Consequences for Nickel Biogeochemistry*, pp. 215–238. Springer International Publishing. ISBN 9783030589042. doi : 10.1007/978-3-030-58904-2_11. (*citée à la p.* 33)

Efe, D. (2020). Potential Plant Growth-Promoting Bacteria with Heavy Metal Resistance. *Current Microbiology*, vol. 77 (12), pp. 3861–3868. ISSN 0343-8651, 1432-0991. doi : 10.1007/s00284-020-02208-8. URL : https://link.springer.com/10.1007/s00284-020-02208-8. (*citée à la p.* 290)

El-Shahir, A.A., El-Tayeh, N.A., Ali, O.M., Abdel Latef, A.A.H., et Loutfy, N. (2021). The Effect of Endophytic Talaromyces pinophilus on Growth, Absorption and Accumulation of Heavy Metals of Triticum aestivum Grown on Sandy Soil Amended by Sewage Sludge. vol. 10 (12), p. 2659. ISSN 2223-7747. doi : 10.3390/plants10122659. (*citée aux pp.* 169 *and* 171)

Epstein, E. (1999). SILICON. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 50 (1), pp. 641–664. ISSN 1040-2519. doi : 10.1146/annurev.arplant.50.1.641. (*citée à la p.* 20)

Epstein, E. et Bloom, A.J. (2005). *Mineral nutrition of plants*. Sinauer Assoc., Sunderland, Mass., 2. ed. ed. ISBN 0878931724. Previous ed. : New York ; Chichester : Wiley, 1972. (*citée à la p.* 19)

Erskine, P., Lee, G., Fogliani, B., L'Huillier, L., et McCoy, S. (2018). Incorporating Hyperaccumulator Plants into Mine Rehabilitation in the Asia-Pacific Region. In A. Van der Ent, G. Echevarria, A. Baker, et J. Morel (eds.), *Agromining : Farming for Metals*, Mineral Resource Reviews, pp. 265–276. Springer, Cham. doi : 10.1007/978-3-319-61899-9_10. (*citée à la p.* 195)

Escudero-Almanza, D.J., Ojeda-Barrios, D.L., Hernández-Rodríguez, O.A., Sánchez Chávez, E., Ruíz-Anchondo, T., et Sida-Arreola, J.P. (2012). Carbonic Anhydrase and Zinc in Plant Physiology. *Chilean journal of agricultural research*, vol. 72 (1), pp. 140–146. ISSN 0718-5839. doi : 10.4067/s0718-58392012000100022. (*citée à la p.* 21)

Eskew, D.L., Welch, R.M., et Cary, E.E. (1983). Nickel : An Essential Micronutrient for Legumes and Possibly All Higher Plants. *Science*, vol. 222 (4624), pp. 621–623. ISSN 1095-9203. doi : 10.1126/science.222.4624.621. (*citée à la p.* 20)

Eswaran, S.U.D., Sundaram, L., Perveen, K., Bukhari, N.A., et Sayyed, R.Z. (2024). Osmolyte-producing microbial biostimulants regulate the growth of Arachis hypogaea L. under drought stress. vol. 24 (1). ISSN 1471-2180. doi : 10.1186/s12866-024-03320-6. (*citée à la p.* 85)

Etesami, H. et Glick, B.R. (2024). Bacterial indole-3-acetic acid : A key regulator for plant growth, plant-microbe interactions, and agricultural adaptive resilience. *Microbiological Research*, vol. 281, p. 127602. ISSN 09445013. doi : 10.1016/j.micres.2024.127602. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S094450132400003X. (*citée à la p.* 217)

Ewels, P., Magnusson, M., Lundin, S., et Käller, M. (2016). MultiQC : summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report. vol. 32 (19), pp. 3047–3048. ISSN 1367-4803. doi : 10.1093/bioinformatics/btw354. (*citée à la p.* 145)

Fahr, M., Laplaze, L., Bendaou, N., Hocher, V., Mzibri, M.E., Bogusz, D., et Smouni, A. (2013). Effect of lead on root growth. *Frontiers in Plant Science*, vol. 4. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2013.00175. (*citée à la p.* 25)

Fan, D., Schwinghamer, T., Liu, S., Xia, O., Ge, C., Chen, Q., et Smith, D.L. (2023). Characterization of endophytic bacteriome diversity and associated beneficial bacteria inhabiting a macrophyte Eichhornia crassipes. vol. 14. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2023.1176648. (*citée à la p.* 163)

Farias, C.P., Alves, G.S., Oliveira, D.C., De Melo, E.I., et Azevedo, L.C.B. (2020). A consortium of fungal isolates and biochar improved the phytoremediation potential of Jacaranda mimosifolia D. Don and reduced copper, manganese, and zinc leaching. *Journal of Soils and Sediments*, vol. 20 (1), pp. 260–271. ISSN 1439-0108, 1614-7480. doi : 10.1007/s11368-019-02414-3. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11368-019-02414-3. (*citée aux pp.* 221, 308 *and* 309)

Fernandes, V.C., Albergaria, J.T., Oliva-Teles, T., Delerue-Matos, C., et De Marco, P. (2008). Dual augmentation for aerobic bioremediation of MTBE and TCE pollution in heavy metal-contaminated soil. vol. 20 (3), pp. 375–382. ISSN 1572-9729. doi : 10.1007/s10532-008-9228-9. (*citée à la p.* 172)

Fernandez Nuñez, N., Maggia, L., Stenger, P.L., Lelievre, M., Letellier, K., Gigante, S., Manez, A., Mournet, P., Ripoll, J., et Carriconde, F. (2021). Potential of high-throughput eDNA sequencing of soil fungi and bacteria for monitoring ecological restoration in ultramafic substrates : The case study of the New Caledonian biodiversity hotspot. vol. 173, p. 106416. ISSN 0925-8574. doi : 10.1016/j.ecoleng.2021.106416. (*citée à la p.* 101)

Ferreira, P.A.A., Bomfeti, C.A., Soares, C.R.F.D.S., Soares, B.L., et Moreira, F.M.D.S. (2018). Cupriavidus necator strains : zinc and cadmium tolerance and bioaccumulation. *Scientia Agricola*, vol. 75 (6), pp. 452–460. ISSN 1678-992X. doi : 10.1590/1678-992x-2017-0071. URL : http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0103-90162018000600452&lng=en&tlng=en. (*citée à la p.* 294)

Ferreira Filho, A.S., Quecine, M.C., Bogas, A.C., Rossetto, P.d.B., Lima, A.O.d.S., Lacava, P.T., Azevedo, J.L., et Araújo, W.L. (2011). Endophytic *Methylobacterium extorquens* expresses a heterologous β-1,4-endoglucanase A (EglA) in *Catharanthus roseus* seedlings, a model host plant for *Xylella fastidiosa*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, vol. 28 (4), pp. 1475–1481. ISSN 1573-0972. doi : 10.1007/s11274-011-0949-2. (*citée à la p.* 73)

Flemming, H.C., Wingender, J., Szewzyk, U., Steinberg, P., Rice, S.A., et Kjelleberg, S. (2016). Biofilms : an emergent form of bacterial life. *Nature Reviews Microbiology*, vol. 14 (9), pp. 563–575. ISSN 1740-1534. doi : 10.1038/nrmicro.2016.94. (*citée à la p.* 76)

Flores-Gallegos, A.C. et Nava-Reyna, E. (2019). *Plant Growth-Promoting Microbial Enzymes*, pp. 521–534. Elsevier. ISBN 9780128132807. doi : 10.1016/b978-0-12-813280-7.00030-x. (*citée à la p.* 141)

Fogliani, B., Bouraïma-Madjebi, S., Medevielle, V., et Pineau, R. (2004). Methods to promote germination of two Cunoniaceae species, Cunonia macrophylla and Geissois pruinosa, from New Caledonia. *Seed Science and Technology*, vol. 32 (3), pp. 703–715. ISSN 02510952, 18195717. doi : 10.15258/sst.2004.32.3.06. URL : http://www.ingentaconnect.com/content/ista/sst/2004/00000032/00000003/art00006. (*citée aux pp.* 111 *and* 197)

Frank, A., Saldierna Guzmán, J., et Shay, J. (2017). Transmission of Bacterial Endophytes. *Microorganisms*, vol. 5 (4), p. 70. ISSN 2076-2607. doi : 10.3390/microorganisms5040070. (*citée à la p.* 75)

Frey-Klett, P., Garbaye, J., et Tarkka, M. (2007). The mycorrhiza helper bacteria revisited. vol. 176 (1), pp. 22–36. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x. (*citée aux pp.* 74 *and* 243)

Fu, B. et Yan, Q. (2023). Exopolysaccharide is required for motility, stress tolerance, and plant colonization by the endophytic bacterium Paraburkholderia phytofirmans PsJN. *Frontiers in Microbiology*, vol. 14, p. 1218653. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2023.1218653. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2023.1218653/full. (*citée à la p.* 218)

Galeano, R.M.S., Franco, D.G., Chaves, P.O., Giannesi, G.C., Masui, D.C., Ruller, R., Corrêa, B.O., Da Silva Brasil, M., et Zanoelo, F.F. (2021). Plant growth promoting potential of endophytic Aspergillus niger 9-p isolated from native forage grass in Pantanal of Nhecolândia region, Brazil. *Rhizosphere*, vol. 18, p. 100332. ISSN 24522198. doi : 10.1016/j.rhisph.2021.100332. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2452219821000288. (*citée aux pp.* 203, 204, 285 *and* 286)

Gangwar, S., Singh, V.P., Tripathi, D.K., Chauhan, D.K., Prasad, S.M., et Maurya, J.N. (2014). *Plant Responses to Metal Stress*, pp. 215–248. Elsevier. ISBN 9780128008751. doi : 10.1016/b978-0-12-800875-1.00010-7. (*citée aux pp.* 61, 62 *and* 178)

García de la Torre, V.S., Majorel-Loulergue, C., Rigaill, G.J., Alfonso-González, D., Soubigou-Taconnat, L., Pillon, Y., Barreau, L., Thomine, S., Fogliani, B., Burtet-Sarramegna, V., et Merlot, S. (2020). Wide cross-species RNA-Seq comparison reveals convergent molecular mechanisms involved in nickel hyperaccumulation across dicotyledons. *New Phytologist*, vol. 229 (2), pp. 994–1006. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.16775. (*citée aux pp.* 6, 45, 53, 57, 111, 112, 120, 136, 142, 234 *and* 240)

Gate, T., Hill, L., Miller, A.J., et Sanders, D. (2023). AtIAR1 is a Zn transporter that regulates auxin metabolism in Arabidopsis thaliana. *Journal of Experimental Botany*, vol. 75 (5), pp. 1437–1450. ISSN 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erad468. (*citée à la p.* 21)

Gawronski, S.W., Gawronska, H., Lomnicki, S., Sæbo, A., et Vangronsveld, J. (2017). *Plants in Air Phytoremediation*, pp. 319–346. Elsevier. ISBN 9780128028537. doi : 10.1016/bs.abr.2016.12.008. (*citée à la p.* 93)

Ge, H. et Zhang, F. (2019). Growth-Promoting Ability of Rhodopseudomonas palustris G5 and Its Effect on Induced Resistance in Cucumber Against Salt Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 38 (1), pp. 180–188. ISSN 0721-7595, 1435-8107. doi : 10.1007/s00344-018-9825-8. URL : http://link.springer.com/10.1007/s00344-018-9825-8. (*citée aux pp.* 216 *and* 300)

Gei, V., Echevarria, G., Erskine, P.D., Isnard, S., Fogliani, B., Montargès-Pelletier, E., Jaffré, T., Spiers, K.M., Garrevoet, J., et van der Ent, A. (2020a). Soil chemistry, elemental profiles and elemental distribution in nickel hyperaccumulator species from New Caledonia. vol. 457 (1–2), pp. 293–320. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-020-04714-x. (*citée aux pp.* 45, 111, 112, 115, 116, 117, 118, 119, 122, 163 *and* 235)

Gei, V., Isnard, S., Erskine, P.D., Echevarria, G., Fogliani, B., Jaffré, T., et van der Ent, A. (2020b). A systematic assessment of the occurrence of trace element hyperaccumulation in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 194 (1), pp. 1–22. ISSN 1095-8339. doi : 10.1093/botlinnean/boaa029. (*citée aux pp.* 39, 42, 101, 112, 113, 114, 115, 141, 233 *and* 239)

Gendre, D., Czernic, P., Conéjéro, G., Pianelli, K., Briat, J., Lebrun, M., et Mari, S. (2006). TcYSL3, a member of the YSL gene family from the hyper-accumulator Thlaspi caerulescens, encodes a nicotianamine-Ni/Fe transporter. *The Plant Journal*, vol. 49 (1), pp. 1–15. ISSN 1365-313X. doi : 10.1111/j.1365-313x.2006.02937.x. (*citée aux pp.* 53 *and* 56)

Gensous, S. (2014). *Les champignons mycorhiziens à arbuscules des maquis miniers de la Nouvelle Calédonie : Diversité, rôle dans l'adaptation des plantes à la contrainte ultramafique et interaction avec des rhizobactéries promotrices de la croissance*. Ph.D. thesis. URL : http://www.theses.fr/2014NCAL0062. Thèse de doctorat dirigée par Amir, Hamid Biologie des organismes Nouvelle Calédonie 2014. (*citée à la p.* 102)

Ghasemi, R., Share, H., Sharifi, R., Boyd, R.S., et Rajakaruna, N. (2018). Inducing Ni sensitivity in the Ni hyperaccumulator plant Alyssum inflatum Nyárády (Brassicaceae) by transforming with CAX1, a vacuolar membrane calcium transporter. *Ecological Research*, vol. 33 (4), pp. 737–747. ISSN 1440-1703. doi : 10.1007/s11284-018-1560-x. (*citée aux pp.* 53 *and* 56)

Ghori, N.H., Ghori, T., Hayat, M.Q., Imadi, S.R., Gul, A., Altay, V., et Ozturk, M. (2019). Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, vol. 16 (3), pp. 1807–1828. ISSN 1735-2630. doi : 10.1007/s13762-019-02215-8. (*citée aux pp.* 22, 23, 30, 47, 48, 49, 59, 64, 65 *and* 141)

Ghosh, A., Kushwaha, H.R., Hasan, M.R., Pareek, A., Sopory, S.K., et Singla-Pareek, S.L. (2016). Presence of unique glyoxalase III proteins in plants indicates the existence of shorter route for methylglyoxal detoxification. *Scientific Reports*, vol. 6 (1). ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/srep18358. (*citée à la p.* 64)

Ghosh, U.K., Islam, M.N., Siddiqui, M.N., Cao, X., et Khan, M.A.R. (2021). Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress : understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*, vol. 24 (2), pp. 227–239. ISSN 1438-8677. doi : 10.1111/plb.13363. (*citée à la p.* 65)

Gillieatt, B.F. et Coleman, N.V. (2024). Unravelling the mechanisms of antibiotic and heavy metal resistance co-selection in environmental bacteria. vol. 48 (4). ISSN 1574-6976. doi : 10.1093/femsre/fuae017. (*citée à la p.* 238)

Glantz, M.H. et Ramirez, I.J. (2020). Reviewing the Oceanic Niño Index (ONI) to Enhance Societal Readiness for El Niño's Impacts. vol. 11 (3), pp. 394–403. ISSN 2192-6395. doi : 10.1007/s13753-020-00275-w. (*citée à la p.* 97)

Gobat, J.M., Aragno, M., et Matthey, W. (2010). *Le sol vivant : Bases de pédologie - Biologie des sols*. Science et ingénierie de l'environnement. Lausanne. (*citée à la p.* 217)

Gomes, A.F., Almeida, M.C., Sousa, E., et Resende, D.I. (2024). Siderophores and metallophores : Metal complexation weapons to fight environmental pollution. *Science of The Total Environment*, vol. 932, p. 173044. ISSN 00489697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2024.173044. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0048969724031917. (*citée aux pp.* 89, 171 *and* 216)

Gonin, M., Gensous, S., Lagrange, A., Ducousso, M., Amir, H., et Jourand, P. (2013). Rhizosphere bacteria of *Costularia* spp. from ultramafic soils in New Caledonia : diversity, tolerance to extreme edaphic conditions, and role in plant growth and mineral nutrition. *Canadian Journal of Microbiology*, vol. 59 (3), pp. 164–174. ISSN 0008-4166, 1480-3275. doi : 10.1139/cjm-2012-0570. URL : http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjm-2012-0570. (*citée aux pp.* 101, 142, 189, 197, 202, 203, 215, 218, 285, 292, 293, 294, 296 *and* 302)

González, D.A., de la Torre, V.S.G., Fernández, R.R., Barreau, L., et Merlot, S. (2024). Divergent roles of IREG/Ferroportin transporters from the nickel hyperaccumulator Leucocroton havanensis. *Physiologia Plantarum*, vol. 176 (2). ISSN 1399-3054. doi : 10.1111/ppl.14261. (*citée aux pp.* 45, 57 *and* 142)

González-Chávez, M.d.C.A., Carrillo-González, R., Cuellar-Sánchez, A., Delgado-Alvarado, A., Suárez-Espinosa, J., Ríos-Leal, E., Solís-Domínguez, F.A., et Maldonado-Mendoza, I.E. (2019). Phytoremediation assisted by mycorrhizal fungi of a Mexican defunct lead-acid battery recycling site. vol. 650, pp. 3134–3144. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2018.10.031. (*citée à la p.* 243)

González Gutiérrez, P.A., Fuentes-Bazan, S., Di Vincenzo, V., Berazaín-Iturralde, R., et Borsch, T. (2023). The diversification of CaribbeanBuxusin time and space : elevated speciation rates in lineages that accumulate nickel and spreading to other islands from Cuba in non-obligate ultramafic species. *Annals of Botany*, vol. 131 (7), pp. 1133–1147. ISSN 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcad063. (*citée à la p.* 45)

González-Montiel, G.A., Kaweesa, E.N., Feau, N., Hamelin, R.C., Stone, J.K., et Loesgen, S. (2020). Chemical, Bioactivity, and Biosynthetic Screening of Epiphytic Fungus Zasmidium pseudotsugae. *Molecules*, vol. 25 (10), p. 2358. ISSN 1420-3049. doi : 10.3390/molecules25102358. URL : https://www.mdpi.com/1420-3049/25/10/2358. (*citée à la p.* 219)

Gopinath, M., Pulla, R.H., Rajmohan, K.S., Vijay, P., Muthukumaran, C., et Gurunathan, B. (2017). *Bioremediation of Volatile Organic Compounds in Biofilters*, pp. 301–330. Springer Singapore. ISBN 9789811074851. doi : 10.1007/978-981-10-7485-1_15. (*citée aux pp.* 94 *and* 95)

Gourmelon, V., Maggia, L., Powell, J.R., Gigante, S., Hortal, S., Gueunier, C., Letellier, K., et Carriconde, F. (2016). Environmental and Geographical Factors Structure Soil Microbial Diversity in New Caledonian Ultramafic Substrates : A Metagenomic Approach. *PLOS ONE*, vol. 11 (12), p. e0167405. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0167405. URL : https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0167405. (*citée aux pp.* 101, 136, 144, 164, 165, 197, 215, 219, 233, 272 *and* 273)

Govan, R.A. (2025). *Apprentissage profond des graphes attribués pour la cartographie du risque de leptospirose*. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie. Soutenue le 21 août 2025. (*citée à la p.* 97)

Govin, A., Alfonso, D., Coto, O., Marrero, J., López, D., et Torres, G. (2023). Isolation and characterization of endophytic bacteria from nickel hyperaccumulator plant *Leucocroton havanensis* (Euphorbiaceae). *Revista Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana*, vol. 44, pp. 39–47. (*citée à la p.* 216)

Graham, J.H. et Linderman, R.G. (1980). Ethylene production by ectomycorrhizal fungi, Fusarium oxysporum f. sp. pini, and by aseptically synthesized ectomycorrhizae and Fusarium-infected Douglas-fir roots. vol. 26 (11), pp. 1340–1347. ISSN 1480-3275. doi : 10.1139/m80-222. (*citée à la p.* 79)

Grison, C. et Escande, V. (2016). Utilisation de certaines plantes hyperaccumulatrices de métaux de transition pour des réductions de composés organiques par voies vertes. URL : https://patents.google.com/patent/WO2016009116A1/fr. Demande de brevet publiée. (*citée aux pp.* 6, 95 *and* 111)

Grison, C., Escande, V., Petit, E., Garoux, L., Boulanger, C., et Grison, C. (2013). Psychotriadouarrei and Geissois pruinosa, novel resources for the plant-based catalytic chemistry. *RSC Advances*, vol. 3 (44), p. 22340. ISSN 2046-2069. doi : 10.1039/c3ra43995j. URL : https://xlink.rsc.org/?DOI=c3ra43995j. (*citée à la p.* 111)

Grison, C.M., Velati, A., Escande, V., et Grison, C. (2015). Metallophytes for organic synthesis : towards new bio-based selective protection/deprotection procedures. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22 (8), pp. 5686–5698. ISSN 0944-1344, 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-014-3526-z. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11356-014-3526-z. (*citée à la p.* 95)

Groenewald, J., Chen, Y., Zhang, Y., Roux, J., Shin, H., Shivas, R., Summerell, B., Braun, U., Alfenas, A., Ujat, A., Nakashima, C., et Crous, P. (2024). Species diversity in Pseudocercospora. vol. 13 (1), pp. 29–89. ISSN 2589-3823. doi : 10.3114/fuse.2024.13.03. (*citée aux pp.* 175 *and* 177)

Grotz, N., Fox, T., Connolly, E., Park, W., Guerinot, M.L., et Eide, D. (1998). Identification of a family of zinc transporter genes fromArabidopsisthat respond to zinc deficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 95 (12), pp. 7220–7224. ISSN 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.95.12.7220. (*citée à la p.* 55)

Grover, M., Bodhankar, S., Sharma, A., Sharma, P., Singh, J., et Nain, L. (2021). PGPR Mediated Alterations in Root Traits : Way Toward Sustainable Crop Production. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, vol. 4, p. 618230. ISSN 2571-581X. doi : 10.3389/fsufs.2020.618230. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsufs.2020.618230/full. (*citée à la p.* 217)

Gräff, A.T. et Barry, S.M. (2024). Siderophores as tools and treatments. vol. 2 (1). ISSN 2731-8745. doi : 10.1038/s44259-024-00053-4. (*citée aux pp.* 81 *and* 82)

Guentas, L., Gensous, S., Cavaloc, Y., Ducousso, M., Amir, H., De Georges De Ledenon, B., Moulin, L., et Jourand, P. (2016). Burkholderia novacaledonica sp. nov. and B. ultramafica sp. nov. isolated from roots of Costularia spp. pioneer plants of ultramafic soils in New Caledonia. *Systematic and Applied Microbiology*, vol. 39 (3), pp. 151–159. ISSN 07232020. doi : 10.1016/j.syapm.2016.03.008. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0723202016000448. (*citée aux pp.* 101, 189, 197, 202, 215, 226 *and* 285)

Gupta, P. et Diwan, B. (2017). Bacterial Exopolysaccharide mediated heavy metal removal : A Review on biosynthesis, mechanism and remediation strategies. *Biotechnology Reports*, vol. 13, pp. 58–71. ISSN 2215017X. doi : 10.1016/j.btre.2016.12.006. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2215017X16301382. (*citée aux pp.* 171, 217, 218 *and* 242)

Gâteblé, G. et Munzinger, J. (2018). Novitates neocaledonicae X : A very rare and threatened new microendemic species of Acropogon (Malvaceae, Sterculioideae) from New Caledonia. vol. 110, pp. 1–8. ISSN 1314-2011. doi : 10.3897/phytokeys.110.27599. (*citée à la p.* 100)

Gómez-Ramírez, M., Plata-González, A., Fierros-Romero, G., et Rojas-Avelizapa, N.G. (2015). Novel Filamentous Fungi for Metal Removal from Spent Catalyst. *Advanced Materials Research*, vol. 1130, pp. 673–676. ISSN 1662-8985. doi : 10.4028/www.scientific.net/AMR.1130.673. URL : https://www.scientific.net/AMR.1130.673. (*citée à la p.* 307)

Halimaa, P., Lin, Y.F., Ahonen, V.H., Blande, D., Clemens, S., Gyenesei, A., Häikiö, E., Kärenlampi, S.O., Laiho, A., Aarts, M.G.M., Pursiheimo, J.P., Schat, H., Schmidt, H., Tuomainen, M.H., et Tervahauta, A.I. (2014). Gene Expression Differences betweenNoccaea caerulescensEcotypes Help to Identify Candidate Genes for Metal Phytoremediation. vol. 48 (6), pp. 3344–3353. ISSN 1520-5851. doi : 10.1021/es4042995. (*citée aux pp.* 52 *and* 53)

Hanley, M.L., Vukicevich, E., Rice, A.M., et Richardson, J.B. (2023). Uptake of toxic and nutrient elements by foraged edible and medicinal mushrooms (sporocarps) throughout Connecticut River Valley, New England, USA. vol. 31 (4), pp. 5526–5539. ISSN 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-023-31290-1. (*citée à la p.* 170)

Hartmann, A. et Schikora, A. (2012). Quorum Sensing of Bacteria and Trans-Kingdom Interactions of N-Acyl Homoserine Lactones with Eukaryotes. vol. 38 (6), pp. 704–713. ISSN 1573-1561. doi : 10.1007/s10886-012-0141-7. (*citée à la p.* 84)

Hasan, H.A., Abdullah, S.R.S., Kofli, N.T., et Kamarudin, S.K. (2012). Isotherm equilibria of Mn2+ biosorption in drinking water treatment by locally isolated Bacillus species and sewage activated sludge. vol. 111, pp. 34–43. ISSN 0301-4797. doi : 10.1016/j.jenvman.2012.06.027. (*citée à la p.* 227)

Hasanuzzaman, M., Alhaithloul, H.A.S., Parvin, K., Bhuyan, M.B., Tanveer, M., Mohsin, S.M., Nahar, K., Soliman, M.H., Mahmud, J.A., et Fujita, M. (2019). Polyamine Action under Metal/Metalloid Stress : Regulation of Biosynthesis, Metabolism, and Molecular Interactions. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 20 (13), p. 3215. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms20133215. (*citée aux pp.* 59 *and* 60)

Hassan, A., Pariatamby, A., Ossai, I.C., Ahmed, A., Muda, M.A., Barasarathi, J., et Hamid, F.S. (2022). Synergistic association of endophytic fungi enhances tolerance, growth, and heavy metal uptake of Alocasia calidora in landfill contaminated soil. *Applied Soil Ecology*, vol. 170, p. 104307. ISSN 09291393. doi : 10.1016/j.apsoil.2021.104307. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0929139321004303. (*citée aux pp.* 169, 171, 221, 305 *and* 306)

Hassan, F.M., AL-Baidhani, A.N.A.R., et Al-Khalidi, S.H.H. (2016). Bioadsorption of Heavy Metals From Industrial Wastewater Using Some Species of Bacteria. *Baghdad Science Journal*, vol. 13 (3), p. 0435. ISSN 2411-7986, 2078-8665. doi : 10.21123/bsj.2016.13.3.0435. URL : https://bsj.uobaghdad.edu.iq/home/vol13/iss3/5. (*citée à la p.* 299)

Haydon, M.J. et Cobbett, C.S. (2007). Transporters of ligands for essential metal ions in plants. *New Phytologist*, vol. 174 (3), pp. 499–506. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2007.02051.x. (*citée à la p.* 48)

Henagamage, A.P., Peries, C.M., et Seneviratne, G. (2022). Fungal-bacterial biofilm mediated heavy metal rhizoremediation. vol. 38 (5). ISSN 1573-0972. doi : 10.1007/s11274-022-03267-8. (*citée aux pp.* 91 *and* 141)

Hendrix, S., Schröder, P., Keunen, E., Huber, C., et Cuypers, A. (2017). Molecular and Cellular Aspects of Contaminant Toxicity in Plants : The Importance of Sulphur and Associated Signalling Pathways. In A. Cuypers et J. Vangronsveld (eds.), *Phytoremediation*, *Advances in Botanical Research*, vol. 83, pp. 223–276. Academic Press. doi : 10.1016/bs.abr.2016.12.007. URL : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065229616301264. (*citée à la p.* 180)

Heras, J., Domínguez, C., Mata, E., Pascual, V., Lozano, C., Torres, C., et Zarazaga, M. (2015). GelJ : a tool for analyzing DNA fingerprint gel images. *BMC Bioinformatics*, vol. 16 (1), p. 270. ISSN 1471-2105. doi : 10.1186/s12859-015-0703-0. (*citée à la p.* 227)

Herlemann, D.P.R., Labrenz, M., Jürgens, K., Bertilsson, S., Waniek, J.J., et Andersson, A.F. (2011). Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. *The ISME Journal*, vol. 5 (10), pp. 1571–1579. ISSN 1751-7370. doi : 10.1038/ismej.2011.41. (*citée à la p.* 145)

Herliana, O., Soesanto, L., et Mawadah, E. (2018). Phytobioremediation of cadmium-contaminated soil using combination of Ipomoea reptans Poir and Trichoderma sp. and its effect on spinach growth and yield. vol. 06 (01), pp. 1519–1526. ISSN 2502-2458. doi : 10.15243/jdmlm.2018.061.1519. (*citée à la p.* 95)

Hossain, M.A., Piyatida, P., da Silva, J.A.T., et Fujita, M. (2012). Molecular Mechanism of Heavy Metal Toxicity and Tolerance in Plants : Central Role of Glutathione in Detoxification of Reactive Oxygen Species and Methylglyoxal and in Heavy Metal Chelation. *Journal of Botany*, vol. 2012, pp. 1–37. ISSN 2090-0139. doi : 10.1155/2012/872875. (*citée aux pp.* 23, 24, 58, 64, 65 *and* 141)

Hrynkiewicz, K., Baum, C., et Leinweber, P. (2010). Density, metabolic activity, and identity of cultivable rhizosphere bacteria on Salix viminalis in disturbed arable and landfill soils. vol. 173 (5), pp. 747–756. ISSN 1522-2624. doi : 10.1002/jpln.200900286. (*citée aux pp.* 295, 297 *and* 301)

Hrynkiewicz, K., Złoch, M., Kowalkowski, T., Baum, C., Niedojadło, K., et Buszewski, B. (2015). Strain-specific bioaccumulation and intracellular distribution of Cd2+ in bacteria isolated from the rhizosphere, ectomycorrhizae, and fruitbodies of ectomycorrhizal fungi. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22 (4), pp. 3055–3067. ISSN 0944-1344, 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-014-3489-0. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11356-014-3489-0. (*citée aux pp.* 218, 292, 295, 297 *and* 301)

Hu, X., Liu, X., Qiao, L., Zhang, S., Su, K., Qiu, Z., Li, X., Zhao, Q., et Yu, C. (2021a). Study on the spatial distribution of ureolytic microorganisms in farmland soil around tailings with different heavy metal pollution. vol. 775, p. 144946. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.144946. (*citée aux pp.* 169 *and* 172)

Hu, X., Wei, X., Ling, J., et Chen, J. (2021b). Cobalt : An Essential Micronutrient for Plant Growth ? *Frontiers in Plant Science*, vol. 12. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2021.768523. (*citée aux pp.* 21 *and* 180)

Huang, H., Yu, N., Wang, L., Gupta, D., He, Z., Wang, K., Zhu, Z., Yan, X., Li, T., et Yang, X.e. (2011). The phytoremediation potential of bioenergy crop Ricinus communis for DDTs and cadmium co-contaminated soil. *Bioresource Technology*, vol. 102 (23), pp. 11034–11038. ISSN 0960-8524. doi : 10.1016/j.biortech.2011.09.067. (*citée à la p.* 93)

Huang, L.F. et Rondinelli, J.M. (2019). Reliable electrochemical phase diagrams of magnetic transition metals and related compounds from high-throughput ab initio calculations. *npj Materials Degradation*, vol. 3 (1). ISSN 2397-2106. doi : 10.1038/s41529-019-0088-z. (*citée aux pp.* 27 *and* 28)

Hulshof, C.M. et Spasojevic, M.J. (2020). The edaphic control of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 29 (10), pp. 1634–1650. ISSN 1466-822X, 1466-8238. doi : 10.1111/geb.13151. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/geb.13151. Publisher : Wiley. (*citée à la p.* 195)

Hummel, W. (2004). The influence of cyanide complexation on the speciation and solubility of radionuclides in a geological repository. vol. 45 (5), pp. 633–646. ISSN 1432-0495. doi : 10.1007/s00254-003-0928-5. (*citée à la p.* 171)

Huntley, B.J. (2023). *Soil, Water and Nutrients*, pp. 127–147. Springer International Publishing. ISBN 9783031189234. doi : 10.1007/978-3-031-18923-4_6. (*citée à la p.* 28)

Huwart, J.Y. et Verdier, L. (2012). *La mondialisation économique : Origines et conséquences*. OECD. ISBN 9789264111929. doi : 10.1787/9789264111929-fr. (*citée à la p.* 92)

Hübner, R., Depta, H., et Robinson, D.G. (1985). Endocytosis in maize root cap cells : Evidence obtained using heavy metal salt solutions. *Protoplasma*, vol. 129 (2–3), pp. 214–222. ISSN 1615-6102. doi : 10.1007/bf01279918. (*citée à la p.* 47)

Idris, R., Trifonova, R., Puschenreiter, M., Wenzel, W.W., et Sessitsch, A. (2004). Bacterial Communities Associated with Flowering Plants of the Ni Hyperaccumulator Thlaspi goesingense. vol. 70 (5), pp. 2667–2677. ISSN 1098-5336. doi : 10.1128/aem.70.5.2667-2677.2004. (*citée aux pp.* 168 *and* 172)

Ikram, M., Ali, N., Jan, G., Jan, F.G., Rahman, I.U., Iqbal, A., et Hamayun, M. (2018). IAA producing fungal endophyte Penicillium roqueforti Thom., enhances stress tolerance and nutrients uptake in wheat plants grown on heavy metal contaminated soils. *PLOS ONE*, vol. 13 (11), p. e0208150. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0208150. URL : https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0208150. (*citée aux pp.* 220, 237 *and* 307)

Inkscape Developers (2022). Inkscape. https://inkscape.org. Available from : https://inkscape.org. (*citée à la p.* 146)

Inouhe, M., Huang, H., Chaudhary, S.K., et Gupta, D.K. (2011). *Heavy Metal Bindings and Their Interactions with Thiol Peptides and Other Biological Ligands in Plant Cells*, pp. 1–21. Springer Berlin Heidelberg. ISBN 9783642220814. doi : 10.1007/978-3-642-22081-4_1. (*citée à la p.* 48)

Invernón, V., Tisserand, R., Jouannais, P., Navarrete Gutiérrez, D., Muller, S., Pillon, Y., Echevarria, G., et Merlot, S. (2021). La découverte de nouvelles espèces végétales hyperaccumulatrices de métaux dans les herbiers. In R. Pellens (ed.), *Les collections naturalistes dans la science du XXIe siècle : une ressource durable pour la*

science ouverte, Encyclopédie Sciences. Biologie : Systématique, Phylogénomique et Taxonomie, pp. 85–100. ISTE Editions. ISBN 978-1-78948-049-8. (*citée à la p.* 38)

Iqbal, B., Ahmad, N., Li, G., Jalal, A., Khan, A.R., Zheng, X., Naeem, M., et Du, D. (2024). Unlocking plant resilience : Advanced epigenetic strategies against heavy metal and metalloid stress. *Plant Science*, vol. 349, p. 112265. ISSN 0168-9452. doi : 10.1016/j.plantsci.2024.112265. (*citée aux pp.* 66 *and* 85)

Iqbal, N., Khan, N.A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A., et Khan, M.I.R. (2017). Ethylene Role in Plant Growth, Development and Senescence : Interaction with Other Phytohormones. vol. 08. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2017.00475. (*citée à la p.* 170)

Isnard, S., L'huillier, L., Rigault, F., et Jaffré, T. (2016). How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot? *Plant and Soil*, vol. 403 (1-2), pp. 53–76. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-016-2910-5. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11104-016-2910-5. Publisher : Springer Science and Business Media LLC. (*citée aux pp.* 5, 99, 100 *and* 196)

Jaffré, T. (1977). Accumulation de manganèse par les plantes sur les roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série D, Sciences Naturelles*, vol. 284, pp. 1573–1575. (*citée à la p.* 38)

Jaffré, T. (1979). Accumulation de manganèse par les Protéacées de Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série D, Sciences naturelles*, vol. 289, pp. 425–428. (*citée à la p.* 38)

Jaffré, T. (1980). *Étude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie*. ORSTOM, Paris. (*citée à la p.* 38)

Jaffré, T., Brooks, R.R., Lee, J., et Reeves, R.D. (1976). Sebertia acuminata : A Hyperaccumulator of Nickel from New Caledonia. *Science*, vol. 193 (4253), pp. 579–580. ISSN 1095-9203. doi : 10.1126/science.193.4253.579. (*citée aux pp.* 6, 42, 101 *and* 196)

Jaffré, T., Brooks, R.R., et Trow, J.M. (1979a). Hyperaccumulation of nickel by Geissois species. *Plant and Soil*, vol. 51 (1), pp. 157–161. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/bf02205937. (*citée aux pp.* 38, 112 *and* 115)

Jaffré, T., Kersten, W., Brooks, R.R., et Reeves, R.D. (1979b). Nickel uptake by Flacountiaceae of New Caledonia. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, vol. 205 (1160), pp. 385–394. ISSN 2053-9193. doi : 10.1098/rspb.1979.0072. (*citée à la p.* 38)

Jaffré, T., Munzinger, J., et Lowry, P.P. (2010). Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. vol. 19 (5), pp. 1485–1502. ISSN 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-010-9780-6. (*citée à la p.* 104)

Jaffré, T. et Pelletier, B. (1992). *Plantes de Nouvelle-Calédonie permettant de revégétaliser des sites miniers*. Le Nickel - SLN, Nouméa. T. Jaffré (IRD-ORSTOM) et B. Pelletier (Le Nickel - SLN). (*citée à la p.* 104)

Jaffré, T., Pillon, Y., Thomine, S., et Merlot, S. (2013). The metal hyperaccumulators from New Caledonia can broaden our understanding of nickel accumulation in plants. *Frontiers in Plant Science*, vol. 4. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2013.00279. (*citée aux pp.* 40, 41, 101, 111, 141 *and* 196)

Jaffré, T., Rigault, F., Dagostini, G., Tinel-fambart, J., Wulff, A., et Munzinger, J. (2009). INPUT OF THE DIFFERENT VEGETATION UNITS TO THE RICHNESS AND ENDEMICITY OF THE NEW CALEDONIAN FLORA. ISBN : 978-2-11-098964-2 Pages : 1-4 Publication Title : Proceedings of the 11th Pacific Science Inter-Congress, Tahiti, French Polynesia. (*citée aux pp.* 5, 34, 99, 100 *and* 196)

Jaffré, T. et Schmid, M. (1974). Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie, Psychotria douarrei (G. Beauvisage) Däniker. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D*, vol. 278, pp. 1727–1730. ISSN 0249-6305. (*citée aux pp.* 42, 101, 115, 142, 196, 197 *and* 240)

Jamil, S., Abhilash, P., Singh, N., et Sharma, P. (2009). Jatropha curcas : A potential crop for phytoremediation of coal fly ash. *Journal of Hazardous Materials*, vol. 172 (1), pp. 269–275. ISSN 0304-3894. doi : 10.1016/j.jhazmat.2009.07.004. (*citée à la p.* 93)

Janaki, M., Kirupanantha-Rajan, P., Senthil-Nathan, S., Stanley-Raja, V., Al Farraj, D.A., Aljeidi, R.A., et Arokiyaraj, S. (2024). Beneficial role of Burkholderia cepacia in heavy metal bioremediation in metal-polluted soils and enhance the tomato plant growth. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, vol. 57, p. 103032. ISSN 18788181. doi : 10.1016/j.bcab.2024.103032. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S187881812400015X. (*citée aux pp.* 218 *and* 294)

Jarrige, F. (2008). Les nouveaux récits de la « révolution industrielle » : Un cas d'histoire à l'épreuve de la question écologique. *Labyrinthe*, (30), pp. 49–60. ISSN 1950-6031. doi : 10.4000/labyrinthe.3769. (*citée à la p.* 92)

Javaid, M. et Sultan, S. (2013). Plant growth promotion traits and Cr (VI) reduction potentials of Cr (VI) resistant *Streptomyces* strains. *Journal of Basic Microbiology*, vol. 53 (5), pp. 420–428. ISSN 0233-111X, 1521-4028. doi : 10.1002/jobm.201200032. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jobm.201200032. (*citée à la p.* 304)

Jayakumar, A., Krishna, A., Nair, I.C., et Radhakrishnan, E.K. (2020). Drought-tolerant and plant growth-promoting endophytic Staphylococcus sp. having synergistic effect with silicate supplementation. *Archives of Microbiology*, vol. 202 (7), pp. 1899–1906. ISSN 0302-8933, 1432-072X. doi : 10.1007/s00203-020-01911-1. URL : https://link.springer.com/10.1007/s00203-020-01911-1. (*citée à la p.* 303)

Jiang, Y., Luo, J., Guo, X., Qiao, Y., Li, Y., Zhang, Y., Zhou, R., Vaculík, M., et Li, T. (2025). Phyllosphere microbiome assists the hyperaccumulating plant in resisting heavy metal stress. vol. 154, pp. 563–574. ISSN 1001-0742. doi : 10.1016/j.jes.2024.05.032. (*citée aux pp.* 164, 165, 272 *and* 273)

Jin, W., Peng, L., Zhang, X., Sun, H., et Yuan, Z. (2019). Effects of endophytic and ectomycorrhizal basidiomycetes on Quercus virginiana seedling growth and nutrient absorption. vol. 38 (5), pp. 457–470. ISSN 1540-756X. doi : 10.1080/10549811.2019.1570467. (*citée à la p.* 171)

Jourand, P., Carriconde, F., Ducousso, M., Majorel, C., Hannibal, L., Prin, Y., et al. (2014). Abundance, distribution and function of Pisolithus albus and other ectomycorrhizal fungi of ultramafic soils in New Caledonia. In A.A. Bâ, K.L. McGuire, et A.G. Diédhiou (eds.), *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests*, pp. 100–125. CRC Press, Boca Raton. URL : https://www.taylorfrancis.com/books/9781466594692/chapters/10.1201/b16536-7. (*citée à la p.* 164)

Jébrak, M. et Marcoux, E. (2008). *Géologie des ressources minérales*. Ministère des Ressources Naturelles et Faune, Québec. ISBN 9782551237371. (*citée aux pp.* 32 *and* 33)

Kachenko, A.G., Bhatia, N.P., Siegele, R., Walsh, K.B., et Singh, B. (2009). Nickel, Zn and Cd localisation in seeds of metal hyperaccumulators using μ-PIXE spectroscopy. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B : Beam Interactions with Materials and Atoms*, vol. 267 (12–13), pp. 2176–2180. ISSN 0168-583X. doi : 10.1016/j.nimb.2009.03.059. (*citée aux pp.* 45 *and* 51)

Kapahi, M. et Sachdeva, S. (2019). Bioremediation Options for Heavy Metal Pollution. vol. 9 (24). ISSN 2156-9614. doi : 10.5696/2156-9614-9.24.191203. (*citée à la p.* 94)

Kashyap, S., Chandra, R., Kumar, B., et Verma, P. (2022). Biosorption efficiency of nickel by various endophytic bacterial strains for removal of nickel from electroplating industry effluents : an operational study. *Ecotoxicology*, vol. 31 (4), pp. 565–580. ISSN 0963-9292, 1573-3017. doi : 10.1007/s10646-021-02445-y. URL : https://link.springer.com/10.1007/s10646-021-02445-y. (*citée aux pp.* 290, 291, 292, 296 *and* 297)

Kaur, G. et Asthir, B. (2015). Proline : a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia plantarum*, vol. 59 (4), pp. 609–619. ISSN 1573-8264. doi : 10.1007/s10535-015-0549-3. (*citée à la p.* 65)

Kaur, M. et Karnwal, A. (2023). Screening of endophytic Bacteria from stress-tolerating plants for abiotic stress tolerance and plant growth-promoting properties : Identification of potential strains for bioremediation and crop enhancement. *Journal of Agriculture and Food Research*, vol. 14, p. 100723. ISSN 26661543. doi : 10.1016/j.jafr.2023.100723. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2666154323002302. (*citée à la p.* 218)

Kerkeb, L. et Krämer, U. (2003). The Role of Free Histidine in Xylem Loading of Nickel in Alyssum lesbiacum and Brassica juncea . *Plant Physiology*, vol. 131 (2), pp. 716–724. ISSN 0032-0889. doi : 10.1104/pp102.010686. (*citée aux pp.* 48 *and* 54)

Kersten, W.J., Brooks, R.R., Reeves, R.D., et Jaffré, A. (1980). Nature of nickel complexes in Psychotria douarrei and other nickel-accumulating plants. *Phytochemistry*, vol. 19 (9), pp. 1963–1965. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/0031-9422(80)83013-5. (*citée aux pp.* 48, 53 *and* 54)

Khalid, M., Ur-Rahman, S., Hassani, D., Hayat, K., Zhou, P., et Hui, N. (2021). Advances in fungal-assisted phytoremediation of heavy metals : A review. vol. 31 (3), pp. 475–495. ISSN 1002-0160. doi : 10.1016/s1002-0160(20)60091-1. (*citée à la p.* 95)

Khan, A., Singh, P., et Srivastava, A. (2018). Synthesis, nature and utility of universal iron chelator – Siderophore : A review. vol. 212–213, pp. 103–111. ISSN 0944-5013. doi : 10.1016/j.micres.2017.10.012. (*citée à la p.* 178)

Khan, M.I.R., Jahan, B., AlAjmi, M.F., Rehman, M.T., et Khan, N.A. (2020). Ethephon mitigates nickel stress by modulating antioxidant system, glyoxalase system and proline metabolism in Indian mustard. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, vol. 26 (6), pp. 1201–1213. ISSN 0974-0430. doi : 10.1007/s12298-020-00806-1. (*citée à la p.* 61)

Khan, S., Qureshi, M.I., Kamaluddin, M., Alam, T., et Abdin, M. (2007). Protocol for isolation of genomic DNA from dry and fresh roots of medicinal plants suitable for RAPD and restriction digestion. *African Journal of Biotechnology (ISSN : 1684-5315) Vol 6 Num 3*, vol. 6. (*citée à la p.* 135)

Khatoon, Z., Huang, S., Rafique, M., Fakhar, A., Kamran, M.A., et Santoyo, G. (2020). Unlocking the potential of plant growth-promoting rhizobacteria on soil health and the sustainability of agricultural systems. *Journal of*

Environmental Management, vol. 273, p. 111118. ISSN 03014797. doi : 10.1016/j.jenvman.2020.111118. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0301479720310458. (*citée aux pp.* 216 *and* 217)

Kidd, P.S., Álvarez-López, V., Becerra-Castro, C., Cabello-Conejo, M., et Prieto-Fernández, Á. (2017). Potential Role of Plant-Associated Bacteria in Plant Metal Uptake and Implications in Phytotechnologies. In *Advances in Botanical Research*, vol. 83, pp. 87–126. Elsevier. ISBN 978-0-12-802853-7. doi : 10.1016/bs.abr.2016.12.004. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065229616301239. (*citée aux pp.* 218 *and* 242)

Kidd, P.S., Bani, A., Benizri, E., Gonnelli, C., Hazotte, C., Kisser, J., Konstantinou, M., Kuppens, T., Kyrkas, D., Laubie, B., Malina, R., Morel, J.L., Olcay, H., Pardo, T., Pons, M.N., Prieto-Fernández, Á., Puschenreiter, M., Quintela-Sabarís, C., Ridard, C., Rodríguez-Garrido, B., Rosenkranz, T., Rozpądek, P., Saad, R., Selvi, F., Simonnot, M.O., Tognacchini, A., Turnau, K., Ważny, R., Witters, N., et Echevarria, G. (2018). Developing Sustainable Agromining Systems in Agricultural Ultramafic Soils for Nickel Recovery. vol. 6. ISSN 2296-665X. doi : 10.3389/fenvs.2018.00044. (*citée à la p.* 95)

Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibisch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., et Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 106 (23), pp. 9322–9327. ISSN 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.0810306106. URL : https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0810306106. (*citée à la p.* 164)

Kierczak, J., Pietranik, A., et Pędziwiatr, A. (2021). Ultramafic geoecosystems as a natural source of Ni, Cr, and Co to the environment : A review. *Science of The Total Environment*, vol. 755, p. 142620. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.142620. (*citée aux pp.* 33 *and* 195)

Kim, R.Y., Yoon, J.K., Kim, T.S., Yang, J.E., Owens, G., et Kim, K.R. (2015). Bioavailability of heavy metals in soils : definitions and practical implementation—a critical review. *Environmental Geochemistry and Health*, vol. 37 (6), pp. 1041–1061. ISSN 1573-2983. doi : 10.1007/s10653-015-9695-y. (*citée aux pp.* 25 *and* 27)

Knuutinen, J., Bomberg, M., Kemell, M., et Lusa, M. (2019). Ni(II) Interactions in Boreal Paenibacillus sp., Methylobacterium sp., Paraburkholderia sp., and Pseudomonas sp. Strains Isolated From an Acidic, Ombrotrophic Bog. *Frontiers in Microbiology*, vol. 10, p. 2677. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2019.02677. URL : https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2019.02677/full. (*citée aux pp.* 296 *and* 298)

Kosová, K., Vítámvás, P., Urban, M.O., Prášil, I.T., et Renaut, J. (2018). Plant Abiotic Stress Proteomics : The Major Factors Determining Alterations in Cellular Proteome. *Frontiers in Plant Science*, vol. 9. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2018.00122. (*citée à la p.* 67)

Kotoky, R., Nath, S., Kumar Maheshwari, D., et Pandey, P. (2019). Cadmium resistant plant growth promoting rhizobacteria Serratia marcescens S2I7 associated with the growth promotion of rice plant. *Environmental Sustainability*, vol. 2 (2), pp. 135–144. ISSN 2523-8922. doi : 10.1007/s42398-019-00055-3. URL : http://link.springer.com/10.1007/s42398-019-00055-3. (*citée aux pp.* 218 *and* 302)

Koul, V., Adholeya, A., et Kochar, M. (2014). Sphere of influence of indole acetic acid and nitric oxide in bacteria. vol. 55 (5), pp. 543–553. ISSN 1521-4028. doi : 10.1002/jobm.201400224. (*citée à la p.* 80)

Krämer, U., Cotter-Howells, J.D., Charnock, J.M., Baker, A.J.M., et Smith, J.A.C. (1996). Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel. *Nature*, vol. 379 (6566), pp. 635–638. ISSN 1476-4687. doi : 10.1038/379635a0. (*citée aux pp.* 53 *and* 54)

Kramer, U., Smith, R.D., Wenzel, W.W., Raskin, I., et Salt, D.E. (1997). The Role of Metal Transport and Tolerance in Nickel Hyperaccumulation by Thlaspi goesingense Halacsy. vol. 115 (4), pp. 1641–1650. ISSN 0032-0889. doi : 10.1104/pp.115.4.1641. (*citée à la p.* 53)

Kruckeberg, A.R., Peterson, P.J., et Samiullah, Y. (1993). HYPERACCUMULATION OF NICKEL BY ARENARIA RUBELLA (CARYOPHYLLACEAE) FROM WASHINGTON STATE. *Madroño*, vol. 40 (1), pp. 25–30. ISSN 00249637, 19436297. URL : http://www.jstor.org/stable/41424937. (*citée à la p.* 37)

Kuiper, I., Lagendijk, E.L., Bloemberg, G.V., et Lugtenberg, B.J.J. (2004). Rhizoremediation : A Beneficial Plant-Microbe Interaction. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, vol. 17 (1), pp. 6–15. ISSN 0894-0282, 1943-7706. doi : 10.1094/MPMI.2004.17.1.6. URL : https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/MPMI.2004.17.1.6. (*citée à la p.* 196)

Kumar, K., Debnath, P., Singh, S., et Kumar, N. (2023). An Overview of Plant Phenolics and Their Involvement in Abiotic Stress Tolerance. vol. 3 (3), pp. 570–585. ISSN 2673-7140. doi : 10.3390/stresses3030040. (*citée à la p.* 178)

Kumar, R. et Shastri, B. (2017). Role of Phosphate-Solubilising Microorganisms in Sustainable Agricultural Development. In J.S. Singh et G. Seneviratne (eds.), *Agro-Environmental Sustainability*, pp. 271–303. Springer International Publishing, Cham. ISBN 978-3-319-49723-5 978-3-319-49724-2. doi : 10.1007/978-3-319-49724-2_13. URL : http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-49724-2_13. (*citée à la p.* 217)

Kumar, S. et Trivedi, P.K. (2016). *Heavy Metal Stress Signaling in Plants*, pp. 585–603. Elsevier. ISBN 9780128031582. doi : 10.1016/b978-0-12-803158-2.00025-4. (*citée aux pp.* 57, 58 *and* 65)

Kwak, M.J., Jeong, H., Madhaiyan, M., Lee, Y., Sa, T.M., Oh, T.K., et Kim, J.F. (2014). Genome Information of Methylobacterium oryzae, a Plant-Probiotic Methylotroph in the Phyllosphere. vol. 9 (9), p. e106704. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0106704. (*citée aux pp.* 163, 168, 172 *and* 238)

Küpper, H., Lombi, E., Zhao, F., Wieshammer, G., et McGrath, S.P. (2001). Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators Alyssum lesbiacum, Alyssum bertolonii and Thlaspi goesingense. *Journal of Experimental Botany*, vol. 52 (365), pp. 2291–2300. ISSN 0022-0957. doi : 10.1093/jexbot/52.365.2291. (*citée à la p.* 51)

Lagrange, A. (2009). *Etudes écologique et microbiologique des espèces du genre Costularia (Cyperaceae) pionnières des sols ultramafiques de Nouvelle-Calédonie : applications à la restauration écologique.*. Theses, Université de Nouvelle Calédonie. URL : https://theses.hal.science/tel-00444167. (*citée à la p.* 102)

Lagrange, A., Ducousso, M., Jourand, P., Majorel, C., et Amir, H. (2011). New insights into the mycorrhizal status of Cyperaceae from ultramafic soils in New Caledonia. vol. 57 (1), pp. 21–28. ISSN 1480-3275. doi : 10.1139/w10-096. (*citée à la p.* 102)

Lambinon, J. et Auquier, P. (1963). Flora and vegetation of calaminarian soils in the northern Walloon region and the western Rhineland. Chorological types and ecological groups (in French). *Natura Mosana*, vol. 16, pp. 113–130. (*citée à la p.* 34)

Langille, M.G.I., Zaneveld, J., Caporaso, J.G., McDonald, D., Knights, D., Reyes, J.A., Clemente, J.C., Burkepile, D.E., Vega Thurber, R.L., Knight, R., Beiko, R.G., et Huttenhower, C. (2013). Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. vol. 31 (9), pp. 814–821. ISSN 1546-1696. doi : 10.1038/nbt.2676. (*citée à la p.* 175)

Lankinen, P., Kähkönen, M.A., Rajasärkkä, J., Virta, M., et Hatakka, A. (2011). The effect of nickel contamination on the growth of litter-decomposing fungi, extracellular enzyme activities and toxicity in soil. *Boreal environment research*, vol. 16 (3), p. 229. (*citée aux pp.* 167 *and* 170)

Lê, S., Josse, J., et Husson, F. (2008). FactoMineR : A Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, vol. 25 (1), pp. 1–18. doi : 10.18637/jss.v025.i01. (*citée à la p.* 251)

Leach, J.E., Triplett, L.R., Argueso, C.T., et Trivedi, P. (2017). Communication in the Phytobiome. *Cell*, vol. 169 (4), pp. 587–596. ISSN 0092-8674. doi : 10.1016/j.cell.2017.04.025. (*citée à la p.* 69)

Lebeau, T., Braud, A., et Jézéquel, K. (2008). Performance of bioaugmentation-assisted phytoextraction applied to metal contaminated soils : A review. *Environmental Pollution*, vol. 153 (3), pp. 497–522. ISSN 0269-7491. doi : 10.1016/j.envpol.2007.09.015. (*citée aux pp.* 7 *and* 105)

Lecellier, A. (2013). *Caractérisation et identification des champignons filamenteux par spectroscopie vibrationnelle*. Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne, École doctorale Sciences Technologie Santé, Reims. (*citée à la p.* 231)

Lee, S.Y., Lee, Y.Y., et Cho, K.S. (2024). Inoculation effect of heavy metal tolerant and plant growth promoting rhizobacteria for rhizoremediation. *International Journal of Environmental Science and Technology*, vol. 21 (2), pp. 1419–1434. ISSN 1735-1472, 1735-2630. doi : 10.1007/s13762-023-05078-2. URL : https://link.springer.com/10.1007/s13762-023-05078-2. (*citée aux pp.* 163, 221 *and* 303)

Leng, F., Zhang, K., Hu, S., Li, S., Yu, C., et Wang, Y. (2023). Exopolysaccharides of Serratia fonticola CPSE11 can alleviate the toxic effect of Cd2+ on Codonopsis pilosula. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 30 (33), pp. 80378–80392. ISSN 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-023-28145-0. URL : https://link.springer.com/10.1007/s11356-023-28145-0. (*citée aux pp.* 217 *and* 301)

Leung, W.C., Chua, H., et Lo, W. (2001). Biosorption of Heavy Metals by Bacteria Isolated from Activated Sludge. vol. 91–93 (1–9), pp. 171–184. ISSN 0273-2289. doi : 10.1385/abab:91-93:1-9:171. (*citée à la p.* 227)

L'Huillier, L., Jaffré, T., et Wulff, A. (2010). *Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie : les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*. Éd. IAC. ISBN 978-2-9523950-8-3. (*citée aux pp.* 6, 196 *and* 197)

Li, C., Yu, Y., Fang, A., Feng, D., Du, M., Tang, A., Chen, S., et Li, A. (2022a). Insight into biosorption of heavy metals by extracellular polymer substances and the improvement of the efficacy : a review. vol. 75 (5), pp. 1064–1073. ISSN 0266-8254. doi : 10.1111/lam.13563. (*citée à la p.* 229)

Li, C., Zhou, K., Qin, W., Tian, C., Qi, M., Yan, X., et Han, W. (2019). A Review on Heavy Metals Contamination in Soil : Effects, Sources, and Remediation Techniques. *Soil and Sediment Contamination : An International Journal*, vol. 28 (4), pp. 380–394. ISSN 1549-7887. doi : 10.1080/15320383.2019.1592108. (*citée aux pp.* 294 *and* 302)

Li, H., Liu, Y., Qin, H., Lin, X., Tang, D., Wu, Z., Luo, W., Shen, Y., Dong, F., Wang, Y., Feng, T., Wang, L., Li, L., Chen, D., Zhang, Y., Murray, J.D., Chao, D., Chong, K., Cheng, Z., et Meng, Z. (2020). A rice chloroplast-localized ABC transporter ARG1 modulates cobalt and nickel homeostasis and contributes to photosynthetic capacity. *New Phytologist*, vol. 228 (1), pp. 163–178. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.16708. (*citée à la p.* 56)

Li, Q., Wang, Y., Li, Y., Li, L., Tang, M., Hu, W., Chen, L., et Ai, S. (2022b). Speciation of heavy metals in soils and their immobilization at micro-scale interfaces among diverse soil components. *Science of The Total Environment*, vol. 825, p. 153862. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2022.153862. (*citée aux pp.* 25, 28, 29 *and* 92)

Li, S., Lu, S., Wang, J., Chen, Z., Zhang, Y., Duan, J., Liu, P., Wang, X., et Guo, J. (2023a). Responses of Physiological, Morphological and Anatomical Traits to Abiotic Stress in Woody Plants. *Forests*, vol. 14 (9), p. 1784. ISSN 1999-4907. doi : 10.3390/f14091784. (*citée à la p.* 69)

Li, X., Xiao, Q., Shao, Q., Li, X., Kong, J., Liu, L., Zhao, Z., et Li, R. (2023b). Adsorption of Cd (II) by a novel living and non-living Cupriavidus necator GX_5 : optimization, equilibrium and kinetic studies. *BMC Chemistry*, vol. 17 (1), p. 54. ISSN 2661-801X. doi : 10.1186/s13065-023-00977-4. URL : https://bmcchem.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13065-023-00977-4. (*citée à la p.* 294)

Li, Z.G. (2022). Role of methylglyoxal and its detoxification system in plant thermotolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 44 (7). ISSN 1861-1664. doi : 10.1007/s11738-022-03407-5. (*citée à la p.* 62)

Liang, Y., Sun, W., Zhu, Y.G., et Christie, P. (2007). Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants : A review. *Environmental Pollution*, vol. 147 (2), pp. 422–428. ISSN 0269-7491. doi : 10.1016/j.envpol.2006.06.008. (*citée à la p.* 20)

Likar, M. et Regvar, M. (2013). Isolates of dark septate endophytes reduce metal uptake and improve physiology of Salix caprea L. vol. 370 (1–2), pp. 593–604. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-013-1656-6. (*citée à la p.* 171)

Liu, C., Cui, Y., Li, X., et Yao, M. (2020a). microeco : an R package for data mining in microbial community ecology. vol. 97 (2). ISSN 1574-6941. doi : 10.1093/femsec/fiaa255. (*citée aux pp.* 146 *and* 176)

Liu, C., Dai, Z., Cui, M., Lu, W., et Sun, H. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate boron toxicity in Puccinellia tenuiflora under the combined stresses of salt and drought. vol. 240, pp. 557–565. ISSN 0269-7491. doi : 10.1016/j.envpol.2018.04.138. (*citée à la p.* 243)

Liu, M. et Lu, S. (2016). Plastoquinone and Ubiquinone in Plants : Biosynthesis, Physiological Function and Metabolic Engineering. vol. 7. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2016.01898. (*citée à la p.* 180)

Liu, X., Fu, J.W., Guan, D.X., Cao, Y., Luo, J., Rathinasabapathi, B., Chen, Y., et Ma, L.Q. (2016). Arsenic Induced Phytate Exudation, and Promoted $FeAsO_4$ Dissolution and Plant Growth in As-Hyperaccumulator *Pteris vittata*. *Environmental Science & Technology*, vol. 50 (17), pp. 9070–9077. ISSN 1520-5851. doi : 10.1021/acs.est.6b00668. (*citée à la p.* 48)

Liu, X., Mei, S., et Salles, J.F. (2023). Inoculated microbial consortia perform better than single strains in living soil : A meta-analysis. vol. 190, p. 105011. ISSN 0929-1393. doi : 10.1016/j.apsoil.2023.105011. (*citée aux pp.* 91 *and* 141)

Liu, Y., Bellich, B., Hug, S., Eberl, L., Cescutti, P., et Pessi, G. (2020b). The Exopolysaccharide Cepacian Plays a Role in the Establishment of the Paraburkholderia phymatum – Phaseolus vulgaris Symbiosis. *Frontiers in Microbiology*, vol. 11, p. 1600. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2020.01600. URL : https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2020.01600/full. (*citée à la p.* 218)

Llamas, A., Ullrich, C.I., et Sanz, A. (2008). Ni2+ toxicity in rice : Effect on membrane functionality and plant water content. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 46 (10), pp. 905–910. ISSN 0981-9428. doi : 10.1016/j.plaphy.2008.05.006. (*citée à la p.* 25)

Lopez, S. (2018). *Déterminisme de la diversité bactérienne rhizosphérique des hyperaccumulateurs de nickel*. PhD Thesis, Université de Lorraine. URL : http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm. (*citée aux pp.* 202, 249 *and* 250)

Lopez, S., Goux, X., Echevarria, G., Calusinska, M., Morel, J.L., et Benizri, E. (2019). Community diversity and potential functions of rhizosphere-associated bacteria of nickel hyperaccumulators found in Albania. vol. 654, pp. 237–249. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2018.11.056. (*citée aux pp.* 164 *and* 272)

Losfeld, G., L'Huillier, L., Fogliani, B., Jaffré, T., et Grison, C. (2015a). Mining in New Caledonia : environmental stakes and restoration opportunities. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22 (8), pp. 5592–5607. ISSN 0944-1344, 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-014-3358-x. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11356-014-3358-x. (*citée aux pp.* 96, 104, 105 *and* 233)

Losfeld, G., Mathieu, R., L'Huillier, L., Fogliani, B., Jaffré, T., et Grison, C. (2015b). Phytoextraction from mine spoils : insights from New Caledonia. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22 (8), pp. 5608–5619. ISSN 0944-1344, 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-014-3866-8. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11356-014-3866-8. (*citée aux pp.* 6, 111, 196, 214 *and* 233)

Louca, S. et Doebeli, M. (2017). Efficient comparative phylogenetics on large trees. vol. 34 (6), pp. 1053–1055. ISSN 1367-4811. doi : 10.1093/bioinformatics/btx701. (*citée à la p.* 178)

Lu, Q., Weng, Y., You, Y., Xu, Q., Li, H., Li, Y., Liu, H., et Du, S. (2020). Inoculation with abscisic acid (ABA)-catabolizing bacteria can improve phytoextraction of heavy metal in contaminated soil. *Environmental Pollution*, vol. 257, p. 113497. ISSN 02697491. doi : 10.1016/j.envpol.2019.113497. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749119342071. (*citée à la p.* 300)

Luo, S., Calderón-Urrea, A., YU, J., Liao, W., Xie, J., Lv, J., Feng, Z., et Tang, Z. (2020). The role of hydrogen sulfide in plant alleviates heavy metal stress. *Plant and Soil*, vol. 449 (1–2), pp. 1–10. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-020-04471-x. (*citée aux pp.* 64 *and* 65)

Ly, S.N., Echevarria, G., Aarts, M.G.M., Ouvrard, S., et van der Ent, A. (2024). Physiological responses of the nickel hyperaccumulator Bornmuellera emarginata under varying nickel dose levels and pH in hydroponics. *Plant and Soil*, vol. 507 (1–2), pp. 939–951. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-024-06777-6. (*citée à la p.* 45)

Ma, J.F. (2004). Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, vol. 50 (1), pp. 11–18. ISSN 1747-0765. doi : 10.1080/00380768.2004.10408447. (*citée à la p.* 20)

Madhaiyan, M., Poonguzhali, S., et Sa, T. (2007). Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (Lycopersicon esculentum L.). vol. 69 (2), pp. 220–228. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2007.04.017. (*citée aux pp.* 163, 168, 172 *and* 238)

Maestri, E., Marmiroli, M., Visioli, G., et Marmiroli, N. (2010). Metal tolerance and hyperaccumulation : Costs and trade-offs between traits and environment. vol. 68 (1), pp. 1–13. ISSN 0098-8472. doi : 10.1016/j.envexpbot.2009.10.011. (*citée à la p.* 37)

Maison de la Nouvelle-Calédonie (2016). *Le nickel en Nouvelle-Calédonie*. Maison de la Nouvelle-Calédonie, Paris. URL : https://www.mncparis.fr/uploads/Nickel_MNC.pdf. Coordination éditoriale : Horizon Pacifique. Conception graphique : atalante-paris.fr. (*citée à la p.* 102)

Manara, A., Fasani, E., Furini, A., et DalCorso, G. (2020). Evolution of the metal hyperaccumulation and hypertolerance traits. *Plant, Cell & Environment*, vol. 43 (12), pp. 2969–2986. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/pce.13821. (*citée aux pp.* 34, 37 *and* 40)

Mangiafico, S. (2016). rcompanion : Functions to Support Extension Education Program Evaluation. doi : 10.32614/cran.package.rcompanion. (*citée à la p.* 146)

Manulis, S., Shafrir, H., Epstein, E., Lichter, A., et Barash, I. (1994). Biosynthesis of indole-3-acetic acid via the indole-3-acetamide pathway in Streptomyces spp. vol. 140 (5), pp. 1045–1050. ISSN 1465-2080. doi : 10.1099/13500872-140-5-1045. (*citée à la p.* 80)

Mao, W., Wu, Y., Li, Q., Xiang, Y., Tang, W., Hu, H., Ji, X., et Li, H. (2024). Seed endophytes and rhizosphere microbiome of Imperata cylindrica, a pioneer plant of abandoned mine lands. vol. 15. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2024.1415329. (*citée aux pp.* 165, 272 *and* 273)

Marchesi, J.R. et Ravel, J. (2015). The vocabulary of microbiome research : a proposal. *Microbiome*, vol. 3 (1). ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-015-0094-5. (*citée aux pp.* 69 *and* 71)

Mari, S., Gendre, D., Pianelli, K., Ouerdane, L., Lobinski, R., Briat, J.F., Lebrun, M., et Czernic, P. (2006). Root-to-shoot long-distance circulation of nicotianamine and nicotianamine-nickel chelates in the metal hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *Journal of Experimental Botany*, vol. 57 (15), pp. 4111–4122. ISSN 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erl184. (*citée aux pp.* 53 *and* 54)

Marrero, J., Diaz, A., Valle, A., Cantero, D., Gómez, J.M., et Coto, O. (2009). Nickel and Cobalt Removal Capacities of Native Metal-Resistant Bacteria. *Advanced Materials Research*, vol. 71-73, pp. 617–620. ISSN 1662-8985. doi : 10.4028/www.scientific.net/AMR.71-73.617. URL : https://www.scientific.net/AMR.71-73.617. (*citée aux pp.* 218 *and* 301)

Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. vol. 17 (1), p. 10. ISSN 2226-6089. doi : 10.14806/ej.17.1.200. (*citée à la p.* 145)

Martínez-Soto, D., Yu, H., Allen, K.S., et Ma, L.J. (2023). Differential Colonization of the Plant Vasculature Between Endophytic Versus Pathogenic Fusarium oxysporum Strains. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, vol. 36 (1), pp. 4–13. ISSN 1943-7706. doi : 10.1094/mpmi-08-22-0166-sc. (*citée à la p.* 77)

Maslova, T.G., Markovskaya, E.F., et Slemnev, N.N. (2021). Functions of Carotenoids in Leaves of Higher Plants (Review). vol. 11 (5), pp. 476–487. ISSN 2079-0872. doi : 10.1134/s2079086421050078. (*citée à la p.* 180)

Mathivanan, K., Chandirika, J.U., Vinothkanna, A., Yin, H., Liu, X., et Meng, D. (2021). Bacterial adaptive strategies to cope with metal toxicity in the contaminated environment – A review. vol. 226, p. 112863. ISSN 0147-6513. doi : 10.1016/j.ecoenv.2021.112863. (*citée à la p.* 141)

Matoh, T. (1997). Boron in Plant Cell Walls. *Plant and Soil*, vol. 193 (1-2), pp. 59–70. doi : 10.1023/A:1004207824251. URL : https://doi.org/10.1023/A:1004207824251. (*citée à la p.* 21)

McBride, M.B. (1989). *Reactions Controlling Heavy Metal Solubility in Soils*, pp. 1–56. Springer New York. ISBN 9781461228202. doi : 10.1007/978-1-4613-8847-0_1. (*citée aux pp.* 29 *and* 30)

McLaren, M.R. et Callahan, B.J. (2021). Silva 138.1 prokaryotic SSU taxonomic training data formatted for DADA2. doi : 10.5281/ZENODO.4587955. (*citée à la p.* 145)

Meers, E., Van Slycken, S., Adriaensen, K., Ruttens, A., Vangronsveld, J., Du Laing, G., Witters, N., Thewys, T., et Tack, F. (2010). The use of bio-energy crops (Zea mays) for 'phytoattenuation' of heavy metals on moderately contaminated soils : A field experiment. *Chemosphere*, vol. 78 (1), pp. 35–41. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2009.08.015. (*citée à la p.* 93)

Mengoni, A., Schat, H., et Vangronsveld, J. (2009). Plants as extreme environments? Ni-resistant bacteria and Ni-hyperaccumulators of serpentine flora. *Plant and Soil*, vol. 331 (1-2), pp. 5–16. ISSN 0032-079X, 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-009-0242-4. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11104-009-0242-4. (*citée aux pp.* 195, 215 *and* 233)

Mercky, S. (1998). *Rhizobacteries natives de nouvelle-caledonie, promotrices de la croissance des plantes : application a la problematique de la rhehabilitation des sites miniers degrades et du maintien de la fertilite des iles coraliennes*. Ph.D. thesis. URL : http://www.theses.fr/1998PACI0018. Thèse de doctorat dirigée par Pineau, René Biologie et agronomie Pacifique 1998. (*citée à la p.* 101)

Merlot, S., Hannibal, L., Martins, S., Martinelli, L., Amir, H., Lebrun, M., et Thomine, S. (2014). The metal transporter PgIREG1 from the hyperaccumulator Psychotria gabriellae is a candidate gene for nickel tolerance and accumulation. *Journal of Experimental Botany*, vol. 65 (6), pp. 1551–1564. ISSN 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/eru025. (*citée aux pp.* 6, 45, 53, 57, 120 *and* 234)

Merlot, S.c. (2013). Diversité et Génomique de l'hyperAccumulation du Nickel chez les plantes (Projet ANR-13-ADAP-0004, « EvoMetoNicks »). URL : https://anr.fr/Projet-ANR-13-ADAP-0004. Durée : 42 mois, aide de 369 772 €, partenaires : IAC, WUR, ISV, LIVE-UNC. (*citée à la p.* 121)

Mesjasz-Przybyłowicz, J., Balkwill, K., Przybyłowicz, W., et Annegarn, H. (1994). Proton microprobe and X-ray fluorescence investigations of nickel distribution in serpentine flora from South Africa. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B : Beam Interactions with Materials and Atoms*, vol. 89 (1–4), pp. 208–212. ISSN 0168-583X. doi : 10.1016/0168-583x(94)95174-8. (*citée à la p.* 51)

Mesjasz-Przybyłowicz, J., Przybylowicz, W., Barnabas, A., et van der Ent, A. (2015). Extreme nickel hyperaccumulation in the vascular tracts of the tree Phyllanthus balgooyi from Borneo. *New Phytologist*, vol. 209 (4), pp. 1513–1526. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.13712. (*citée aux pp.* 45 *and* 51)

Mesjasz-Przybyłowicz, J., Przybylowicz, W., et Pineda, C. (2001a). Nuclear microprobe studies of elemental distribution in apical leaves of the Ni hyperaccumulator Berkheya coddii. *South African Journal of Science*, vol. 97 (11), pp. 591–593. doi : 10.10520/EJC97238. URL : https://journals.co.za/doi/abs/10.10520/EJC97238. (*citée à la p.* 51)

Mesjasz-Przybyłowicz, J., Przybylowicz, W.J., Rama, D.B.K., et Pineda, C.A. (2001b). Elemental distribution in *Senecio anomalochrous*, a Ni hyperaccumulator from South Africa. *South African Journal of Science*, vol. 97 (11/12), pp. 593–595. Published via Sabinet Online. (*citée à la p.* 51)

Meyer, F.K. (1973). Conspectus der „Thlaspi"-Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. *Feddes Repertorium*, vol. 84 (5–6), pp. 449–469. ISSN 1522-239X. doi : 10.1002/fedr.4910840503. (*citée à la p.* 43)

Mikiciuk, G., Miller, T., Kisiel, A., Cembrowska-Lech, D., Mikiciuk, M., Łobodzińska, A., et Bokszczanin, K. (2024). Harnessing Beneficial Microbes for Drought Tolerance : A Review of Ecological and Agricultural Innovations. vol. 14 (12), p. 2228. ISSN 2077-0472. doi : 10.3390/agriculture14122228. (*citée à la p.* 85)

Miller, A.J. (2014). Plant Mineral Nutrition. doi : 10.1002/9780470015902.a0023717. (*citée aux pp.* 19, 20 *and* 21)

Milner, M.J., Seamon, J., Craft, E., et Kochian, L.V. (2012). Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, vol. 64 (1), pp. 369–381. ISSN 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/ers315. (*citée à la p.* 55)

Minguzzi, C. et Vergnano, O. (1948). Il contenuto di nichel nelle ceneri di *Alyssum bertolonii*. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali*, vol. 55, pp. 49–74. (*citée à la p.* 38)

Mir, M.A., Sirhindi, G., Alyemeni, M.N., Alam, P., et Ahmad, P. (2018). Jasmonic Acid Improves Growth Performance of Soybean Under Nickel Toxicity By Regulating Nickel Uptake, Redox Balance, and Oxidative Stress Metabolism. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 37 (4), pp. 1195–1209. ISSN 1435-8107. doi : 10.1007/s00344-018-9814-y. (*citée à la p.* 61)

Mirarab, S., Nguyen, N., et Warnow, T. (2011). SEPP : SATé-Enabled Phylogenetic Placement. In *Biocomputing 2012*. WORLD SCIENTIFIC. doi : 10.1142/9789814366496_0024. (*citée à la p.* 178)

Mizuno, T., Usui, K., Horie, K., Nosaka, S., Mizuno, N., et Obata, H. (2005). Cloning of three ZIP/Nramp transporter genes from a Ni hyperaccumulator plant Thlaspi japonicum and their Ni2+-transport abilities. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 43 (8), pp. 793–801. ISSN 0981-9428. doi : 10.1016/j.plaphy.2005.07.006. (*citée à la p.* 55)

Mišljenović, T., Jakovljević, K., Brueckner, D., et van der Ent, A. (2024). Synchrotron μXRF imaging reveals elemental distribution in the nickel hyperaccumulator *Odontarrhena muralis* (Brassicaceae) from Serbia. *Ecological Research*, vol. 39 (4), pp. 605–610. ISSN 1440-1703. doi : 10.1111/1440-1703.12451. (*citée aux pp.* 43, 44 *and* 51)

Mohammadian, E., Babai Ahari, A., Arzanlou, M., Oustan, S., et Khazaei, S.H. (2017). Tolerance to heavy metals in filamentous fungi isolated from contaminated mining soils in the Zanjan Province, Iran. *Chemosphere*, vol. 185, pp. 290–296. ISSN 00456535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2017.07.022. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0045653517310652. (*citée aux pp.* 305, 307 *and* 308)

Mohammed, Y.M.M. et Khedr, Y.I. (2021). Applications of *Fusarium solani* YMM20 in bioremediation of heavy metals via enhancing extracellular green synthesis of nanoparticles. *Water Environment Research*, vol. 93 (9), pp. 1600–1607. ISSN 1061-4303, 1554-7531. doi : 10.1002/wer.1542. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/wer.1542. (*citée aux pp.* 169 *and* 306)

Mondal, P., Datta, B., et Chaudhuri, S. (2019). A highly heavy metal tolerant Fusarium solani with efficient bioaccumulation potentiality from contaminated soil. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*, vol. 7 (6), pp. 579–586. ISSN 2320-8694. doi : 10.18006/2019.7(6).579.586. URL : http://jebas.org/uploads/332_pdf.pdf. (*citée aux pp.* 169 *and* 306)

Montargès-Pelletier, E., Chardot, V., Echevarria, G., Michot, L.J., Bauer, A., et Morel, J.L. (2008). Identification of nickel chelators in three hyperaccumulating plants : An X-ray spectroscopic study. *Phytochemistry*, vol. 69 (8), pp. 1695–1709. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/j.phytochem.2008.02.009. (*citée à la p.* 53)

Montaser, D.A., Easa, S.M., Mansour, M.M.A., et Mohamed, S.S. (2022). The Efficiency of some Locally Isolated Fungi on Removing Pb, Cd, Cr and Ni and their Mixture from Wastewater E-mail. Tech. rep. Issue : 2 Publication Title : Egyptian Journal of Pure and Applied Science Volume : 60. (*citée aux pp.* 169 *and* 170)

Morat, P. (1993). Our Knowledge of the Flora of New Caledonia : Endemism and Diversity in Relation to Vegetation Types and Substrates. vol. 1 (3/4), p. 72. ISSN 0967-9952. doi : 10.2307/2999750. (*citée à la p.* 100)

Mosse, B. (1962). The Establishment of Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza under Aseptic Conditions. *Journal of General Microbiology*, vol. 27 (3), pp. 509–520. ISSN 0022-1287. doi : 10.1099/00221287-27-3-509. URL : https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/micro/10.1099/00221287-27-3-509. (*citée aux pp.* 144 *and* 200)

Moya, J.L., Ros, R., et Picazo, I. (1993). Influence of cadmium and nickel on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution in rice plants. *Photosynthesis Research*, vol. 36 (2), pp. 75–80. ISSN 1573-5079. doi : 10.1007/bf00016271. (*citée à la p.* 25)

Moënne-Loccoz, Y., Mavingui, P., Combes, C., Normand, P., et Steinberg, C. (2014). *Microorganisms and Biotic Interactions*, pp. 395–444. Springer Netherlands. ISBN 9789401791182. doi : 10.1007/978-94-017-9118-2_11. (*citée à la p.* 83)

Muangham, S., Pathom-aree, W., et Duangmal, K. (2015). Melanogenic actinomycetes from rhizosphere soil — antagonistic activity against *Xanthomonas oryzae* and plant-growth-promoting traits. *Canadian Journal of Microbiology*, vol. 61 (2), pp. 164–170. ISSN 0008-4166, 1480-3275. doi : 10.1139/cjm-2014-0645. URL : http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjm-2014-0645. (*citée à la p.* 304)

Muhammad, M., Wahab, A., Waheed, A., Mohamed, H.I., Hakeem, K.R., Li, L., et Li, W.J. (2024). Harnessing bacterial endophytes for environmental resilience and agricultural sustainability. *Journal of Environmental Management*, vol. 368, p. 122201. ISSN 03014797. doi : 10.1016/j.jenvman.2024.122201. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S030147972402187X. (*citée à la p.* 216)

Mukherjee, D., Pramanik, K., Mandal, S., et Mandal, N.C. (2022). Augmented growth of Cd-stressed rice seedlings with the application of phytostimulating, root-colonizing, Cd-tolerant, leaf-endophytic fungi Colletotrichum spp. isolated from Eupatorium triplinerve. *Journal of Hazardous Materials*, vol. 438, p. 129508. ISSN 03043894. doi : 10.1016/j.jhazmat.2022.129508. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304389422013012. (*citée aux pp.* 168, 170, 220 *and* 305)

Myers, N. (1988). Threatened biotas : “Hot spots” in tropical forests. vol. 8 (3), pp. 187–208. ISSN 1573-2991. doi : 10.1007/bf02240252. (*citée à la p.* 5)

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., et Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, vol. 403 (6772), pp. 853–858. ISSN 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/35002501. URL : https://www.nature.com/articles/35002501. (*citée aux pp.* 98, 101 *and* 196)

Nadeem, S.M., Ahmad, M., Zahir, Z.A., et Kharal, M.A. (2016). *Role of Phytohormones in Stress Tolerance of Plants*, pp. 385–421. Springer International Publishing. ISBN 9783319295732. doi : 10.1007/978-3-319-29573-2_17. (*citée aux pp.* 61 *and* 79)

Nag, P., Shriti, S., et Das, S. (2020). Microbiological strategies for enhancing biological nitrogen fixation in nonlegumes. *Journal of Applied Microbiology*, vol. 129 (2), pp. 186–198. ISSN 1364-5072, 1365-2672. doi : 10.1111/jam.14557. URL : https://academic.oup.com/jambio/article/129/2/186/6714952. (*citée à la p.* 216)

Nakagami, H., Pitzschke, A., et Hirt, H. (2005). Emerging MAP kinase pathways in plant stress signalling. *Trends in Plant Science*, vol. 10 (7), pp. 339–346. ISSN 1360-1385. doi : 10.1016/j.tplants.2005.05.009. (*citée à la p.* 58)

Nautiyal, C. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, vol. 170 (1), pp. 265–270. ISSN 03781097, 15746968. doi : 10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x. URL : https://academic.oup.com/femsle/article-lookup/doi/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x. (*citée aux pp.* 203, 204 *and* 286)

Nazari, M. (2021). Plant mucilage components and their functions in the rhizosphere. *Rhizosphere*, vol. 18, p. 100344. ISSN 2452-2198. doi : 10.1016/j.rhisph.2021.100344. (*citée à la p.* 46)

Newman, M.A., Sundelin, T., Nielsen, J.T., et Erbs, G. (2013). MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Frontiers in Plant Science*, vol. 4. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2013.00139. (*citée à la p.* 76)

Newton, G.L., Buchmeier, N., et Fahey, R.C. (2008). Biosynthesis and Functions of Mycothiol, the Unique Protective Thiol of Actinobacteria. vol. 72 (3), pp. 471–494. ISSN 1098-5557. doi : 10.1128/mmbr.00008-08. (*citée à la p.* 180)

Ngouana W., B.F. et Kalinichev, A.G. (2014). Structural Arrangements of Isomorphic Substitutions in Smectites : Molecular Simulation of the Swelling Properties, Interlayer Structure, and Dynamics of Hydrated Cs–Montmorillonite Revisited with New Clay Models. *The Journal of Physical Chemistry C*, vol. 118 (24), pp. 12758–12773. ISSN 1932-7455. doi : 10.1021/jp500538z. (*citée à la p.* 29)

Nguyen, N.H., Song, Z., Bates, S.T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J.S., et Kennedy, P.G. (2016). FUNGuild : An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. vol. 20, pp. 241–248. ISSN 1754-5048. doi : 10.1016/j.funeco.2015.06.006. (*citée aux pp.* 175, 176, 177 *and* 240)

Nisa, H., Kamili, A.N., Nawchoo, I.A., Shafi, S., Shameem, N., et Bandh, S.A. (2015). Fungal endophytes as prolific source of phytochemicals and other bioactive natural products : A review. *Microbial Pathogenesis*, vol. 82, pp. 50–59. ISSN 0882-4010. doi : 10.1016/j.micpath.2015.04.001. (*citée à la p.* 73)

Nishida, S., Kato, A., Tsuzuki, C., Yoshida, J., et Mizuno, T. (2015). Induction of Nickel Accumulation in Response to Zinc Deficiency in Arabidopsis thaliana. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 16 (5), pp. 9420–9430. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms16059420. (*citée aux pp.* 52 *and* 55)

Nishida, S., Mizuno, T., et Obata, H. (2008). Involvement of histidine-rich domain of ZIP family transporter TjZNT1 in metal ion specificity. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 46 (5–6), pp. 601–606. ISSN 0981-9428. doi : 10.1016/j.plaphy.2008.02.011. (*citée à la p.* 55)

Nishida, S., Morinaga, Y., Obata, H., et Mizuno, T. (2011a). Identification of the N-terminal region of TjZNT2, a Zrt/Irt-like protein family metal transporter, as a novel functional region involved in metal ion selectivity. *The FEBS Journal*, vol. 278 (5), pp. 851–858. ISSN 1742-4658. doi : 10.1111/j.1742-4658.2011.08003.x. (*citée à la p.* 55)

Nishida, S., Tsuzuki, C., Kato, A., Aisu, A., Yoshida, J., et Mizuno, T. (2011b). AtIRT1, the Primary Iron Uptake Transporter in the Root, Mediates Excess Nickel Accumulation in Arabidopsis thaliana. vol. 52 (8), pp. 1433–1442. ISSN 1471-9053. doi : 10.1093/pcp/pcr089. (*citée à la p.* 52)

Noorifar, N., Savoian, M.S., Ram, A., Lukito, Y., Hassing, B., Weikert, T.W., Moerschbacher, B.M., et Scott, B. (2021). Chitin Deacetylases Are Required for Epichloë festucae Endophytic Cell Wall Remodeling During Establishment of a Mutualistic Symbiotic Interaction with Lolium perenne. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, vol. 34 (10), pp. 1181–1192. ISSN 1943-7706. doi : 10.1094/mpmi-12-20-0347-r. (*citée à la p.* 77)

Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., Martino, C., McGlinn, D., Ouellette, M.H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C.J., et Weedon, J. (2001). vegan : Community Ecology Package. doi : 10.32614/cran.package.vegan. (*citée à la p.* 146)

Oladipo, O.G., Awotoye, O.O., Olayinka, A., Bezuidenhout, C.C., et Maboeta, M.S. (2018). Heavy metal tolerance traits of filamentous fungi isolated from gold and gemstone mining sites. *Brazilian Journal of Microbiology*, vol. 49 (1), pp. 29–37. ISSN 15178382. doi : 10.1016/j.bjm.2017.06.003. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1517838216306840. (*citée à la p.* 219)

Omokhagbor Adams, G., Tawari Fufeyin, P., Eruke Okoro, S., et Ehinomen, I. (2020). Bioremediation, Biostimulation and Bioaugmention : A Review. vol. 3 (1), pp. 28–39. ISSN 2333-8628. doi : 10.12691/ijebb-3-1-5. (*citée aux pp.* 94 *and* 95)

Oomen, R.J.F.J., Wu, J., Lelièvre, F., Blanchet, S., Richaud, P., Barbier-Brygoo, H., Aarts, M.G.M., et Thomine, S. (2008). Functional characterization of NRAMP3 and NRAMP4 from the metal hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *New Phytologist*, vol. 181 (3), pp. 637–650. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02694.x. (*citée à la p.* 55)

Opdenakker, K., Remans, T., Vangronsveld, J., et Cuypers, A. (2012). Mitogen-Activated Protein (MAP) Kinases in Plant Metal Stress : Regulation and Responses in Comparison to Other Biotic and Abiotic Stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 13 (6), pp. 7828–7853. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms13067828. (*citée à la p.* 59)

Orr, H.A. (2009). Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics*, vol. 10 (8), pp. 531–539. ISSN 1471-0064. doi : 10.1038/nrg2603. (*citée à la p.* 69)

Oubohssaine, M., Dahmani, I., Sbabou, L., Bruneel, O., et Aurag, J. (2022). The rhizosphere of Sulla spinosissima growing in abandoned mining soils is a reservoir of heavy metals tolerant plant growth-promoting rhizobacteria. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, vol. 39, p. 102236. ISSN 18788181. doi : 10.1016/j.bcab.2021.102236. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1878818121003327. (*citée aux pp.* 291, 297, 299 *and* 303)

Ozfidan-Konakci, C., Elbasan, F., Arikan, B., Alp, F.N., Yildiztugay, E., Keles, R., et Kucukoduk, M. (2022). Exfoliar applied extremolyte ectoine improves water management, photosystem, antioxidant system and redox homeostasis in Zea mays under cadmium toxicity. vol. 147, pp. 130–141. ISSN 0254-6299. doi : 10.1016/j.sajb.2021.12.030. (*citée à la p.* 181)

Põlme, S., Abarenkov, K., Nilsson, R.H., Lindahl, B.D., Clemmensen, K.E., Kauserud, H., Nguyen, N., Kjøller, R., Bates, S.T., Baldrian, P., Frøslev, T.G., Adojaan, K., Vizzini, A., Suija, A., Pfister, D., Baral, H.O., Järv, H., Madrid, H., Nordén, J., Liu, J.K., Pawlowska, J., Põldmaa, K., Pärtel, K., Runnel, K., Hansen, K., Larsson, K.H., Hyde, K.D., Sandoval-Denis, M., Smith, M.E., Toome-Heller, M., Wijayawardene, N.N., Menolli, N., Reynolds, N.K., Drenkhan, R., Maharachchikumbura, S.S.N., Gibertoni, T.B., Læssøe, T., Davis, W., Tokarev, Y., Corrales, A., Soares, A.M., Agan, A., Machado, A.R., Argüelles-Moyao, A., Detheridge, A., de Meiras-Ottoni, A., Verbeken, A., Dutta, A.K., Cui, B.K., Pradeep, C.K., Marín, C., Stanton, D., Gohar, D., Wanasinghe, D.N., Otsing, E., Aslani, F., Griffith, G.W., Lumbsch, T.H., Grossart, H.P., Masigol, H., Timling, I., Hiiesalu, I., Oja, J., Kupagme, J.Y., Geml, J., Alvarez-Manjarrez, J., Ilves, K., Loit, K., Adamson, K., Nara, K., Küngas, K., Rojas-Jimenez, K., Bitenieks, K., Irinyi, L., Nagy, L.G., Soonvald, L., Zhou, L.W., Wagner, L., Aime, M.C., Öpik, M., Mujica, M.I., Metsoja, M., Ryberg, M., Vasar, M., Murata, M., Nelsen, M.P., Cleary, M., Samarakoon, M.C., Doilom, M., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Dulya, O., Johnston, P., Kohout, P., Chen, Q., Tian, Q., Nandi, R., Amiri, R., Perera, R.H., dos Santos Chikowski, R., Mendes-Alvarenga, R.L., Garibay-Orijel, R., Gielen, R., Phookamsak, R., Jayawardena, R.S., Rahimlou, S., Karunarathna, S.C., Tibpromma, S., Brown, S.P., Sepp, S.K., Mundra, S., Luo, Z.H., Bose, T., Vahter, T., Netherway, T., Yang, T., May, T., Varga, T., Li, W., Coimbra, V.R.M., de Oliveira, V.R.T., de Lima, V.X., Mikryukov, V.S., Lu, Y., Matsuda, Y., Miyamoto, Y., Köljalg, U., et Tedersoo, L. (2020). FungalTraits : a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. vol. 105 (1), pp. 1–16. ISSN 1878-9129. doi : 10.1007/s13225-020-00466-2. (*citée à la p.* 177)

Pachaiappan, R., Cornejo-Ponce, L., Rajendran, R., Manavalan, K., Femilaa Rajan, V., et Awad, F. (2022). A review on biofiltration techniques : recent advancements in the removal of volatile organic compounds and heavy metals in the treatment of polluted water. vol. 13 (4), pp. 8432–8477. ISSN 2165-5987. doi : 10.1080/21655979.2022.2050538. (*citée aux pp.* 94 *and* 95)

Pagnucco, G., Overfield, D., Chamlee, Y., Shuler, C., Kassem, A., Opara, S., Najaf, H., Abbas, L., Coutinho, O., Fortuna, A., Sulaiman, F., Farinas, J., Schittenhelm, R., Catalfano, B., Li, X., et Tiquia-Arashiro, S.M. (2023). Metal tolerance and biosorption capacities of bacterial strains isolated from an urban watershed. *Frontiers in Microbiology*, vol. 14, p. 1278886. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2023.1278886. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2023.1278886/full. (*citée à la p.* 302)

Pal, A. et Paul, A.K. (2022). 9 Serpentinophytes-associated microbiota : a review of applications in environmental biotechnology. In M. Shah (ed.), *Environmental Microbiology*, pp. 221–248. De Gruyter. ISBN 978-3-11-072722-7. doi : 10.1515/9783110727227-009. URL : https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9783110727227-009/html. (*citée aux pp.* 195, 196 *and* 214)

Pandey, A.K., Pandey, S.D., et Misra, V. (2000). Stability Constants of Metal–Humic Acid Complexes and Its Role in Environmental Detoxification. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 47 (2), pp. 195–200. ISSN 0147-6513. doi : 10.1006/eesa.2000.1947. (*citée à la p.* 30)

Pando, J.M., Karlinsey, J.E., Lara, J.C., Libby, S.J., et Fang, F.C. (2017). The Rcs-Regulated Colanic Acid Capsule Maintains Membrane Potential in Salmonella enterica serovar Typhimurium. vol. 8 (3). ISSN 2150-7511. doi : 10.1128/mbio.00808-17. (*citée à la p.* 180)

Park, M., Kim, C., Yang, J., Lee, H., Shin, W., Kim, S., et Sa, T. (2005). Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. *Microbiological Research*, vol. 160 (2), pp. 127–133. ISSN 09445013. doi : 10.1016/j.micres.2004.10.003. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0944501304001028. (*citée aux pp.* 202 *and* 286)

Park, Y.S. et Ryu, C.M. (2021). Understanding Plant Social Networking System : Avoiding Deleterious Microbiota but Calling Beneficials. vol. 22 (7), p. 3319. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms22073319. (*citée à la p.* 83)

Parmentier, J.B. (2023). Stage dans la prospection de gisements nickélifères en Nouvelle-Calédonie. Rapport de stage de Master 2, soutenu en septembre 2023. (*citée à la p.* 98)

Patel, R. et Patel, A. (2023). Nitrogen fixation in nonlegume plants and genomics of nitrogen-fixing nonrhizobium symbioses. In *The Chemical Dialogue Between Plants and Beneficial Microorganisms*, pp. 145–152. Elsevier. ISBN 978-0-323-91734-6. doi : 10.1016/B978-0-323-91734-6.00017-X. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978032391734600017X. (*citée à la p.* 216)

Peiter, E., Montanini, B., Gobert, A., Pedas, P., Husted, S., Maathuis, F.J.M., Blaudez, D., Chalot, M., et Sanders, D. (2007). A secretory pathway-localized cation diffusion facilitator confers plant manganese tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 104 (20), pp. 8532–8537. ISSN 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.0609507104. (*citée à la p.* 50)

Peng, L., Shan, X., Yang, Y., Wang, Y., Druzhinina, I.S., Pan, X., Jin, W., He, X., Wang, X., Zhang, X., Martin, F.M., et Yuan, Z. (2021). Facultative symbiosis with a saprotrophic soil fungus promotes potassium uptake in American sweetgum trees. vol. 44 (8), pp. 2793–2809. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/pce.14053. (*citée à la p.* 171)

Peng, W.W., Kuang, M., Huang, Y.T., Li, M.F., Zheng, Y.T., Xu, L., Tan, J.B., Kang, F.H., Tan, H.B., et Zou, Z.X. (2022). Pseudocercones A-C, three new polyketide derivatives from the endophytic fungus Pseudocercospora sp. TSS-1. vol. 38 (7), pp. 1248–1255. ISSN 1478-6427. doi : 10.1080/14786419.2022.2138874. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Persans, M.W., Nieman, K., et Salt, D.E. (2001). Functional activity and role of cation-efflux family members in Ni hyperaccumulation in Thlaspi goesingense. vol. 98 (17), pp. 9995–10000. ISSN 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.171039798. (*citée à la p.* 53)

Persans, M.W., Yan, X., Patnoe, J.M.M., Krämer, U., et Salt, D.E. (1999). Molecular Dissection of the Role of Histidine in Nickel Hyperaccumulation in Thlaspi goesingense (Hálácsy). *Plant Physiology*, vol. 121 (4), pp. 1117–1126. ISSN 0032-0889. doi : 10.1104/pp.121.4.1117. (*citée à la p.* 54)

P.G., K., Kuruvilla, S., et Mathew, M. (2015). Functional characterization of a transition metal ion transporter, OsZIP6 from rice (Oryza sativa L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 97, pp. 165–174. ISSN 0981-9428. doi : 10.1016/j.plaphy.2015.10.005. (*citée aux pp.* 52 *and* 55)

Pikovskaya, R.I. (1948). Mobilization of Phosphorus in Soil Connection with the Vital Activity of Some Microbial Species. *Microbiology*, vol. 17, pp. 362–370. (*citée aux pp.* 203, 204 *and* 286)

Pillon, Y., Hopkins, H.C.F., Rigault, F., Jaffré, T., et Stacy, E.A. (2014). Cryptic adaptive radiation in tropical forest trees inNewCaledonia. vol. 202 (2), pp. 521–530. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.12677. (*citée aux pp.* 111 *and* 114)

Pillon, Y., Isnard, S., et Mattio, L. (2023). The vegetation on ultramafic rocks in New Caledonia. vol. 170 (3), pp. 333–337. ISSN 2381-8115. doi : 10.1080/23818107.2023.2234432. (*citée à la p.* 100)

Pillon, Y., Jaffré, T., Birnbaum, P., Bruy, D., Cluzel, D., Ducousso, M., Fogliani, B., Ibanez, T., Jourdan, H., Lagarde, L., Léopold, A., Munzinger, J., Pouteau, R., Read, J., et Isnard, S. (2020). Infertile landscapes on an old oceanic island : the biodiversity hotspot of New Caledonia. vol. 133 (2), pp. 317–341. ISSN 1095-8312. doi : 10.1093/biolinnean/blaa146. (*citée à la p.* 164)

Pollard, A.J., Reeves, R.D., et Baker, A.J. (2014). Facultative hyperaccumulation of heavy metals and metalloids. vol. 217–218, pp. 8–17. ISSN 0168-9452. doi : 10.1016/j.plantsci.2013.11.011. (*citée à la p.* 34)

Prajapati, A.V., Alreshidi, M.A., Dave, S.R., et Tipre, D.R. (2024). Mycosorption : A sustainable approach towards an emerging concern for removal of heavy metal(s) contaminant from aquatic systems. *Journal of Molecular Liquids*, vol. 394, p. 123712. ISSN 0167-7322. doi : 10.1016/j.molliq.2023.123712. (*citée aux pp.* 85, 86, 87, 88, 89 *and* 90)

Prasad, R., Shivay, Y., et Mandi, S. (2022). *Phytosiderophores and absorption of iron and other cations by plants*, pp. 385–399. Elsevier. ISBN 9780323857901. doi : 10.1016/b978-0-323-85790-1.00028-2. (*citée à la p.* 47)

Priyadarshanee, M. et Das, S. (2021). Biosorption and removal of toxic heavy metals by metal tolerating bacteria for bioremediation of metal contamination : A comprehensive review. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, vol. 9 (1), p. 104686. ISSN 2213-3437. doi : 10.1016/j.jece.2020.104686. (*citée à la p.* 8)

Priyadarshini, E., Priyadarshini, S.S., Cousins, B.G., et Pradhan, N. (2021). Metal-Fungus interaction : Review on cellular processes underlying heavy metal detoxification and synthesis of metal nanoparticles. *Chemosphere*, vol. 274, p. 129976. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2021.129976. (*citée aux pp.* 8, 30 *and* 141)

Pulford, I. (2003). Phytoremediation of heavy metal-contaminated land by trees—a review. *Environment International*, vol. 29 (4), pp. 529–540. ISSN 0160-4120. doi : 10.1016/s0160-4120(02)00152-6. (*citée à la p.* 93)

Purwadi, I., Erskine, P.D., Casey, L.W., et van der Ent, A. (2023). Recognition of trace element hyperaccumulation based on empirical datasets derived from XRF scanning of herbarium specimens. *Plant and Soil*, vol. 492 (1–2), pp. 429–438. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-023-06185-2. (*citée aux pp.* 36 *and* 37)

Pérez-Miranda, S., Cabirol, N., George-Téllez, R., Zamudio-Rivera, L., et Fernández, F. (2007). O-CAS, a fast and universal method for siderophore detection. *Journal of Microbiological Methods*, vol. 70 (1), pp. 127–131. ISSN 01677012. doi : 10.1016/j.mimet.2007.03.023. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167701207001315. (*citée aux pp.* 203, 204 *and* 286)

Pérez Silva, R.M., Ábalos Rodríguez, A., Gómez Montes De Oca, J.M., et Cantero Moreno, D. (2009). Biosorption of chromium, copper, manganese and zinc by Pseudomonas aeruginosa AT18 isolated from a site contaminated with petroleum. *Bioresource Technology*, vol. 100 (4), pp. 1533–1538. ISSN 09608524. doi : 10.1016/j.biortech.2008.06.057. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960852408005725. (*citée à la p.* 299)

Rahman, H., Sabreen, S., Alam, S., et Kawai, S. (2005). Effects of Nickel on Growth and Composition of Metal Micronutrients in Barley Plants Grown in Nutrient Solution. *Journal of Plant Nutrition*, vol. 28 (3), pp. 393–404. ISSN 1532-4087. doi : 10.1081/pln-200049149. (*citée aux pp.* 22 *and* 23)

Rajkumar, M., Sandhya, S., Prasad, M., et Freitas, H. (2012). Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnology Advances*, vol. 30 (6), pp. 1562–1574. ISSN 0734-9750. doi : 10.1016/j.biotechadv.2012.04.011. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0734975012000870. Publisher : Elsevier BV. (*citée aux pp.* 6 *and* 195)

Rajkumar, M., Vara Prasad, M.N., Freitas, H., et Ae, N. (2009). Biotechnological applications of serpentine soil bacteria for phytoremediation of trace metals. *Critical Reviews in Biotechnology*, vol. 29 (2), pp. 120–130. ISSN 0738-8551, 1549-7801. doi : 10.1080/07388550902913772. URL : http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/07388550902913772. (*citée à la p.* 196)

Raklami, A., Meddich, A., Oufdou, K., et Baslam, M. (2022). Plants—Microorganisms-Based Bioremediation for Heavy Metal Cleanup : Recent Developments, Phytoremediation Techniques, Regulation Mechanisms, and Molecular Responses. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 23 (9), p. 5031. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms23095031. (*citée aux pp.* 50, 92 *and* 93)

Rana, S. et Upadhyay, L.S.B. (2020). Microbial exopolysaccharides : Synthesis pathways, types and their commercial applications. vol. 157, pp. 577–583. ISSN 0141-8130. doi : 10.1016/j.ijbiomac.2020.04.084. (*citée aux pp.* 86 *and* 180)

Rangel, W.d.M., de Oliveira Longatti, S.M., Ferreira, P.A.A., Bonaldi, D.S., Guimarães, A.A., Thijs, S., Weyens, N., Vangronsveld, J., et Moreira, F.M.S. (2017). Leguminosae native nodulating bacteria from a gold mine As-contaminated soil : Multi-resistance to trace elements, and possible role in plant growth and mineral nutrition. vol. 19 (10), pp. 925–936. ISSN 1549-7879. doi : 10.1080/15226514.2017.1303812. (*citée à la p.* 163)

Rascio, N. et Navari-Izzo, F. (2011). Heavy metal hyperaccumulating plants : How and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science*, vol. 180 (2), pp. 169–181. ISSN 0168-9452. doi : 10.1016/j.plantsci.2010.08.016. (*citée aux pp.* 5 *and* 37)

Rathi, M. et Nandabalan, Y.K. (2017). Copper-tolerant rhizosphere bacteria—characterization and assessment of plant growth promoting factors. vol. 24 (10), pp. 9723–9733. ISSN 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-017-8624-2. (*citée à la p.* 163)

Reeves, R.D. (1999). Nickel Hyperaccumulation in the Serpentine Flora of Cuba. *Annals of Botany*, vol. 83 (1), pp. 29–38. ISSN 0305-7364. doi : 10.1006/anbo.1998.0786. (*citée à la p.* 38)

Reeves, R.D. (2003). Tropical hyperaccumulators of metals and their potential for phytoextraction. *Plant and Soil*, vol. 249 (1), pp. 57–65. ISSN 0032-079X. doi : 10.1023/a:1022572517197. (*citée à la p.* 38)

Reeves, R.D. (2024). The discovery and global distribution of hyperaccumulator plants : A personal account. *Ecological Research*, vol. 39 (4), pp. 416–436. ISSN 1440-1703. doi : 10.1111/1440-1703.12444. (*citée à la p.* 42)

Reeves, R.D., Baker, A.J.M., Borhidi, A., et Berazaín, R. (1996). Nickel-accumulating plants from the ancient serpentine soils of Cuba. *New Phytologist*, vol. 133 (2), pp. 217–224. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01888.x. (*citée aux pp.* 38 *and* 51)

Reeves, R.D., Baker, A.J.M., Jaffré, T., Erskine, P.D., Echevarria, G., et van der Ent, A. (2017). A global database for plants that hyperaccumulate metal and metalloid trace elements. *New Phytologist*, vol. 218 (2), pp. 407–411. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.14907. (*citée aux pp.* 39 *and* 196)

Reeves, R.D., Kruckeberg, A., Adiguzel, N., et Kramer, U. (2001). Studies on the flora of serpentine and other metalliferous areas of western Turkey. *South African Journal of Science*, vol. 97 (11), pp. 513–517. ISSN 0038-2353. doi : 10.17159/sajs.2001.97.11.5268. URL : https://www.sajs.co.za/article/view/5268. (*citée à la p.* 38)

Regvar, M. et Vogel-Mikuš, K. (2011). *Functional Significance of Metal Ligands in Hyperaccumulating Plants : What Do We Know?*, pp. 59–72. Springer Berlin Heidelberg. ISBN 9783642214080. doi : 10.1007/978-3-642-21408-0_3. (*citée à la p.* 46)

Reichelt-Brushett, A. et Batley, G. (2023). *Metals and Metalloids*, pp. 101–127. Springer Nature Switzerland. ISBN 9783031101274. doi : 10.1007/978-3-031-10127-4_5. (*citée aux pp.* 17 *and* 18)

Ren, W., Zhong, Y., Ding, Y., Wu, Y., Xu, X., et Zhou, P. (2022). Mismatches in 16S rRNA Gene Primers : An Area Worth Further Exploring. vol. 13. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2022.888803. (*citée aux pp.* 162, 237 *and* 238)

Renshaw, J.C., Robson, G.D., Trinci, A.P., Wiebe, M.G., Livens, F.R., Collison, D., et Taylor, R.J. (2002). Fungal siderophores : structures, functions and applications. vol. 106 (10), pp. 1123–1142. ISSN 0953-7562. doi : 10.1017/s0953756202006548. (*citée aux pp.* 81, 82 *and* 89)

Resh, M.D. (2006). Palmitoylation of Ligands, Receptors, and Intracellular Signaling Molecules. *Science's STKE*, vol. 2006 (359). ISSN 1525-8882. doi : 10.1126/stke.3592006re14. (*citée à la p.* 68)

Revelle, W. (2007). psych : Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. doi : 10.32614/cran.package.psych. (*citée à la p.* 147)

Rezadoost, M.H., Kordrostami, M., et Kumleh, H.H. (2016). An efficient protocol for isolation of inhibitor-free nucleic acids even from recalcitrant plants. vol. 6 (1). ISSN 2190-5738. doi : 10.1007/s13205-016-0375-0. (*citée à la p.* 236)

Richau, K.H., Kozhevnikova, A.D., Seregin, I.V., Vooijs, R., Koevoets, P.L.M., Smith, J.A.C., Ivanov, V.B., et Schat, H. (2009). Chelation by histidine inhibits the vacuolar sequestration of nickel in roots of the hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *New Phytologist*, vol. 183 (1), pp. 106–116. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2009.02826.x. (*citée à la p.* 53)

Riga, R., Happyana, N., et Hakim, E.H. (2023). Secondary metabolites from Colletotrichum gloeosporioides isolated from Artocarpus heterophyllus and evaluation of their cytotoxic and antibacterial activities. vol. 38 (22), pp. 3950–3956. ISSN 1478-6427. doi : 10.1080/14786419.2023.2269596. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Ripa, F.A., Cao, W.d., Tong, S., et Sun, J.g. (2019). Assessment of Plant Growth Promoting and Abiotic Stress Tolerance Properties of Wheat Endophytic Fungi. *BioMed Research International*, vol. 2019, pp. 1–12. ISSN 2314-6133, 2314-6141. doi : 10.1155/2019/6105865. URL : https://www.hindawi.com/journals/bmri/2019/6105865/. (*citée aux pp.* 306, 307 *and* 308)

Ripoll, J., Bon, M.C., et Jones, W. (2011). Optimalisation de l'extraction d'ADN génomique de la morelle jaune (Solanum elaeagnifolium Cav.), une plante invasive des milieux cultivés en région méditerranéenne. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement / Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, vol. 15 (1), pp. 95–100. ISSN 1370-6233. URL : https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=7020. Reçu le 26 mai 2010, accepté le 30 août 2010. (*citée à la p.* 135)

Ripoll, J., Stenger, P.L., Nuñez, N.F., Demenois, J., Stokes, A., Gourmelon, V., Dinh, K., Robert, N., Drouin, J., Mournet, P., Léopold, A., Read, J., Gardes, M., Maggia, L., et Carriconde, F. (2025). Unexpected microbial diversity in new Caledonia's ultramafic ecosystems with conservation implications in a biodiversity hotspot. *Scientific Reports*, vol. 15 (1), p. 11564. ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-025-94915-0. URL : https://www.nature.com/articles/s41598-025-94915-0. (*citée aux pp.* 101, 102, 197, 215 *and* 219)

Robinson, B., Brooks, R., Howes, A., Kirkman, J., et Gregg, P. (1997). The potential of the high-biomass nickel hyperaccumulator Berkheya coddii for phytoremediation and phytomining. vol. 60 (2), pp. 115–126. ISSN 0375-6742. doi : 10.1016/s0375-6742(97)00036-8. (*citée à la p.* 94)

Robinson, B.H., Lombi, E., Zhao, F.J., et McGrath, S.P. (2003). Uptake and distribution of nickel and other metals in the hyperaccumulator Berkheya coddii. *New Phytologist*, vol. 158 (2), pp. 279–285. ISSN 1469-8137. doi : 10.1046/j.1469-8137.2003.00743.x. (*citée à la p.* 51)

Rodriguez, R.J., White Jr, J.F., Arnold, A.E., et Redman, R.S. (2009). Fungal endophytes : diversity and functional roles. *New Phytologist*, vol. 182 (2), pp. 314–330. ISSN 0028-646X, 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x. (*citée à la p.* 219)

Rojas López-Menchero, J., Fé Andrés-Yeves, M., González-Coloma, A., et González-García, V. (2024). Endophytic Fungi : Taxonomy, Isolation, and Current Applications. In J. Putzke (ed.), *The Diversity of the Fungal World*. IntechOpen. ISBN 978-0-85466-434-4 978-0-85466-433-7. doi : 10.5772/intechopen.1006024. URL : https://www.intechopen.com/chapters/1189732. (*citée à la p.* 219)

Rosatto, S., Roccotiello, E., Di Piazza, S., Cecchi, G., Greco, G., Zotti, M., Vezzulli, L., et Mariotti, M. (2019). Rhizosphere response to nickel in a facultative hyperaccumulator. *Chemosphere*, vol. 232, pp. 243–253. ISSN 00456535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2019.05.193. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0045653519311087. (*citée aux pp.* 163, 189, 196, 220, 294, 297 *and* 303)

Rossiana, N., Joko, K., et Yayat, D. (2018). Utilization of Talaromyces sp., Cladosporium sp. and Albizia (Paraserianthes falcataria L. Nielsen) Mycorrhizae on the Phytoremediation of Oil Sludge : Changes of Lead, Nickel, Total Petroleum Hydrocarbon (TPH) and Polycyclic Aromatic Hydrocarbons (PAH) Contents. vol. 09 (01). ISSN 2157-7463. doi : 10.4172/2157-7463.1000354. (*citée à la p.* 169)

Roy, S., Mukherjee, B., et Dutta, S. (2021). Isolation of an endophytic fungus Colletotrichum sp. and study of its plant growth promoting traits. *The Pharma Innovation*, vol. 10 (4), pp. 1038–1044. ISSN 23498242, 22777695. doi : 10.22271/tpi.2021.v10.i4o.6129. URL : https://www.thepharmajournal.com/archives/?year=2021&vol=10&issue=4&ArticleId=6129. (*citée aux pp.* 168, 170, 220 *and* 305)

Roy, T., Pal, N., et Das, N. (2024). Regulation of the polyamine pool in plants : Metabolic implications and stress mitigation, with emphasis on microbial influence. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, vol. 132, p. 102317. ISSN 0885-5765. doi : 10.1016/j.pmpp.2024.102317. (*citée à la p.* 60)

Roychoudhury, A. (2022). *Photosynthesis and Respiratory Cycles during Environmental Stress Response in Plants*. Apple Academic Press. ISBN 9781003315162. doi : 10.1201/9781003315162. (*citée à la p.* 21)

Rucińska-Sobkowiak, R. (2016). Water relations in plants subjected to heavy metal stresses. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 38 (11). ISSN 1861-1664. doi : 10.1007/s11738-016-2277-5. (*citée aux pp.* 23, 25 *and* 26)

Rue, M. (2017). *Hyperaccumulation du nickel sur des substrats élaborés pour l'agromine.* Thèse de doctorat en sciences agricoles, Université de Lorraine, France. URL : https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01745865. NNT : 2017LORR0124. tel-01745865. (*citée à la p.* 43)

Rue, M., Paul, A.L.D., Echevarria, G., van der Ent, A., Simonnot, M.O., et Morel, J.L. (2020). Uptake, translocation and accumulation of nickel and cobalt in Berkheya coddii, a 'metal crop' from South Africa. *Metallomics*, vol. 12 (8), pp. 1278–1289. ISSN 1756-591X. doi : 10.1039/d0mt00099j. (*citée à la p.* 45)

Rumbaugh, K.P. et Sauer, K. (2020). Biofilm dispersion. *Nature Reviews Microbiology*, vol. 18 (10), pp. 571–586. ISSN 1740-1534. doi : 10.1038/s41579-020-0385-0. (*citée aux pp.* 76 *and* 77)

Ruttens, A., Boulet, J., Weyens, N., Smeets, K., Adriaensen, K., Meers, E., Van Slycken, S., Tack, F., Meiresonne, L., Thewys, T., Witters, N., Carleer, R., Dupae, J., et Vangronsveld, J. (2011). Short Rotation Coppice Culture of Willows and Poplars as Energy Crops on Metal Contaminated Agricultural Soils. *International Journal of Phytoremediation*, vol. 13 (sup1), pp. 194–207. ISSN 1549-7879. doi : 10.1080/15226514.2011.568543. (*citée à la p.* 93)

Saed-Moucheshi, A., Shekoofa, A., et Pessarakli, M. (2014). Reactive Oxygen Species (ROS) Generation and Detoxifying in Plants. *Journal of Plant Nutrition*, vol. 37 (10), pp. 1573–1585. ISSN 1532-4087. doi : 10.1080/01904167.2013.868483. (*citée à la p.* 23)

Sagar, A., Thomas, G., Rai, S., Mishra, R.K., et Ramteke, P.W. (2018). Enhancement of Growth and Yield Parameters of Wheat Variety AAI-W6 by an Organic Farm Isolate of Plant Growth Promoting Erwinia Species (KP226572). *International Journal of Agriculture Environment and Biotechnology*, vol. 11 (664), pp. 159–171. ISSN 09741712, 2230732X. (*citée aux pp.* 218 *and* 295)

Sagner, S., Kneer, R., Wanner, G., Cosson, J.P., Deus-Neumann, B., et Zenk, M.H. (1998). Hyperaccumulation, complexation and distribution of nickel in Sebertia acuminata. *Phytochemistry*, vol. 47 (3), pp. 339–347. ISSN 0031-9422. doi : 10.1016/s0031-9422(97)00593-1. (*citée aux pp.* 42 *and* 53)

Sakakibara, M., Watanabe, A., Inouhe, M., Sano, S., et Kaise, T. (2010). Phytoextraction And Phytovolatilization Of Arsenic From As-Contaminated Soils By Pteris vittata. *Proceedings of the Annual International Conference on Soils, Sediments, Water and Energy.* (*citée à la p.* 50)

Salt, D.E., Baxter, I., et Lahner, B. (2008). Ionomics and the Study of the Plant Ionome. vol. 59 (1), pp. 709–733. ISSN 1545-2123. doi : 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092942. (*citée à la p.* 71)

Salzman, R., Fujita, T., Zhu-Salzman, K., Hasegawa, P., et Bressan, R. (1999). An Improved RNA Isolation Method for Plant Tissues Containing High Levels of Phenolic Compounds or Carbohydrates. vol. 17 (1), pp. 11–17. ISSN 1572-9818. doi : 10.1023/a:1007520314478. (*citée aux pp.* 136, 144 *and* 265)

Samynathan, R., Venkidasamy, B., Ramya, K., Muthuramalingam, P., Shin, H., Kumari, P.S., Thangavel, S., et Sivanesan, I. (2023). A Recent Update on the Impact of Nano-Selenium on Plant Growth, Metabolism, and Stress Tolerance. vol. 12 (4), p. 853. ISSN 2223-7747. doi : 10.3390/plants12040853. (*citée à la p.* 171)

Santoyo, G., Urtis-Flores, C.A., Loeza-Lara, P.D., Orozco-Mosqueda, M.D.C., et Glick, B.R. (2021). Rhizosphere Colonization Determinants by Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR). *Biology*, vol. 10 (6), p. 475. ISSN 2079-7737. doi : 10.3390/biology10060475. URL : https://www.mdpi.com/2079-7737/10/6/475. (*citée à la p.* 216)

Saran, A., Imperato, V., Fernandez, L., Gkorezis, P., d'Haen, J., Merini, L.J., Vangronsveld, J., et Thijs, S. (2020). Phytostabilization of Polluted Military Soil Supported by Bioaugmentation with PGP-Trace Element Tolerant Bacteria Isolated from Helianthus petiolaris. *Agronomy*, vol. 10 (2), p. 204. ISSN 2073-4395. doi : 10.3390/agronomy10020204. URL : https://www.mdpi.com/2073-4395/10/2/204. (*citée aux pp.* 218 *and* 291)

Sarkar, D. (2008). *Lattice : Multivariate Data Visualization with R*. Springer. URL : http://lmdvr.r-forge.r-project.org. (*citée à la p.* 205)

Schaaf, G., Honsbein, A., Meda, A.R., Kirchner, S., Wipf, D., et von Wirén, N. (2006). AtIREG2 Encodes a Tonoplast Transport Protein Involved in Iron-dependent Nickel Detoxification in Arabidopsis thaliana Roots. *Journal of Biological Chemistry*, vol. 281 (35), pp. 25532–25540. ISSN 0021-9258. doi : 10.1074/jbc.m601062200. (*citée à la p.* 52)

Schaaf, G., Ludewig, U., Erenoglu, B.E., Mori, S., Kitahara, T., et von Wirén, N. (2004). ZmYS1 Functions as a Proton-coupled Symporter for Phytosiderophore- and Nicotianamine-chelated Metals. *Journal of Biological Chemistry*, vol. 279 (10), pp. 9091–9096. ISSN 0021-9258. doi : 10.1074/jbc.m311799200. (*citée aux pp.* 52 *and* 56)

Schlegel, H.G., Cosson, J., et Baker, A.J.M. (1991). Nickel-hyperaccumulating Plants Provide a Niche for Nickel-resistant Bacteria. *Botanica Acta*, vol. 104 (1), pp. 18–25. ISSN 0932-8629. doi : 10.1111/j.1438-8677.1991.tb00189.x. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1438-8677.1991.tb00189.x. (*citée aux pp.* 7, 69, 195 *and* 215)

Schmidt, A., Hagen, M., Schütze, E., Schmidt, A., et Kothe, E. (2010). In silico prediction of potential metallothioneins and metallohistins in actinobacteria. vol. 50 (6), pp. 562–569. ISSN 1521-4028. doi : 10.1002/jobm.201000055. (*citée à la p.* 169)

Seregin, I.V. et Kozhevnikova, A.D. (2023). Phytochelatins : Sulfur-Containing Metal(loid)-Chelating Ligands in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 24 (3), p. 2430. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms24032430. (*citée à la p.* 48)

Seregin, I.V., Kozhevnikova, A.D., et Schat, H. (2022). Nickel Tolerance and Accumulation Capacities in Different Populations of the Hyperaccumulator Noccaea caerulescens. *Russian Journal of Plant Physiology*, vol. 69 (4). ISSN 1608-3407. doi : 10.1134/s1021443722040148. (*citée à la p.* 44)

Severne, B.C. et Brooks, R.R. (1972). A nickel-accumulating plant from Western Australia. *Planta*, vol. 103 (1), pp. 91–94. ISSN 1432-2048. doi : 10.1007/bf00394610. (*citée à la p.* 38)

Sevilla, F., Camejo, D., Ortiz-Espín, A., Calderón, A., Lázaro, J.J., et Jiménez, A. (2015). The thioredoxin/peroxiredoxin/sulfiredoxin system : current overview on its redox function in plants and regulation by reactive oxygen and nitrogen species. *Journal of Experimental Botany*, vol. 66 (10), pp. 2945–2955. ISSN 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/erv146. (*citée à la p.* 59)

Sevin, B., Maurizot, P., Cluzel, D., Tournadour, E., Etienne, S., Folcher, N., Jeanpert, J., Collot, J., Iseppi, M., Meffre, S., et Patriat, M. (2020). Chapter 7 Post-obduction evolution of New Caledonia. *Geological Society, London, Memoirs*, vol. 51 (1), pp. 147–188. ISSN 2041-4722. doi : 10.1144/m51-2018-74. (*citée aux pp.* 5 *and* 99)

Shahzad, B., Tanveer, M., Rehman, A., Cheema, S.A., Fahad, S., Rehman, S., et Sharma, A. (2018). Nickel; whether toxic or essential for plants and environment - A review. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 132, pp. 641–651. ISSN 0981-9428. doi : 10.1016/j.plaphy.2018.10.014. (*citée à la p.* 53)

Shakir, S., Zaidi, S.S.e.A., de Vries, F.T., et Mansoor, S. (2021). Plant Genetic Networks Shaping Phyllosphere Microbial Community. *Trends in Genetics*, vol. 37 (4), pp. 306–316. ISSN 0168-9525. doi : 10.1016/j.tig.2020.09.010. (*citée à la p.* 72)

Sharma, I., Sharma, S., Sharma, V., Singh, A.K., Sharma, A., Kumar, A., Singh, J., et Sharma, A. (2024a). PGPR-Enabled bioremediation of pesticide and heavy metal-contaminated soil : A review of recent advances and emerging challenges. *Chemosphere*, vol. 362, p. 142678. ISSN 00456535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2024.142678. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0045653524015728. (*citée à la p.* 216)

Sharma, J., Kumar, S., Singh, P., Kumar, V., Verma, S., Khyalia, P., et Sharma, A. (2024b). Emerging role of osmoprotectant glycine betaine to mitigate heavy metals toxicity in plants : a systematic review. vol. 75 (2), pp. 159–176. ISSN 2676-8607. doi : 10.1007/s42977-023-00198-9. (*citée à la p.* 85)

Sharma, P. (2021). Efficiency of bacteria and bacterial assisted phytoremediation of heavy metals : An update. vol. 328, p. 124835. ISSN 0960-8524. doi : 10.1016/j.biortech.2021.124835. (*citée à la p.* 95)

Sharma, P. et Dubey, R.S. (2005). Lead toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, vol. 17 (1), pp. 35–52. ISSN 1677-0420. doi : 10.1590/s1677-04202005000100004. (*citée à la p.* 22)

Sharma, R., Jasrotia, T., Kumar, R., Kumar, R., Alothman, A.A., AL-Anazy, M.m., Alqahtani, K.N., et Umar, A. (2021). Multi-biological combined system : A mechanistic approach for removal of multiple heavy metals. vol. 276, p. 130018. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2021.130018. (*citée à la p.* 169)

Sharma, S.S. et Dietz, K.J. (2006). The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. vol. 57 (4), pp. 711–726. ISSN 0022-0957. doi : 10.1093/jxb/erj073. (*citée à la p.* 179)

Sharma, V.K., Li, X.y., Wu, G.l., Bai, W.x., Parmar, S., White Jr, J.F., et Li, H.y. (2019). Endophytic community of Pb-Zn hyperaccumulator Arabis alpina and its role in host plants metal tolerance. vol. 437 (1–2), pp. 397–411. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-019-03988-0. (*citée à la p.* 165)

Shin, W., Islam, R., Benson, A., Joe, M.M., Kim, K., Gopal, S., Samaddar, S., Banerjee, S., et Sa, T. (2016). Role of Diazotrophic Bacteria in Biological Nitrogen Fixation and Plant Growth Improvement. *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer*, vol. 49 (1), pp. 17–29. ISSN 0367-6315. doi : 10.7745/KJSSF.2016.49.1.017. URL : http://koreascience.or.kr/journal/view.jsp?kj=TBRHBL&py=2016&vnc=v49n1&sp=17. (*citée à la p.* 216)

Shivaraj, S.M., Vats, S., Bhat, J.A., Dhakte, P., Goyal, V., Khatri, P., Kumawat, S., Singh, A., Prasad, M., Sonah, H., Sharma, T.R., et Deshmukh, R. (2019). Nitric oxide and hydrogen sulfide crosstalk during heavy metal stress in plants. *Physiologia Plantarum*, vol. 168 (2), pp. 437–455. ISSN 1399-3054. doi : 10.1111/ppl.13028. (*citée aux pp.* 64 *and* 65)

Singh, P., Chauhan, P.K., Upadhyay, S.K., Singh, R.K., Dwivedi, P., Wang, J., Jain, D., et Jiang, M. (2022a). Mechanistic Insights and Potential Use of Siderophores Producing Microbes in Rhizosphere for Mitigation of Stress in Plants Grown in Degraded Land. vol. 13. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2022.898979. (*citée à la p.* 81)

Singh, R.P., Shelke, G.M., Kumar, A., et Jha, P.N. (2015). Biochemistry and genetics of ACC deaminase : a weapon to “stress ethylene” produced in plants. vol. 6. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2015.00937. (*citée aux pp.* 85 *and* 170)

Singh, S., Parihar, P., Singh, R., Singh, V.P., et Prasad, S.M. (2016). Heavy Metal Tolerance in Plants : Role of Transcriptomics, Proteomics, Metabolomics, and Ionomics. *Frontiers in Plant Science*, vol. 6. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2015.01143. (*citée à la p.* 49)

Singh, S. et Prasad, S.M. (2015). IAA alleviates Cd toxicity on growth, photosynthesis and oxidative damages in eggplant seedlings. *Plant Growth Regulation*, vol. 77 (1), pp. 87–98. ISSN 0167-6903, 1573-5087. doi : 10.1007/s10725-015-0039-9. URL : http://link.springer.com/10.1007/s10725-015-0039-9. (*citée à la p.* 217)

Singh, S.K., Wu, X., Shao, C., et Zhang, H. (2022b). Microbial enhancement of plant nutrient acquisition. *Stress Biology*, vol. 2 (1), p. 3. ISSN 2731-0450. doi : 10.1007/s44154-021-00027-w. URL : https://link.springer.com/10.1007/s44154-021-00027-w. (*citée aux pp.* 79, 80, 81, 141, 178 *and* 196)

Skuza, L., Szućko-Kociuba, I., Filip, E., et Bożek, I. (2022). Natural Molecular Mechanisms of Plant Hyperaccumulation and Hypertolerance towards Heavy Metals. vol. 23 (16), p. 9335. ISSN 1422-0067. doi : 10.3390/ijms23169335. (*citée à la p.* 93)

Smart, K., Kilburn, M., Salter, C., Smith, J., et Grovenor, C. (2007). NanoSIMS and EPMA analysis of nickel localisation in leaves of the hyperaccumulator plant Alyssum lesbiacum. *International Journal of Mass Spectrometry*, vol. 260 (2–3), pp. 107–114. ISSN 1387-3806. doi : 10.1016/j.ijms.2006.08.011. (*citée à la p.* 51)

Son, Y., Martínez, C.E., et Kao-Kniffin, J. (2024). Three important roles and chemical properties of glomalin-related soil protein. vol. 4. ISSN 2673-8619. doi : 10.3389/fsoil.2024.1418072. (*citée aux pp.* 88 *and* 243)

Song, C., Sun, S., Wang, J., Gao, Y., Yu, G., Li, Y., Liu, Z., Zhang, W., et Zhou, L. (2023). Applying fulvic acid for sediment metals remediation : Mechanism, factors, and prospect. *Frontiers in Microbiology*, vol. 13. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2022.1084097. (*citée à la p.* 29)

Song, Y., Jin, L., et Wang, X. (2016). Cadmium absorption and transportation pathways in plants. *International Journal of Phytoremediation*, vol. 19 (2), pp. 133–141. ISSN 1549-7879. doi : 10.1080/15226514.2016.1207598. (*citée à la p.* 47)

Souza, V.L., de Almeida, A.A.F., Lima, S.G.C., de M. Cascardo, J.C., da C. Silva, D., Mangabeira, P.A.O., et Gomes, F.P. (2010). Morphophysiological responses and programmed cell death induced by cadmium in Genipa americana L. (Rubiaceae). *BioMetals*, vol. 24 (1), pp. 59–71. ISSN 1572-8773. doi : 10.1007/s10534-010-9374-5. (*citée à la p.* 25)

Spanu, P., Di Pietro, A., et Oliver, R.P. (2024). *Pathogenicity—How do plant pathogens cause disease ?*, pp. 93–131. Elsevier. ISBN 9780128224298. doi : 10.1016/b978-0-12-822429-8.00003-0. (*citée à la p.* 83)

Spormann, S., Soares, C., Teixeira, J., et Fidalgo, F. (2021). Polyamines as key regulatory players in plants under metal stress—A way for an enhanced tolerance. *Annals of Applied Biology*, vol. 178 (2), pp. 209–226. ISSN 1744-7348. doi : 10.1111/aab.12660. (*citée à la p.* 60)

Springer, S.D. et Butler, A. (2016). Microbial ligand coordination : Consideration of biological significance. vol. 306, pp. 628–635. ISSN 0010-8545. doi : 10.1016/j.ccr.2015.03.013. (*citée à la p.* 89)

Sreedevi, P., Suresh, K., et Jiang, G. (2022). Bacterial bioremediation of heavy metals in wastewater : A review of processes and applications. *Journal of Water Process Engineering*, vol. 48, p. 102884. ISSN 2214-7144. doi : 10.1016/j.jwpe.2022.102884. (*citée aux pp.* 85, 86, 88, 89 *and* 90)

Sreekanth, T.V.M., Nagajyothi, P.C., Lee, K.D., et Prasad, T.N.V.K.V. (2013). Occurrence, physiological responses and toxicity of nickel in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, vol. 10 (5), pp. 1129–1140. ISSN 1735-2630. doi : 10.1007/s13762-013-0245-9. (*citée à la p.* 25)

Srivastava, A.K., Kumari, S., Singh, R.P., Khan, M., Mishra, P., et Xie, X. (2025). Harnessing the interplay of protein posttranslational modifications : Enhancing plant resilience to heavy metal toxicity. *Microbiological Research*, vol. 295, p. 128112. ISSN 0944-5013. doi : 10.1016/j.micres.2025.128112. (*citée à la p.* 67)

Stajković-Srbinović, O., De Meyer, S.E., Kuzmanović, D., Dinić, Z., Delić, D., et Willems, A. (2020). Soybean seed chemical composition as influenced by Bradyrhizobium inoculation in soils with elevated nickel concentrations. vol. 153, p. 103576. ISSN 0929-1393. doi : 10.1016/j.apsoil.2020.103576. (*citée à la p.* 163)

Stengel, A., Drijber, R.A., Carr, E., Egreja, T., Hillman, E., Krause, T., Reese, S., et Herr, J.R. (2022). Rethinking the Roles of Pathogens and Mutualists : Exploring the Continuum of Symbiosis in the Context of Microbial Ecology and Evolution. *Phytobiomes Journal*, vol. 6 (2), pp. 108–117. ISSN 2471-2906. doi : 10.1094/pbiomes-05-21-0031-p. (*citée aux pp.* 72, 74 *and* 78)

Strullu, D.G. et Romand, C. (1986). Méthode d'obtention d'endomycorhizes à vésicules et arbuscules en condition anéxiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, vol. 303, pp. 245–250. (*citée à la p.* 200)

Sun, J., Zou, X., Xiao, T., Jia, Y., Ning, Z., Sun, M., Liu, Y., et Jiang, T. (2015). Biosorption and bioaccumulation of thallium by thallium-tolerant fungal isolates. *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22 (21), pp. 16742–16748. ISSN 0944-1344, 1614-7499. doi : 10.1007/s11356-015-4859-y. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11356-015-4859-y. (*citée aux pp.* 171, 307 *and* 309)

Suárez-Moreno, Z.R., Caballero-Mellado, J., Coutinho, B.G., Mendonça-Previato, L., James, E.K., et Venturi, V. (2012). Common Features of Environmental and Potentially Beneficial Plant-Associated Burkholderia. *Microbial Ecology*, vol. 63 (2), pp. 249–266. ISSN 0095-3628, 1432-184X. doi : 10.1007/s00248-011-9929-1. URL : http://link.springer.com/10.1007/s00248-011-9929-1. (*citée à la p.* 217)

Syed, A., Elgorban, A.M., Bahkali, A.H., Eswaramoorthy, R., Iqbal, R.K., et Danish, S. (2023). Metal-tolerant and siderophore producing Pseudomonas fluorescence and Trichoderma spp. improved the growth, biochemical features and yield attributes of chickpea by lowering Cd uptake. *Scientific Reports*, vol. 13 (1), p. 4471. ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-023-31330-3. URL : https://www.nature.com/articles/s41598-023-31330-3. (*citée aux pp.* 169, 172, 220, 221, 296 *and* 309)

Sytar, O., Kumar, A., Latowski, D., Kuczynska, P., Strzałka, K., et Prasad, M.N.V. (2012). Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 35 (4), pp. 985–999. ISSN 1861-1664. doi : 10.1007/s11738-012-1169-6. (*citée à la p.* 59)

Sánchez, C. (2024). Fusarium as a promising fungal genus with potential application in bioremediation for pollutants mitigation : A review. *Biotechnology Advances*, vol. 77, p. 108476. ISSN 07349750. doi : 10.1016/j.biotechadv.2024.108476. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0734975024001708. (*citée à la p.* 219)

Taiz, L. et Zeiger, E. (2002). *Plant physiology*. W. H. Freeman, New York, 3. ed ed. ISBN 0878938230. Previous ed. : 1998. (*citée aux pp.* 20, 21 *and* 22)

Tappero, R., Peltier, E., Gräfe, M., Heidel, K., Ginder-Vogel, M., Livi, K.J.T., Rivers, M.L., Marcus, M.A., Chaney, R.L., et Sparks, D.L. (2007). Hyperaccumulator Alyssum murale relies on a different metal storage mechanism for cobalt than for nickel. *New Phytologist*, vol. 175 (4), pp. 641–654. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2007.02134.x. (*citée à la p.* 51)

Tarradellas, J. (ed.) (1997). *Soil ecotoxicology*. Lewis, Boca Raton [u.a.]. ISBN 1566701341. Literaturangaben. (*citée à la p.* 30)

Team, R. (2020). RStudio : Integrated Development Environment for R. URL : http://www.rstudio.com/. (*citée aux pp.* 99, 122, 146 *and* 205)

Team, R.C. (2022). R : A Language and Environment for Statistical Computing. URL : https://www.R-project.org/. (*citée aux pp.* 146, 176, 179, 205 *and* 251)

Tebani, A. et Bekri, S. (2022). Les promesses des sciences omiques à l'ère de la médecine de précision. *La Revue de Médecine Interne*, vol. 43 (11), pp. 649–660. ISSN 0248-8663. doi : 10.1016/j.revmed.2022.07.009. (*citée à la p.* 71)

Tedeschi, R. et De Paoli, P. (2010). *Collection and Preservation of Frozen Microorganisms*, pp. 313–326. Humana Press. ISBN 9781597454230. doi : 10.1007/978-1-59745-423-0_18. (*citée à la p.* 231)

Thijs, S., Langill, T., et Vangronsveld, J. (2017). The Bacterial and Fungal Microbiota of Hyperaccumulator Plants. In *Advances in Botanical Research*, vol. 83, pp. 43–86. Elsevier. ISBN 978-0-12-802853-7. doi : 10.1016/bs.abr.2016.12.003. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065229616301227. (*citée aux pp.* 6, 7, 105, 141, 195, 196 *and* 214)

Thomas, F., Dittami, S.M., Brunet, M., Le Duff, N., Tanguy, G., Leblanc, C., et Gobet, A. (2019). Evaluation of a new primer combination to minimize plastid contamination in 16S rDNA metabarcoding analyses of alga-associated bacterial communities. vol. 12 (1), pp. 30–37. ISSN 1758-2229. doi : 10.1111/1758-2229.12806. (*citée à la p.* 162)

Thomas, L., Yu, S., Ingram, R., Refdahl, C., Elsser, D., et Delves-Broughton, J. (2002). Ascopyrone P, a novel antibacterial derived from fungi. vol. 93 (4), pp. 697–705. ISSN 1364-5072. doi : 10.1046/j.1365-2672.2002.01751.x. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Tiwari, S., Ullah, A., Feng, Y.X., et Yu, X.Z. (2025). Exploring plant symbiotic microbial dynamics in metal hyperaccumulators for phytoremediation. vol. 196, p. 105941. ISSN 0964-8305. doi : 10.1016/j.ibiod.2024.105941. (*citée à la p.* 72)

Toghueo, R.M.K., Zabalgogeazcoa, I., Pereira, E.C., et Vazquez De Aldana, B.R. (2022). A Diaporthe Fungal Endophyte From a Wild Grass Improves Growth and Salinity Tolerance of Tritordeum and Perennial Ryegrass. *Frontiers in Plant Science*, vol. 13, p. 896755. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2022.896755. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.896755/full. (*citée aux pp.* 167, 170 *and* 305)

Tommasini, R., Vogt, E., Fromenteau, M., Hörtensteiner, S., Matile, P., Amrhein, N., et Martinoia, E. (1998). An ABC-transporter of Arabidopsis thaliana has both glutathione-conjugate and chlorophyll catabolite transport activity. *The Plant Journal*, vol. 13 (6), pp. 773–780. ISSN 1365-313X. doi : 10.1046/j.1365-313x.1998.00076.x. (*citée à la p.* 56)

Tong, X., Yuan, L., Luo, L., et Yin, X. (2014). Characterization of a Selenium-Tolerant Rhizosphere Strain from a Novel Se-Hyperaccumulating Plant Cardamine hupingshanesis. *The Scientific World Journal*, vol. 2014, pp. 1–8. ISSN 1537-744X. doi : 10.1155/2014/108562. (*citée à la p.* 94)

Torres-Cruz, T.J., Hesse, C., Kuske, C.R., et Porras-Alfaro, A. (2018). Presence and distribution of heavy metal tolerant fungi in surface soils of a temperate pine forest. *Applied Soil Ecology*, vol. 131, pp. 66–74. ISSN 09291393. doi : 10.1016/j.apsoil.2018.08.001. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0929139318304232. (*citée à la p.* 308)

Trivedi, P., Leach, J.E., Tringe, S.G., Sa, T., et Singh, B.K. (2020). Plant–microbiome interactions : from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, vol. 18 (11), pp. 607–621. ISSN 1740-1534. doi : 10.1038/s41579-020-0412-1. (*citée aux pp.* 6, 69, 72, 73, 75, 79, 80, 81, 83, 85, 135 *and* 162)

Tsavkelova, E.A., Klimova, S.Y., Cherdyntseva, T.A., et Netrusov, A.I. (2006). Hormones and hormone-like substances of microorganisms : A review. vol. 42 (3), pp. 229–235. ISSN 1608-3024. doi : 10.1134/s000368380603001x. (*citée à la p.* 79)

Turner, T.R., James, E.K., et Poole, P.S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, vol. 14 (6). ISSN 1474-760X. doi : 10.1186/gb-2013-14-6-209. (*citée à la p.* 75)

Tuteja, N. (2009). *Integrated Calcium Signaling in Plants*, pp. 29–49. Springer Berlin Heidelberg. ISBN 9783540892281. doi : 10.1007/978-3-540-89228-1_2. (*citée aux pp.* 57 *and* 59)

Ukalska-Jaruga, A., Bejger, R., Debaene, G., et Smreczak, B. (2021). Characterization of Soil Organic Matter Individual Fractions (Fulvic Acids, Humic Acids, and Humins) by Spectroscopic and Electrochemical Techniques in Agricultural Soils. *Agronomy*, vol. 11 (6), p. 1067. ISSN 2073-4395. doi : 10.3390/agronomy11061067. (*citée aux pp.* 29 *and* 30)

Vacchina, V., Mari, S., Czernic, P., Marquès, L., Pianelli, K., Schaumlöffel, D., Lebrun, M., et Łobiński, R. (2003). Speciation of Nickel in a Hyperaccumulating Plant by High-Performance Liquid Chromatography-Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry and Electrospray MS/MS Assisted by Cloning Using Yeast Complementation. *Analytical Chemistry*, vol. 75 (11), pp. 2740–2745. ISSN 1520-6882. doi : 10.1021/ac020704m. (*citée à la p.* 54)

Vacheron, J., Desbrosses, G., Bouffaud, M.L., Touraine, B., Moënne-Loccoz, Y., Muller, D., Legendre, L., Wisniewski-Dyé, F., et Prigent-Combaret, C. (2013). Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science*, vol. 4. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2013.00356. URL : http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2013.00356/abstract. (*citée à la p.* 217)

Valko, M., Jomova, K., Rhodes, C.J., Kuča, K., et Musílek, K. (2015). Redox- and non-redox-metal-induced formation of free radicals and their role in human disease. *Archives of Toxicology*, vol. 90 (1), pp. 1–37. ISSN 1432-0738. doi : 10.1007/s00204-015-1579-5. (*citée aux pp.* 23 *and* 25)

van der Ent, A., Baker, A.J.M., Echevarria, G., Simonnot, M.O., et Morel, J.L. (eds.) (2021). *Agromining : Farming for Metals : Extracting Unconventional Resources Using Plants*. Mineral resource reviews. Springer International Publishing, Cham, Switzerland, second edition ed. ISBN 978-3-030-58903-5. doi : 10.1007/978-3-030-58904-2. (*citée aux pp.* 6 *and* 95)

van der Ent, A., Baker, A.J.M., Reeves, R.D., Pollard, A.J., et Schat, H. (2012). Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements : Facts and fiction. *Plant and Soil*, vol. 362 (1–2), pp. 319–334. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-012-1287-3. (*citée aux pp.* 5, 34, 35 *and* 129)

van der Ent, A., Callahan, D.L., Noller, B.N., Mesjasz-Przybylowicz, J., Przybylowicz, W.J., Barnabas, A., et Harris, H.H. (2017). Nickel biopathways in tropical nickel hyperaccumulating trees from Sabah (Malaysia). *Scientific Reports*, vol. 7 (1). ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/srep41861. (*citée aux pp.* 45, 51, 53 *and* 54)

van der Ent, A., Mak, R., de Jonge, M.D., et Harris, H.H. (2018). Simultaneous hyperaccumulation of nickel and cobalt in the tree Glochidion cf. sericeum (Phyllanthaceae) : elemental distribution and chemical speciation. vol. 8 (1). ISSN 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-018-26891-7. (*citée à la p.* 45)

van der Ent, A., Mesjasz-Przybyłowicz, J., Przybyłowicz, W.J., Barnabas, A.D., de Jonge, M.D., et Harris, H.H. (2022). Contrasting patterns of nickel distribution in the hyperaccumulatorsPhyllanthus balgooyiandPhyllanthus rufuschaneyifrom Malaysian Borneo. *Metallomics*, vol. 14 (5). ISSN 1756-591X. doi : 10.1093/mtomcs/mfac020. (*citée aux pp.* 44, 45 *and* 53)

van der Ent, A., Spiers, K.M., Jaffré, T., Brueckner, D., Irvine, S.C., Garrevoet, J., Erskine, P.D., Gei, V., Montargès-Pelletier, E., Fogliani, B., Echevarria, G., et Isnard, S. (2024). In vivo imaging of nickel-rich laticifers : A breakthrough in metal hyperaccumulation. *Environmental and Experimental Botany*, vol. 226, p. 105877. ISSN 0098-8472. doi : 10.1016/j.envexpbot.2024.105877. (*citée aux pp.* 43 *and* 51)

Van Rossum, G. et Drake Jr, F.L. (1995). *Python Reference Manual*. Centrum voor Wiskunde en Informatica, Amsterdam. (*citée aux pp.* 145 *and* 178)

Vandana, Priyadarshanee, M., et Das, S. (2023). Bacterial extracellular polymeric substances : Biosynthesis and interaction with environmental pollutants. *Chemosphere*, vol. 332, p. 138876. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2023.138876. (*citée aux pp.* 76 *and* 87)

Vandenkoornhuyse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., et Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. vol. 206 (4), pp. 1196–1206. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/nph.13312. (*citée à la p.* 72)

Vannier, N., Mony, C., Bittebiere, A.K., Michon-Coudouel, S., Biget, M., et Vandenkoornhuyse, P. (2018). A microorganisms' journey between plant generations. *Microbiome*, vol. 6 (1). ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-018-0459-7. (*citée à la p.* 74)

Vatansever, R., Ozyigit, I.I., et Filiz, E. (2016). Essential and Beneficial Trace Elements in Plants, and Their Transport in Roots : a Review. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, vol. 181 (1), pp. 464–482. ISSN 1559-0291. doi : 10.1007/s12010-016-2224-3. (*citée aux pp.* 21 *and* 22)

Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., et Nasrulhaq Boyce, A. (2016). Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability—A Review. *Molecules*, vol. 21 (5), p. 573. ISSN 1420-3049. doi : 10.3390/molecules21050573. URL : https://www.mdpi.com/1420-3049/21/5/573. (*citée à la p.* 218)

Vendruscolo, F., da Rocha Ferreira, G.L., et Antoniosi Filho, N.R. (2017). Biosorption of hexavalent chromium by microorganisms. vol. 119, pp. 87–95. ISSN 0964-8305. doi : 10.1016/j.ibiod.2016.10.008. (*citée à la p.* 227)

Verma, A., Shameem, N., Jatav, H.S., Sathyanarayana, E., Parray, J.A., Poczai, P., et Sayyed, R.Z. (2022). Fungal Endophytes to Combat Biotic and Abiotic Stresses for Climate-Smart and Sustainable Agriculture. *Frontiers in Plant Science*, vol. 13, p. 953836. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2022.953836. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.953836/full. (*citée à la p.* 219)

Villegente, M. (2013). *Caractérisation Biochimique et Moléculaire de Mécanismes de la Germination d'Espèces Endémiques de Nouvelle-Calédonie*. Ph.D. thesis. doi : 10.6098/2013NCAL0050. (*citée aux pp.* 111, 116 *and* 144)

Vio, S.A., García, S.S., Casajus, V., Arango, J.S., Galar, M.L., Bernabeu, P.R., et Luna, M.F. (2020). Paraburkholderia. In *Beneficial Microbes in Agro-Ecology*, pp. 271–311. Elsevier. ISBN 978-0-12-823414-3. doi : 10.1016/B978-0-12-823414-3.00015-0. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128234143000150. (*citée à la p.* 215)

Virdi, A.S., Singh, S., et Singh, P. (2015). Abiotic stress responses in plants : roles of calmodulin-regulated proteins. *Frontiers in Plant Science*, vol. 6. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2015.00809. (*citée aux pp.* 58 *and* 59)

Visioli, G., D'Egidio, S., et Sanangelantoni, A.M. (2015). The bacterial rhizobiome of hyperaccumulators : future perspectives based on omics analysis and advanced microscopy. *Frontiers in Plant Science*, vol. 5. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2014.00752. URL : http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2014.00752/abstract. (*citée aux pp.* 69, 106, 141, 195, 215, 216 *and* 244)

Volk, T., Abrahamson, L., Nowak, C., Smart, L., Tharakan, P., et White, E. (2006). The development of short-rotation willow in the northeastern United States for bioenergy and bioproducts, agroforestry and phytoremediation. *Biomass and Bioenergy*, vol. 30 (8–9), pp. 715–727. ISSN 0961-9534. doi : 10.1016/j.biombioe.2006.03.001. (*citée à la p.* 93)

Văcar, C.L., Covaci, E., Chakraborty, S., Li, B., Weindorf, D.C., Frențiu, T., Pârvu, M., et Podar, D. (2021). Heavy Metal-Resistant Filamentous Fungi as Potential Mercury Bioremediators. *Journal of Fungi*, vol. 7 (5), p. 386. ISSN 2309-608X. doi : 10.3390/jof7050386. URL : https://www.mdpi.com/2309-608X/7/5/386. (*citée à la p.* 219)

Wang, F., Tan, H., Zhang, Y., Huang, L., Bao, H., Ding, Y., Chen, Z., et Zhu, C. (2021). Salicylic acid application alleviates cadmium accumulation in brown rice by modulating its shoot to grain translocation in rice. *Chemosphere*, vol. 263, p. 128034. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2020.128034. (*citée à la p.* 61)

Wang, H., Qi, M., et Cutler, A.J. (1993). A simple method of preparing plant samples for PCR. *Nucleic Acids Research*, vol. 21 (17), pp. 4153–4154. ISSN 0305-1048, 1362-4962. doi : 10.1093/nar/21.17.4153. URL : https://academic.oup.com/nar/article-lookup/doi/10.1093/nar/21.17.4153. (*citée à la p.* 200)

Wang, J.W., Li, Y., Zhang, Y.X., et Chai, T.Y. (2013). Molecular cloning and characterization of a Brassica juncea yellow stripe-like gene, BjYSL7, whose overexpression increases heavy metal tolerance of tobacco. *Plant Cell Reports*, vol. 32 (5), pp. 651–662. ISSN 1432-203X. doi : 10.1007/s00299-013-1398-1. (*citée aux pp.* 53 *and* 56)

Wang, W., Paschalidis, K., Feng, J.C., Song, J., et Liu, J.H. (2019). Polyamine Catabolism in Plants : A Universal Process With Diverse Functions. *Frontiers in Plant Science*, vol. 10. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2019.00561. (*citée à la p.* 60)

Wang, Y., Narayanan, M., Shi, X., Chen, X., Li, Z., Natarajan, D., et Ma, Y. (2022). Plant growth-promoting bacteria in metal-contaminated soil : Current perspectives on remediation mechanisms. *Frontiers in Microbiology*, vol. 13, p. 966226. ISSN 1664-302X. doi : 10.3389/fmicb.2022.966226. URL : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2022.966226/full. (*citée aux pp.* 141, 196 *and* 216)

Wani, P.A., Khan, M.S., et Zaidi, A. (2007). Effect of metal tolerant plant growth promoting Bradyrhizobium sp. (vigna) on growth, symbiosis, seed yield and metal uptake by greengram plants. vol. 70 (1), pp. 36–45. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2007.07.028. (*citée à la p.* 163)

Ważny, R., Rozpądek, P., Domka, A., Jędrzejczyk, R.J., Nosek, M., Hubalewska-Mazgaj, M., Lichtscheidl, I., Kidd, P., et Turnau, K. (2021a). The effect of endophytic fungi on growth and nickel accumulation in Noccaea hyperaccumulators. *Science of The Total Environment*, vol. 768, p. 144666. ISSN 00489697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.144666. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0048969720381973. (*citée aux pp.* 91, 167, 168, 170, 195, 196 *and* 245)

Ważny, R., Rozpądek, P., Jędrzejczyk, R.J., Domka, A., Nosek, M., Kidd, P., et Turnau, K. (2021b). Phytohormone based biostimulant combined with plant growth promoting endophytic fungus enhances Ni phytoextraction of Noccaea goesingensis. *Science of The Total Environment*, vol. 789, p. 147950. ISSN 00489697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.147950. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0048969721030217. (*citée aux pp.* 196, 305 *and* 307)

Wei, S.H., Zhou, Q., et Wang, X. (2005). Cadmium-hyperaccumulator Solanum nigrum L. and its accumulating characteristics. *Environmental Science*, vol. 26, pp. 167–171. (*citée à la p.* 93)

Wei, T. et Simko, V. (2024). *R package 'corrplot' : Visualization of a Correlation Matrix*. URL : https://github.com/taiyun/corrplot. (Version 0.95). (*citée à la p.* 251)

Wei, W., Chai, T., Zhang, Y., Han, L., Xu, J., et Guan, Z. (2008). The Thlaspi caerulescens NRAMP Homologue TcNRAMP3 is Capable of Divalent Cation Transport. *Molecular Biotechnology*, vol. 41 (1), pp. 15–21. ISSN 1559-0305. doi : 10.1007/s12033-008-9088-x. (*citée à la p.* 55)

Weiner, J. (2021). riverplot : Sankey or Ribbon Plots. URL : https://CRAN.R-project.org/package=riverplot. (*citée à la p.* 205)

Weisburg, W.G., Barns, S.M., Pelletier, D.A., et Lane, D.J. (1991). 16S ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. *Journal of Bacteriology*, vol. 173 (2), pp. 697–703. ISSN 0021-9193, 1098-5530. doi : 10.1128/jb.173.2.697-703.1991. URL : https://journals.asm.org/doi/10.1128/jb.173.2.697-703.1991. (*citée à la p.* 201)

Welman, A.D. et Maddox, I.S. (2003). Exopolysaccharides from lactic acid bacteria : perspectives and challenges. vol. 21 (6), pp. 269–274. ISSN 0167-7799. doi : 10.1016/s0167-7799(03)00107-0. (*citée à la p.* 180)

Wemheuer, F., Taylor, J.A., Daniel, R., Johnston, E., Meinicke, P., Thomas, T., et Wemheuer, B. (2020). Tax4Fun2 : prediction of habitat-specific functional profiles and functional redundancy based on 16S rRNA gene sequences. vol. 15 (1). ISSN 2524-6372. doi : 10.1186/s40793-020-00358-7. (*citée à la p.* 175)

Wenzel, W.W., Lombi, E., et Adriano, D.C. (1999). *Biogeochemical Processes in the Rhizosphere : Role in Phytoremediation of Metal-Polluted Soils*, pp. 273–303. Springer Berlin Heidelberg. ISBN 9783662077450. doi : 10.1007/978-3-662-07745-0_13. (*citée aux pp.* 28, 29, 30 *and* 31)

White, T., Bruns, T., Lee, S., et Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninski, et T.J. White (eds.), *PCR Protocols : A Guide to Methods and Applications*, pp. 315–322. Academic Press, San Diego. (*citée aux pp.* 145 *and* 201)

Whiting, S.N., Reeves, R.D., Richards, D., Johnson, M.S., Cooke, J.A., Malaisse, F., Paton, A., Smith, J.A.C., Angle, J.S., Chaney, R.L., Ginocchio, R., Jaffré, T., Johns, R., McIntyre, T., Purvis, O.W., Salt, D.E., Schat, H., Zhao, F.J., et Baker, A.J.M. (2004). Research Priorities for Conservation of Metallophyte Biodiversity and their Potential for Restoration and Site Remediation. *Restoration Ecology*, vol. 12 (1), pp. 106–116. ISSN 1526-100X. doi : 10.1111/j.1061-2971.2004.00367.x. (*citée aux pp.* 6, 34 *and* 38)

Wickham, H. (2016). *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4. URL : https://ggplot2.tidyverse.org. (*citée aux pp.* 99, 122, 143, 176, 179, 198 *and* 205)

Wilson, J.B. et Agnew, A.D. (1992). *Positive-feedback Switches in Plant Communities*, pp. 263–336. Elsevier. ISBN 9780120139231. doi : 10.1016/s0065-2504(08)60149-x. (*citée aux pp.* 7, 37, 123 *and* 195)

Wippel, K. (2023). Plant and microbial features governing an endophytic lifestyle. *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 76, p. 102483. ISSN 1369-5266. doi : 10.1016/j.pbi.2023.102483. (*citée aux pp.* 75, 76, 77 *and* 180)

Wolda, H. (1981). Similarity indices, sample size and diversity. vol. 50 (3), pp. 296–302. ISSN 1432-1939. doi : 10.1007/bf00344966. (*citée à la p.* 146)

Wright, R.J. et Langille, M.G.I. (2025). PICRUSt2-SC : an update to the reference database used for functional prediction within PICRUSt2. vol. 41 (5). ISSN 1367-4811. doi : 10.1093/bioinformatics/btaf269. (*citée aux pp.* 181 *and* 241)

Wu, Y., Ma, L., Zhang, X., Topalović, O., Liu, Q., Feng, Y., et Yang, X. (2020). A hyperaccumulator plant Sedum alfredii recruits Cd/Zn-tolerant but not Pb-tolerant endospheric bacterial communities from its rhizospheric soil. vol. 455 (1–2), pp. 257–270. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-020-04684-0. (*citée à la p.* 165)

Wulff, A.S., Hollingsworth, P.M., Ahrends, A., Jaffré, T., Veillon, J.M., L'Huillier, L., et Fogliani, B. (2013). Conservation Priorities in a Biodiversity Hotspot : Analysis of Narrow Endemic Plant Species in New Caledonia. vol. 8 (9), p. e73371. ISSN 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0073371. (*citée aux pp.* 98, 100 *and* 101)

Xiao, X., Zhu, Y., Gao, Y., Fu, J., Zhao, Y., et Zhao, L. (2021). Inoculation of paddy soils with Rhodopseudomonas palustris enhanced heavy metal immobilisation. *Plant, Soil and Environment*, vol. 67 (1), pp. 55–60. ISSN 12141178, 18059368. doi : 10.17221/355/2020-PSE. URL : http://pse.agriculturejournals.cz/doi/10.17221/355/2020-PSE.html. (*citée aux pp.* 221 *and* 300)

Xiao, Y., Chen, R., Chen, L., Yang, B., Jiang, L., et Fang, J. (2023). Endophytic Fungus Talaromyces sp. MR1 Promotes the Growth and Cadmium Uptake of Arabidopsis thaliana L. Under Cadmium Stress. vol. 80 (11). ISSN 1432-0991. doi : 10.1007/s00284-023-03453-3. (*citée à la p.* 171)

Xinxian, L., Xuemei, C., Yagang, C., Woon-Chung, W.J., Zebin, W., et Qitang, W. (2011). Isolation and characterization endophytic bacteria from hyperaccumulator Sedum alfredii Hance and their potential to promote phytoextraction of zinc polluted soil. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, vol. 27 (5), pp. 1197–1207. ISSN 0959-3993, 1573-0972. doi : 10.1007/s11274-010-0568-3. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11274-010-0568-3. (*citée à la p.* 199)

Xiong, Z., Tian, X., Wang, G., Song, X., Xia, Y., Zhang, H., et Ai, L. (2022). Development of a high-throughput screening method for exopolysaccharide-producing Streptococcus thermophilus based on Congo red. *Food Research International*, vol. 162, p. 112094. ISSN 09639969. doi : 10.1016/j.foodres.2022.112094. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0963996922011528. (*citée à la p.* 205)

Xu, G.h., Chague, V., Melamed-Bessudo, C., Kapulnik, Y., Jain, A., Raghothama, K.G., Levy, A.A., et Silber, A. (2007). Functional characterization of LePT4 : a phosphate transporter in tomato with mycorrhiza-enhanced expression. vol. 58 (10), pp. 2491–2501. ISSN 1460-2431. doi : 10.1093/jxb/erm096. (*citée à la p.* 83)

Xu, L., Pierroz, G., Wipf, H.M.L., Gao, C., Taylor, J.W., Lemaux, P.G., et Coleman-Derr, D. (2021). Holo-omics for deciphering plant-microbiome interactions. *Microbiome*, vol. 9 (1). ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-021-01014-z. (*citée aux pp.* 72 *and* 244)

Yang, M.H., Li, T.X., Wang, Y., Liu, R.H., Luo, J., et Kong, L.Y. (2017). Antimicrobial metabolites from the plant endophytic fungus Penicillium sp. vol. 116, pp. 72–76. ISSN 0367-326X. doi : 10.1016/j.fitote.2016.11.008. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Yang, Z., Yang, F., Liu, J.L., Wu, H.T., Yang, H., Shi, Y., Liu, J., Zhang, Y.F., Luo, Y.R., et Chen, K.M. (2022). Heavy metal transporters : Functional mechanisms, regulation, and application in phytoremediation. *Science of The Total Environment*, vol. 809, p. 151099. ISSN 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.151099. (*citée aux pp.* 47, 49, 50, 55 *and* 141)

Ye, Y. et Doak, T.G. (2009). A Parsimony Approach to Biological Pathway Reconstruction/Inference for Genomes and Metagenomes. vol. 5 (8), p. e1000465. ISSN 1553-7358. doi : 10.1371/journal.pcbi.1000465. (*citée à la p.* 178)

Yi, Y., Huang, W., et Ge, Y. (2008). Exopolysaccharide : a novel important factor in the microbial dissolution of tricalcium phosphate. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, vol. 24 (7), pp. 1059–1065. ISSN 0959-3993, 1573-0972. doi : 10.1007/s11274-007-9575-4. URL : http://link.springer.com/10.1007/s11274-007-9575-4. (*citée aux pp.* 81 *and* 218)

Yin, X., Li, J., Shin, H.d., Du, G., Liu, L., et Chen, J. (2015). Metabolic engineering in the biotechnological production of organic acids in the tricarboxylic acid cycle of microorganisms : Advances and prospects. vol. 33 (6), pp. 830–841. ISSN 0734-9750. doi : 10.1016/j.biotechadv.2015.04.006. (*citée à la p.* 179)

Youle, M., Knowlton, N., Rohwer, F., Gordon, J., et Relman, D. (2013). Superorganisms and Holobionts. *Microbe Magazine*, vol. 8, pp. 152–153. doi : 10.1128/microbe.8.152.1. (*citée à la p.* 69)

Yu, Y., Chen, Z., Xie, H., Feng, X., Wang, Y., et Xu, P. (2022). Overhauling the Effect of Surface Sterilization on Analysis of Endophytes in Tea Plants. vol. 13. ISSN 1664-462X. doi : 10.3389/fpls.2022.849658. (*citée aux pp.* 182 *and* 238)

Yuan, M.M., Guo, X., Wu, L., Zhang, Y., Xiao, N., Ning, D., Shi, Z., Zhou, X., Wu, L., Yang, Y., et al. (2021). Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, vol. 11 (4), pp. 343–348. (*citée à la p.* 147)

Zaccheo, P., Crippa, L., et Pasta, V.D.M. (2006). Ammonium Nutrition as a Strategy for Cadmium Mobilisation in the Rhizosphere of Sunflower. *Plant and Soil*, vol. 283 (1–2), pp. 43–56. ISSN 1573-5036. doi : 10.1007/s11104-005-4791-x. (*citée à la p.* 47)

Zafar, S., Khan, I.M., Ashraf, M.A., Zafar, M., Ahmad, M., Rasheed, R., Mehmood, A., et Ahmad, K.S. (2024). Insights into trehalose mediated physiological and biochemical mechanisms in Zea mays L. under chromium stress. vol. 24 (1). ISSN 1471-2229. doi : 10.1186/s12870-024-05514-6. (*citée à la p.* 85)

Zandi, P. et Schnug, E. (2022). Reactive Oxygen Species, Antioxidant Responses and Implications from a Microbial Modulation Perspective. *Biology*, vol. 11 (2), p. 155. ISSN 2079-7737. doi : 10.3390/biology11020155. (*citée à la p.* 59)

Zanetti, R., Zecchin, S., Colombo, M., Borgonovo, G., Mazzini, S., Scaglioni, L., Facchetti, G., Gandolfi, R., Rimoldi, I., et Cavalca, L. (2022). Ni2+ and Cu2+ Biosorption by EPS-Producing Serratia plymuthica Strains and Potential Bio-Catalysis of the Organo–Metal Complexes. *Water*, vol. 14 (21), p. 3410. ISSN 2073-4441. doi : 10.3390/w14213410. URL : https://www.mdpi.com/2073-4441/14/21/3410. (*citée aux pp.* 217 *and* 302)

Zarraonaindia, I., Owens, S.M., Weisenhorn, P., West, K., Hampton-Marcell, J., Lax, S., Bokulich, N.A., Mills, D.A., Martin, G., Taghavi, S., van der Lelie, D., et Gilbert, J.A. (2015). The Soil Microbiome Influences Grapevine-Associated Microbiota. vol. 6 (2). ISSN 2150-7511. doi : 10.1128/mbio.02527-14. (*citée aux pp.* 165, 272 *and* 273)

Zeng, Q., Zhao, Y., Shen, W., Han, D., et Yang, M. (2023). Seed-to-Seed : Plant Core Vertically Transmitted Microbiota. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol. 71 (49), pp. 19255–19264. ISSN 1520-5118. doi : 10.1021/acs.jafc.3c07092. (*citée à la p.* 74)

Zenteno-Alegría, C.O., Yarzábal Rodríguez, L.A., Ciancas Jiménez, J., Álvarez Gutiérrez, P.E., Gunde-Cimerman, N., et Batista-García, R.A. (2024). Fungi beyond limits : The agricultural promise of extremophiles. *Microbial Biotechnology*, vol. 17 (3), p. e14439. ISSN 1751-7915, 1751-7915. doi : 10.1111/1751-7915.14439. URL : https://sfamjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1751-7915.14439. (*citée à la p.* 219)

Zhang, H., Zhou, H., Bai, J., Li, Y., Yang, J., Ma, Q., et Qu, Y. (2019). Biosynthesis of selenium nanoparticles mediated by fungus Mariannaea sp. HJ and their characterization. vol. 571, pp. 9–16. ISSN 0927-7757. doi : 10.1016/j.colsurfa.2019.02.070. (*citée à la p.* 171)

Zhang, J., Fei, L., Dong, Q., Zuo, S., Li, Y., et Wang, Z. (2022a). Cadmium binding during leaf senescence in Festuca arundinacea : Promotion phytoextraction efficiency by harvesting dead leaves. *Chemosphere*, vol. 289, p. 133253. ISSN 0045-6535. doi : 10.1016/j.chemosphere.2021.133253. (*citée à la p.* 50)

Zhang, L., Angle, J.S., et Chaney, R.L. (2006). Do high-nickel leaves shed by the nickel hyperaccumulator Alyssum murale inhibit seed germination of competing plants? *New Phytologist*, vol. 173 (3), pp. 509–516. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01952.x. (*citée à la p.* 37)

Zhang, L., Guan, Q., Jiang, J., et Khan, M.S. (2023). Tannin complexation with metal ions and its implication on human health, environment and industry : An overview. *International Journal of Biological Macromolecules*, vol. 253, p. 127485. ISSN 0141-8130. doi : 10.1016/j.ijbiomac.2023.127485. (*citée à la p.* 48)

Zhang, S., Qiao, Z., Zhao, Z., Guo, J., Lu, K., Mayo, K.H., et Zhou, Y. (2021a). Comparative study on the structures of intra- and extra-cellular polysaccharides from Penicillium oxalicum and their inhibitory effects on galectins. *International Journal of Biological Macromolecules*, vol. 181, pp. 793–800. ISSN 01418130. doi : 10.1016/j.ijbiomac.2021.04.042. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0141813021007960. (*citée à la p.* 308)

Zhang, T., Wang, J., Sun, Y., Zhang, L., et Zheng, S. (2021b). Versatile Roles of Melatonin in Growth and Stress Tolerance in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 41 (2), pp. 507–523. ISSN 1435-8107. doi : 10.1007/s00344-021-10317-2. (*citée à la p.* 65)

Zhang, X., Chen, B., Yin, R., Xing, S., Fu, W., Wu, H., Hao, Z., Ma, Y., et Zhang, X. (2022b). Long-term nickel contamination increased soil fungal diversity and altered fungal community structure and co-occurrence patterns in agricultural soils. vol. 436, p. 129113. ISSN 0304-3894. doi : 10.1016/j.jhazmat.2022.129113. (*citée à la p.* 165)

Zhao, W.T., Shi, X., Xian, P.J., Feng, Z., Yang, J., et Yang, X.L. (2019). A new fusicoccane diterpene and a new polyene from the plant endophytic fungus Talaromyces pinophilus and their antimicrobial activities. vol. 35 (1), pp. 124–130. ISSN 1478-6427. doi : 10.1080/14786419.2019.1616727. (*citée aux pp.* 163 *and* 238)

Zheng, Q., Xin, J., Zhao, C., et Tian, R. (2024). Role of methylglyoxal and glyoxalase in the regulation of plant response to heavy metal stress. *Plant Cell Reports*, vol. 43 (4). ISSN 1432-203X. doi : 10.1007/s00299-024-03186-y. (*citée aux pp.* 61, 62, 63, 64 *and* 65)

Zhu, G., Xie, L., Tan, W., Ma, C., et Wei, Y. (2022). Cd2+ tolerance and removal mechanisms of Serratia marcescens KMR-3. *Journal of Biotechnology*, vol. 359, pp. 65–74. ISSN 01681656. doi : 10.1016/j.jbiotec.2022.09.019. URL : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168165622002280. (*citée aux pp.* 217 *and* 302)

Zhu, M., Ding, Y., Li, X., Xiao, Y., Zhao, Z., et Li, T. (2021). Biodiversity of Root Endophytic Fungi from Oxyria sinensis Grown in Metal-Polluted and Unpolluted Soils in Yunnan Province, Southwestern China. vol. 10 (12), p. 2731. ISSN 2223-7747. doi : 10.3390/plants10122731. (*citée aux pp.* 165 *and* 273)

Zientara, K., Wawrzyńska, A., Łukomska, J., López-Moya, J.R., Liszewska, F., Assunção, A.G., Aarts, M.G., et Sirko, A. (2009). Activity of the AtMRP3 promoter in transgenic Arabidopsis thaliana and Nicotiana tabacum plants is increased by cadmium, nickel, arsenic, cobalt and lead but not by zinc and iron. *Journal of Biotechnology*, vol. 139 (3), pp. 258–263. ISSN 0168-1656. doi : 10.1016/j.jbiotec.2008.12.001. (*citée à la p.* 56)

Özdemir, S., Kilinc, E., Poli, A., Nicolaus, B., et Güven, K. (2009). Biosorption of Cd, Cu, Ni, Mn and Zn from aqueous solutions by thermophilic bacteria, Geobacillus toebii sub.sp. decanicus and Geobacillus thermoleovorans sub.sp. stromboliensis : Equilibrium, kinetic and thermodynamic studies. vol. 152 (1), pp. 195–206. ISSN 1385-8947. doi : 10.1016/j.cej.2009.04.041. (*citée à la p.* 228)

CONTRIBUTION À LA RECHERCHE, À LA FORMATION ET À LA VULGARISATION

“Bâtir, Transmettre, Rayonner”

Université de la Nouvelle-Calédonie



©Dr Rodrigue Alexandre Govan

Valorisations scientifiques

Revues internationales avec comité de lecture

Dijoux, J., Gigante, S., Lecellier, G., Guentas, L., et Burtet-Sarramegna, V. (2025). **Plant nickel-exclusion versus hyperaccumulation : a microbial perspective**. *Microbiome*, vol. 13 (1), p. 110. ISSN 2049-2618. doi : 10.1186/s40168-025-02098-7.

Conférences internationales

Dijoux, J., Xuma, C., Fogliani, O., Chesnais, L., Thomas, A., Akhoun, C., le Floc'h, A., Gigante, S., Medevielle, V., Guentas, L., et Burtet-Sarramegna, V. (2024). **New Caledonian metallophytes : a remarkable bacteria and fungi hub**. In *Australian Society for Microbiology Annual Scientific Meeting 2024*. Oral presentation.

Dijoux, J., Gigante, S., Lecellier, G., Thomas, A., le Floc'h, A., Medevielle, V., Gunkel-Grillon, P., Guentas, L., et Burtet-Sarramegna, V. (2023). **Etude de la diversité microbienne de deux métallophytes endémiques de Nouvelle-Calédonie : *Psychotria gabriellae* et *Psychotria semperflorens***. In *Workshop ADN environnemental et techniques omiques*. Présentation orale.

Dijoux, J., Xuma, C., Fogliani, O., Chesnais, L., Thomas, A., le Floc'h, A., Gigante, S., Medevielle, V., Gunkel-Grillon, P., Guentas, L., et Burtet-Sarramegna, V. (2023). **Role of New Caledonian metallophyte microbiome in metallic stress adaptation**. In *The 5th Pacific Islands Universities Research Network Conference*. Oral presentation.

Communications orales

Dijoux, J. (2023). **Étude de la structure et dynamique du microbiome des métallophytes néo-calédoniennes pour le développement de biotechnologies microbiennes**. In *Doctoriales de l'École Doctorale du Pacifique*, Université de la Nouvelle-Calédonie. Nouméa, Nouvelle-Calédonie. Oral presentation.

Dijoux, J. (2022). **Structure et dynamique du microbiome de métallophytes néo-calédoniennes pour le développement de biotechnologies microbiennes**. In *Doctoriales de l'École Doctorale du Pacifique*, Université de la Nouvelle-Calédonie. Nouméa, Nouvelle-Calédonie. Poster presentation.

Formation doctorale — Participations au formations doctorales suivantes : Eportfolio Mahara ; communication et préparation de l'après-thèse ; enseigner dans le supérieur en contexte multiculturel ; et éthique et déontologie de la recherche.

Participation aux jurys de stages (licence SVT) — Trois participations en 2022 et deux en 2023.

Encadrement de stagiaires (niveau M2) — Encadrement de deux stagiaires de master 2 dans le cadre des travaux de la thèse : Adrien Thomas, accompagné à 100% ; et Chaïa AKHOUN, accompagné à 20%.

Enseignement dans le supérieur — Travaux pratique en biochimie structurale (96 h) : dosage par spectrophotométrie de l'ADN et de l'ARN ; étude d'un triglycéride (détermination des indices de saponification, d'iode et d'acides gras libres) ; dosage spectrophotométrique et polarimétrique d'une solution de saccharose inconnue ; et indentification d'acides aminés inconnus (CCM, pH-métrie).

Résumé

La Nouvelle-Calédonie, constituée d'environ un tiers de sols ultramafiques et considérée comme un "*hotspot*" de biodiversité mondiale, abrite de nombreuses espèces végétales capables d'exclure, d'accumuler, voire même d'hyperaccumuler les métaux. Ces espèces, qualifiées de métallophytes, possèdent un microbiome lui-même adapté au stress métallique. Ce microbiome peut influencer positivement la *fitness* et l'expression phénotypique de leur plante hôte dans un contexte ultramafique. Son étude permet de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux différents comportements adaptatifs (hyperaccumulation *vs.* exclusion) des métallophytes dans ces écosystèmes extrêmes.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons caractérisé les communautés bactériennes et fongiques associées aux feuilles, fruits, racines et sols rhizosphériques de quatre espèces végétales endémiques de Nouvelle-Calédonie. En comparant des espèces hyperaccumulatrices de Ni — *Psychotria gabriellae* et *Geissois pruinosa* — à des espèces non-accumulatrices — *P. semperflorens* et *G. racemosa* —, nous avons cherché à identifier un éventuel microbiome spécifique aux espèces hyperaccumulatrices et non-accumulatrices de Ni étudiées, qui pourrait favoriser leur phénotype respectif et leur adaptation aux sols ultramafiques.

Pour ce faire, deux approches complémentaires ont été menées : culture-indépendante et culture-dépendante. Par séquençage d'amplicons, nous avons identifié et comparé l'ensemble des microorganismes présents dans tous les compartiments des plantes. Parallèlement, nous avons isolé des bactéries et champignons cultivables présentant des traits d'intérêt (promotion de la croissance, résistance aux métaux) en vue de futures applications, notamment dans des biotechnologies innovantes, des stratégies de revégétalisation plus efficaces ou des expériences de phytoremédiation bioaugmentée.

Ces travaux sont les premiers à explorer les microbiomes des espèces néo-calédoniennes *P. gabriellae*, *P. semperflorens*, *G. pruinosa* et *G. racemosa*. Ils ont permis d'aboutir à la création d'une collection de microorganismes ouvrant plusieurs pistes de valorisation sur le territoire néo-calédonien, et à un apport fondamental dans la compréhension du phénotype d'hyperaccumulation du Ni chez *P. gabriellae* et *G. pruinosa*.

Mots clés *: ETM ; Geissois ; Hyperaccumulation du Ni ; Métallophytes ; Microorganismes bactériens ; Microorganismes fongiques ; Nouvelle-Calédonie ; Psychotria ; Traits PGP ; Séquençage d'amplicons.*

Abstract

New Caledonia, comprising about one-third ultramafic soils and recognised as a global biodiversity hotspot, hosts numerous plant species capable of excluding, accumulating, or even hyperaccumulating metals. These species, known as metallophytes, harbour a microbiome that is itself adapted to metal stress. This microbiome can positively influence the fitness and phenotypic expression of the host plant in an ultramafic context. Its study provides key insights into the mechanisms underlying the contrasting adaptive behaviours (hyperaccumulation vs exclusion) of metallophytes in these extreme ecosystems.

As part of this PhD work, we characterised the bacterial and fungal communities associated with the leaves, fruits, roots, and rhizospheric soils of four plant species endemic to New Caledonia. By comparing Ni-hyperaccumulating species — *Psychotria gabriellae* and *Geissois pruinosa* — with non-accumulating species — *P. semperflorens* and *G. racemosa* — we aimed to identify potential microbiomes specific to hyperaccumulating and non-accumulating Ni species, which could contribute to their respective phenotypes and adaptation to ultramafic soils.

To achieve this, two complementary approaches were undertaken : culture-independent and culture-dependent. Through amplicon sequencing, we identified and compared the microbial communities present in all plant compartments. In parallel, we isolated cultivable bacteria and fungi exhibiting traits of interest (growth promotion, metal resistance), with a view to future applications, including innovative biotechnologies, more efficient revegetation strategies, and bioaugmented phytoremediation experiments.

This study is the first to explore the microbiomes of the New Caledonian species *P. gabriellae*, *P. semperflorens*, *G. pruinosa* and *G. racemosa*. It led to the establishment of a collection of microorganisms, opening up several possibilities for valorisation within New Caledonia, and to a fundamental contribution to our understanding of the Ni hyperaccumulation phenotype in *P. gabriellae* and *G. pruinosa*.

Keywords *: Amplicon sequencing ; Bacterial microorganisms ; Fungal microorganisms ; Geissois ; Metallophytes ; MTE ; New Caledonia ; Ni hyperaccumulation ; PGP traits ; Psychotria.*

Julie Dijoux

deux mille vingt-cinq