

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



Université Mouloud Mammeri De Tizi-Ouzou
Faculté Des Sciences Biologiques Et Des Sciences Agronomiques

Département des sciences agronomiques

Mémoire de fin d'études

En vue de l'obtention du diplôme de master

Spécialité : Production végétale

Thème

**Synthèse bibliographique sur le rôle des Rhizobacteries
Pseudomonas spp Fluorescents dans le contrôle des
maladies phytopathogènes**

Présenté par :

M^{elle} NAIT OUYAHIA Karima.

M^{elle} HAMOUCHE Celia.

Date de soutenance :

17/12/2020 .

Soutenu devant le jury composé de :

Promotrice : M^{me} DAHOUMANE-LARBAOUI A. M.A.A UMMTO

Président : M^r AIT SAID S. M.C.A UMMTO

Examinatrice : M^{elle} BOUTEBTOUB W. M.C.B UMMTO

PROMOTION : 2019/2020



Remerciement

Nous tenons à remercier Allah qui nous a donné la force et la patience durant ces Longues années d'études et le courage d'accomplir ce modeste travail.

Nos remerciements les plus sincères accompagnés de notre profond respect vont à :

M^{me} Dahoumane-Larbaoui A. Maitre Assistante a l'UMMTO qui nous a fait l'honneur d'avoir Dirigé ce travail et de nous avoir encouragés au long de ce temps. Nous la remercions pour sa disponibilité, son aide précieux, son écoute, ses conseils et surtout sa confiance.

M^r AIT SAID S. Maitre de conférence A de l'UMMTO , qui nous a fait l'honneur d'être le président du jury.

M^{elle} BOUTEBTOUB W. Maitre de conférence B de l'UMMTO d'avoir accepté d'examiner notre travail.





Dédicace

Je dédie ce modeste travail à :

A mes très chers parents : Vous êtes des parents en or et les mots que j'écrirai ne pourront pas suffire pour exprimer mon respect, mon amour et ma considération pour les sacrifices que vous avez consenti pour mon éducation et mon bien être.

Je vous remercie pour tout le soutien et l'amour que vous me portez depuis mon enfance, c'est à vous que je dois cette réussite, je vous dois ce que je suis aujourd'hui et ce que je serai demain et je ferai toujours de mon mieux pour ne jamais vous décevoir.

Que dieu vous accorde santé, bonheur et longue vie.

A mon cher frère Khellaf : Tu m'as toujours guidé vers la réussite merci pour ton encouragement et ton soutien tout au long de mes études, je te souhaite un avenir plein de joie, de bonheur et de réussite.

A mes chères sœurs Lynda et Anais : Vous avez toujours été à mes côtés pour me remonter le moral dans les moments les plus difficiles, merci pour votre amour et votre encouragement.

Je vous souhaite beaucoup de bonheur et que dieu vous aide à réaliser vos vœux.

A mes grands-mères : Que dieu vous accorde longue vie et bonne santé.

A la mémoire de mes grands-pères : Paix à leurs âmes.

A toute ma famille, mes amis ...

A toute les personnes que j'aime

Celia





Dédicace

Avec un énorme plaisir, un cœur ouvert et une joie que je dédie ce travail :

A mes chers parents

Grâce à vos sacrifices, votre soutien, votre amour, vos encouragements et votre confiance que je suis là. J'espère vous rendre fières chaque jour. Maman, Papa je vous aime. Que le bon dieu vous accorde santé, bonheur et longue vie.

A mon frère et sa femme

Je vous remercie Pour votre affection compréhension et encouragement. Tout ma tendresse pour que vous soyez heureux.

A mes chères sœurs et leurs époux

Merci pour votre soutien, amour et patience. Tous mes souhaits pour que votre vie soit pleine de bonheur.

A mes petits neveux

Je vous souhaite un avenir plein de réussite de joie et que Allah vous garde.

A ma sœur adorée

Toujours t'été à mes côtés a m'aidé et m'encourager. Je te souhaite beaucoup de réussite et tout le bonheur du monde.

A mon binôme

Pour le temps sacrifié et les moments passés ensemble durant la réalisation de ce travail, je te souhaite la réussite dans ta vie.

A la personne près de mon cœur

Mon ami de toujours, L'amour de ma vie ton soutien, ton attachement, ta gentillesse et ton Amour m'ont permis de mener bien cette tâche.

A tous mes amis, ma famille et tous ce qui m'ont aidé dans ce travail de loin au de près

Karima



Liste des abréviations

ACC : 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate

AIA : Acide indole acétique

C° : Degré Celsius

DAPG : Diacetylphloroglucinol

DRB : Rhizobactérie délétère

FAO : Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

Fe : Fer

Fe³⁺ : Fer ferrique

HCN : Cyanure d'hydrogène

IPM : Programme intégré de la gestion des parasites

ISR : Résistance systémique induite

JA : Acide jasmonique

K : Potassium

KDa : Kilodalton

LPS : Lipopolysaccharides

M : Mole

MAMP_s : Profile moléculaire associé aux microbes

N : Azote

N₂ : Azote atmosphérique

NH₃⁺ : Azote ammoniacal

NH₄⁺ : Ammonium

NO₃⁻ : Nitrate

PHZ: Phénazines

PLT: Pylutéorine

PNR: Pyrrolnitrine

PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria

P : Phosphore

Spp :Espèces

µm : Micromètre

Liste des figures

Figure 1 : Effet biofertilisant des PGPR sur la croissance et la vigueur des plants de poivron	04
Figure 2 : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR.....	05
Figure 3 : Schéma général des voies de mobilisation et immobilisation du phosphore dans le sol par les bactéries	06
Figure 4 : Observation par microscope électronique à balayage d'une souche de <i>Pseudomonas</i> sp.....	16
Figure 5 : Photographie microscopique électronique à balayage de <i>Pseudomonas</i> spp <i>Fluorescens</i>	16
Figure 6 : Activité antagoniste obtenue par la souche S66 vis à vis des trois isolats fongiques sur le milieu PDA	18
Figure 7 : Différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les rhizobactéries	25
Figure 8 : Structure générale des sidérophores.....	27
Figure 9 : Fonctions biologiques des sidérophores	27
Figure 10 :Compétition vis-à-vis du fer dans la rhizosphère.....	28

Liste des tableaux

Tableau 1 : Substances libérées par PGPR favorisant la croissance des plantes.	09
Tableau 2 : Stimulation de la croissance et du rendement des cultures après inoculation des souches de <i>Pseudomonas spp Fluorescents</i>	14
Tableau 3 : Antibiotiques produits par Rhizobacteria.....	20
Tableau 4 : Principaux antibiotiques sécrétées par les <i>Pseudomonas spp Fluorescents</i>	23
Tableau 5 : Sidérophores produits par les <i>Pseudomonas spp Fluorescents</i>	29

Sommaire

Liste des abréviations.

Liste des figures.

Liste des tableaux.

Introduction générale..... 01

Chapitre I : Propriétés des PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria)

1. Généralité sur les PGPR	03
2. Différentes formes de PGPR	03
2.1. Phytobénéfiques	03
2.2. Biopesticides	03
2.3. Biofertilisants	03
3. Effets bénéfiques des PGPR.....	04
3.1. Augmentation de la disponibilité des éléments nutritifs	05
3.1.1. Fixation de l'azote	05
3.1.2. Solubilisation de phosphore	06
3.1.3. Solubilisation de potassium.....	07
3.1.4. Fer.....	07
3.2. Stimulation de la croissance	07
3.3. Stimulation de la germination	10
3.4 . Phytoremédiation	10
3.5 . Biocontrôle des maladies phytopathogènes	11

Chapitre II : Généralité sur les *Pseudomonas* spp *Fluorescents*

1. Historique des <i>Pseudomonas</i>	12
2. Généralité sur les <i>Pseudomonas</i>	12
3. Habitat des <i>Pseudomonas</i>	15
4. Caractéristiques des <i>Pseudomonas</i>	15

Chapitre III :Activités antagonistes des *Pseudomonas* spp *Fluorescents* dans le contrôle des maladies phytopatogènes

1. Mécanismes d'actions	19
1.1. Compétition.....	19
1.2. Antibiose	20
1.2.1. Phénazines	20
1.2.2. 2,4 diacetylphloroglucinol.....	21
1.2.3. Pyrrolnitrine	21
1.2.4. Pyolutéorine	22
1.2.5. Cyanure d'hydrogène	22
1.3. Induction de la résistance systémique de la plante (RSI).....	24
1.4. Production des sidérophores	26
1.5. Production des composés volatils	30
Conclusion	31

Références bibliographique.

Introduction générale

L'agriculture constitue la source principale de nutrition pour l'humanité. En effet, les récents rapports de la FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture) indiquent que d'ici 2050 il sera nécessaire de doubler la production agricole mondiale actuelle pour nourrir les 9 milliards d'êtres humains. Avec cette croissance démographique forte, les techniques agricoles traditionnelles et conventionnelles sont devenues insuffisantes pour répondre aux besoins futurs de l'agriculture (Singh *et al.*, 2017).

De plus, chaque année des pertes économiques très importantes sont signalées à cause de l'occurrence des maladies des plantes à l'échelle mondiale, qui sont devenues une menace majeure pour la production agricole et la stabilité des écosystèmes naturels, elles sont responsables de la perte d'au moins 10 % de la production mondiale alimentaire (Strange et Scott, 2005).

La mécanisation et les moyens modernes de l'agronomie (fertilisation, pesticides, ...) sont devenus de plus en plus critiqués en raison des dégradations de l'environnement dont elles sont responsables pour grande partie. L'utilisation des produits chimiques sous forme des fertilisants et des pesticides ou les plantes résistantes sont à la base de l'amélioration des rendements des diverses cultures (Kirdi, 2011). Mais ces intrants chimiques ont provoqué des sérieux problèmes sur la biodiversité, la santé humaine, et le développement de la résistance chez les agents pathogènes (insectes, nématodes, champignons, bactéries). Ces contraintes ont obligé la communauté scientifique à chercher des solutions alternatives pour assurer la durabilité de l'agriculture par l'utilisation des microorganismes bénéfiques (Vessey, 2003) en augmentant le rendement et en sauvegardant les ressources naturelles et la santé des plantes (Kirdi, 2011).

Plusieurs méthodes ont été proposées pour améliorer la croissance des plantes. Parmi elles, l'utilisation des bactéries rhizosphériques est la plus étudiée. Ces bactéries nommées PGPR (Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) et exercent un effet bénéfique sur les plantes par la stimulation de leur croissance ou par l'induction des mécanismes de défense. (Felici *et al.*, 2008).

Plusieurs formulations de PGPR sont commercialisées qui semblent promouvoir la croissance par au moins un des mécanisme: suppression des maladies des plantes (bioprotecteurs), l'amélioration de l'acquisition des nutriments (engrais biologiques), ou la production de phytohormones (biostimulants). Les bactéries dans le genre *Bacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, et *Agrobacterium* sont les agents de lutte

biologique principalement étudiées et sont de plus en plus commercialisées (Ma'rcia do Vale Barreto Figueiredo *et al.*, 2010).

Parmi ces PGPR, on trouve les *Pseudomonas spp. Fluorescents*. Leur utilisation dans l'agriculture en tant que biofertilisants ou biopesticides offre un bon rendement et pourrait permettre de diminuer les apports d'engrais ou de pesticides chimiques (Rabhi, 2011). Ces bactéries sont un bon outil de lutte biologique car elles peuvent également augmenter le niveau de résistance des plantes aux diverses maladies grâce à leur activité antagoniste vis-à-vis des phytopathogènes par la production des métabolites secondaires à effet antimicrobien tels que les phénazines, pyolutéorine et pyrrolnitrine qui provoquent la lyse cellulaire, arrêt de la réplication de l'ADN, pouvoir oxydant...etc. (Rai, 2017).

Alors quelles sont les Propriétés des PGPR et leurs effets bénéfiques ?

Quelles sont les activités antagonistes des *Pseudomonas spp Fluorescents* vis-à-vis les phytopathogènes ?

Chapitre I

Propriétés des PGPR

1. Généralité sur les PGPR :

Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR) ont été définies pour la première fois par Kloepper et Schroth 1978, comme étant les bactéries qui colonisent le sol (Dorjey et Dolkar ,2017). Le terme PGPR provenant de l'anglais « Plant Growth Promoting Rhizobacteria » désigne les bactéries qui exercent un effet bénéfique sur la croissance et le développement des plantes par différents moyens. Généralement, elles sont des souches très compétitives capables de coloniser le système racinaire des plantes (Abnatura, 2013). Les PGPR les plus fréquemment identifiées sont *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Acinetobacter*, *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Frankia*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia*, *Thiobacillus*, *Azotobacter* et autres (Gosal et kaur, 2017).

Les PGPR composent un groupe hétérogène de bactéries qui peuvent se développer dans, sur, ou autour des tissus des racines végétales, stimulant la croissance des plantes directement et / ou indirectement (Kang et Shen, 2013).

2. Les différentes formes des PGPR :

2.1. Phytobénéfiques :

Sont des microorganismes capables de stimuler la croissance végétale par la production des phytohormones comme les auxines, cytokinines et gibbérellines ou de changer la concentration des régulateurs de croissance tels que l'acide indole acétique AIA et l'éthylène, à l'intérieur de la plante (Lugtenberg et *al.*, 2002 ; Vessey, 2003) .

2.2. Biopesticides :

Sont des microorganismes qui favorisent la croissance des plantes en contrôlant les agents phytopathogènes, principalement par la production des antibiotiques, sédérophores, cyanure d'hydrogène et la production des enzymes qui dégradent les parois cellulaires (Somers et *al.*, 2004) .

2.3. Biofertilisants :

Sont des substances d'origine organique contenant des microorganismes. Quand elles sont appliquées à la semence, à la surface de la plante ou au sol, elles colonisent la rhizosphère ou l'endosphère et stimulent la croissance végétale (Figure 1) par l'amélioration

de la nutrition ou elles augmentent la disponibilité des nutriments essentiels à la plante par la fixation biologique de l'azote, la solubilisation de phosphore insoluble et du potassium (Vessey, 2003).



Figure 1 : L'effet biofertilisant des PGPR sur la croissance et la vigueur des plants de poivron (Roskopf et *al.*, 2005).

A : Plantes témoins non-inoculées.

B : Plantes inoculées.

3. Effets bénéfiques des PGPR :

Les effets bénéfiques des rhizobactéries sur la croissance végétale résultent de différents mécanismes exercés par les PGPR dont les modes d'action sont directs ou indirects (figure2). Les mécanismes indirects sont, en général, ceux qui se produisent en dehors de la plante, tandis que les mécanismes directs sont ceux qui se produisent à l'intérieur de la plante et affectent directement leur métabolisme. Ces mécanismes pouvant être actifs simultanément ou séquentiellement à différentes étapes de la croissance des plantes (Gupta et *al.*, 2000). De plus, les PGPR peuvent contribuer dans l'amélioration de la résistance de la plante aux stress biotiques et abiotiques (la salinité, la sécheresse et à la toxicité des métaux lourds) (Van der heijden et *al.*, 2008).

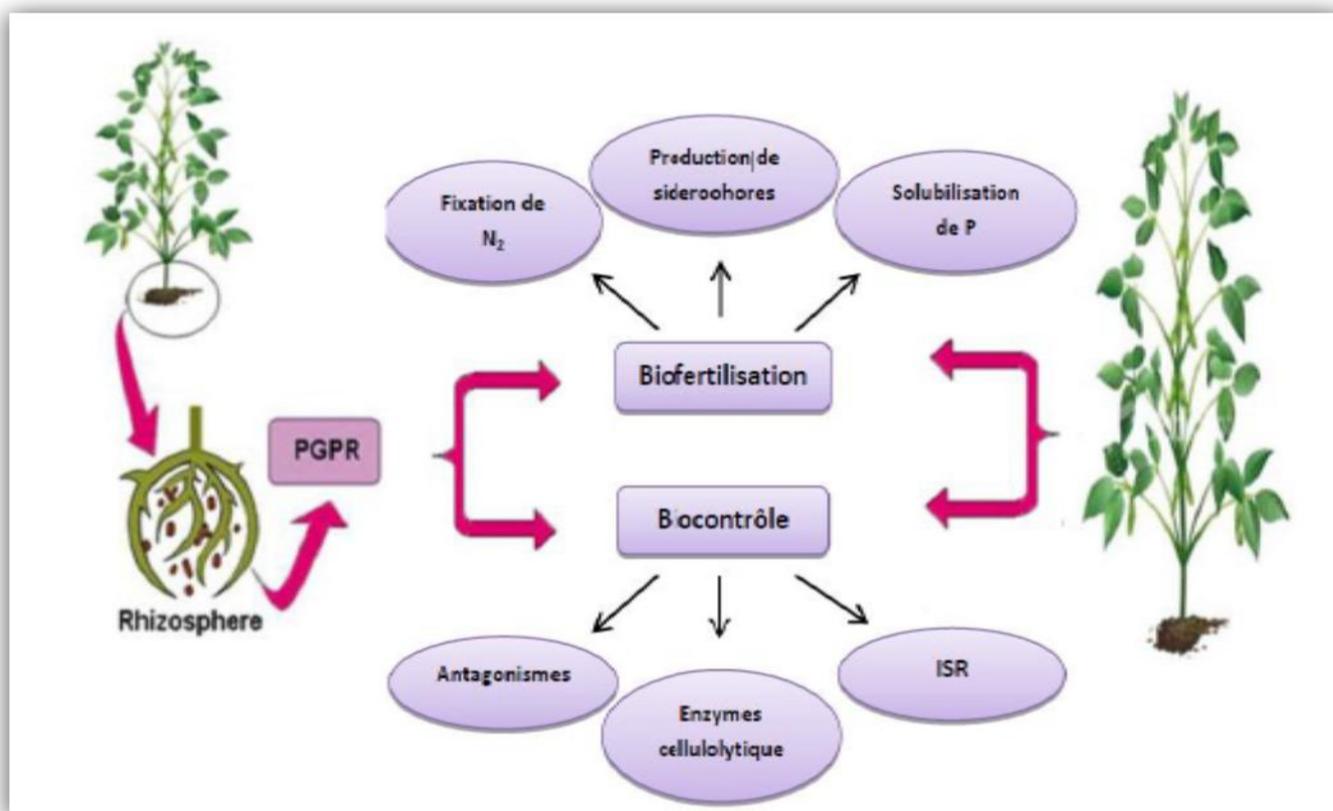


Figure 2 : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR (Khan et al., 2009).

3.1. Augmentation de la disponibilité des éléments nutritifs :

La croissance végétale peut être favorisée par une meilleure fertilité du sol en éléments nutritifs de base (N, P, K) et en oligoéléments. Le phosphore (P), l'azote (N) et le potassium (K) sont parmi les principaux facteurs limitant de la croissance végétale.

3.1.1. Fixation de l'azote (N) : L'azote est le nutriment le plus vital pour la croissance et la productivité des plantes. Bien qu'il y ait environ 78 % de N_2 dans l'atmosphère, mais il n'est pas disponible pour les plantes en croissance (Muness, 2013). La fixation biologique de l'azote par les bactéries du sol est considérée comme l'un des principaux mécanismes par lequel les plantes bénéficient de l'association microbienne (Sahinet al., 2004).

Les PGPR les plus connus pour leur rôle de stimulation des plantes grâce à leur capacité de fixer l'azote atmosphérique et le convertir en formes utilisables par la plante sont : *Azoarcu ssp.*, *Burkholderia sp.*, *Pseudomonas sp.*, *Herbaspirillum* ; *Azotobacter* *Paenibacillus* et *Azospirillum brasilense*, qui transforment l'azote atmosphérique en ammoniac en utilisant un système enzymatique complexe connu sous le nom de la nitrogénase (Weyens et al., 2010; Arora et al., 2012).

3.1.2. Solubilisation du phosphore(P) : Le phosphore est le deuxième nutriment important limitant la croissance des plantes après l'azote. Il est largement disponible dans le sol sous deux formes organique et inorganique (khan et *al.*, 2009). Il joue un rôle pratiquement important dans tous les processus métaboliques majeurs dans les plantes, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration (Khan et *al.*, 2010). Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99 % de présents sous la forme insoluble, immobilisée et précipitée. Les plantes absorbent le phosphate uniquement sous deux formes solubles : les ions monobasique (H_2PO_4) et basique (HPO_4^{2-}) (Govind et *al.*, 2015).

La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du phosphore insoluble en phosphore soluble, En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles. Cette dernière se fait sous l'action des acides organiques de faible poids moléculaire (Ahemad et Kibret, 2013) et de différentes phosphatases (Glick, 2012) synthétisés par certaines bactéries du sol appartenant aux genres : *Azotobacter* spp., *Bacillus* spp., *Enterobacter* spp., *Erwinia* spp., *Flavobacterium* spp., *Microbacterium* spp., *Pseudomonas* spp., *Serratia* spp. Et *Rhizobium* spp. (Bhattacharyya et Jha, 2012) ;(figure 3).

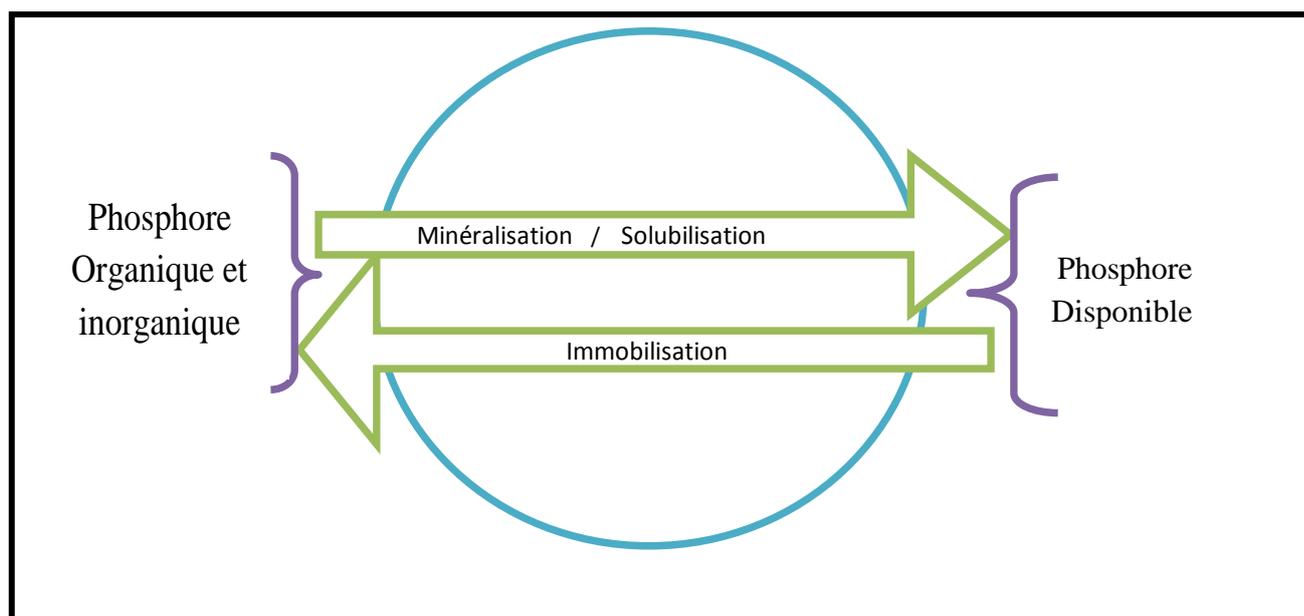


Figure 3 : Schéma général des voies de mobilisation et immobilisation du phosphore dans le Sol par les bactéries (Khan et *al.*, 2009).

3.1.3. Solubilisation du potassium : C'est le troisième nutriment majeur important pour les plantes. Les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90 % de potassium dans le sol existe sous forme de roches insolubles et de minéraux de silicate (Parmar et Sindhu, 2013).

En outre, en raison de l'application déséquilibrée des engrais, la carence en potassium devient l'une des principales contraintes dans la production végétale. Sans potassium adéquat, les plantes ont des racines mal développées, poussent lentement, produisent de petites graines et ont des rendements plus faibles (Kumar et Dubey, 2012). On a signalé que les micro-organismes du sol jouaient un rôle clé dans le cycle de potassium naturel et, par conséquent, les rhizobactéries comme les *Pseudomonas* solubilisent le potassium présent dans le sol en fournissant une technologie alternative pour rendre le potassium disponible pour l'absorption par les plantes (Rogers et al., 1998).

3.1.4. Le fer (Fe) : Il fait partie des oligoéléments essentiels des végétaux. Il est présent de manière abondante dans les sols sous sa forme ferrique (Fe^{3+}). Cette forme est peu soluble et difficile à acquérir par les plantes, son absorption nécessite alors un transporteur.

Certaines bactéries sont capables de libérer des sidérophores, des molécules de faible poids moléculaire ayant une forte affinité pour le fer. Ces sidérophores peuvent former des complexes sidérophore- Fe^{3+} pour extraire, chélater et transporter le fer à proximité des racines. Ce complexe est reconnu au niveau racinaire par des récepteurs protéiques spécifiques où il peut être absorbé. Les plantes produisent elles-mêmes des phytosidérophores. Les PGPR permettent donc de renforcer ce mécanisme (Morrissey et Guerinot, 2009).

3.2. Stimulation de la croissance végétale :

Plusieurs étapes de la croissance et du développement des plantes telles que l'élongation et la division cellulaires, la différenciation tissulaire, et la dominance apicale sont régulées par des hormones. Les mécanismes directs des PGPR sur la croissance des plantes comprennent la production de phytohormones telles les auxines, les cytokinines, les acides gibbérelliques et l'abaissement du taux d'éthylène chez la plante (Tableaux 1) (Costacurta et Vanderleyden, 1995 ; Glick, 1995; Lucy et al., 2004). L'AIA est le plus important groupe des auxines (Ashrafuzzaman et al., 2009) et quantitativement le plus produit par les PGPR, plus particulièrement par les *Pseudomonas*. Les régulateurs de croissance des végétaux sont les substances qui influencent les processus physiologiques de la plante à de très faibles

concentrations et modifient ou contrôlent un ou plusieurs événements spécifiques du métabolisme d'une plante. La modification de l'architecture racinaire par l'augmentation de la surface et de la longueur des racines permet un grand accès à la plante aux éléments nutritifs du sol (Glick, 2012). Les hormones végétales sont des signaux chimiques affectant la capacité de la plante à réagir à son environnement. Elles jouent un rôle important dans la réponse de la plante aux stress biotiques et abiotiques (Ashrafuzzaman et *al.*, 2009).

Les travaux de Zermane et *al.*, 2007, ont abouti à la sélection de rhizobactéries bénéfiques efficaces dans la stimulation de la croissance de la fève et le biocontrôle de l'orobanche (*crenata Forsk.*) qui est une phanérogame parasite très nuisible aux légumineuses alimentaires, la fève (*Vicia faba L.*) en particulier.

Tableau 1 : Substances libérées par PGPR favorisant la croissance des plantes (Munees et Mulugeta, 2013).

PGPR	Traits de promotion de la croissance des plants
<i>Pseudomonas putida</i> ; <i>Pseudomonas aeruginosa</i> ; <i>Klebsiella sp</i> ; <i>Enterobacter asburiae</i>	AIA, siderophores, HCN, ammoniacque, exo- polysaccharides, solubilisation du phosphate
<i>Psychrobacter sp.</i> SRS8, <i>Bradyrhizobium sp.</i> 750, <i>Pseudomonas sp.</i> , <i>Ochrobactru mcytisi</i>	Mobilisation des métaux lourds
<i>Stenotrophomonas maltophilia</i>	Activité du Nitrogenase, solubilisation du phosphate, AIA, ACC deaminase
<i>Pseudomonas sp</i> <i>Burkholderia</i> <i>Pseudomonas sp.</i> <i>Pseudomonas, Bacillus</i>	Solubilisation du Phosphate, AIA, siderophore, HCN, potential de biocontrol ACC deaminase, AIA, siderophore, solubilisation des métaux lourds, solubilisation du phosphate Solubilisation du Phosphate, AIA et siderophores
<i>Bacillus spp.</i> , <i>Pseudomonas spp.</i> , <i>Azotobacter spp.</i> , <i>Rhizobium spp.</i>	AIA, production de l'ammoniacque
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> <i>Bacillus subtilis</i>	Activité antifongique

3.3. Stimulation de la germination des graines :

Les PGPR utilisées comme des bio fertilisants sont efficaces pour l'amélioration des rendements des cultures en améliorant les paramètres de rendement, notamment le taux de germination des semences comme il a été démontré chez des souches d'*Azospirillum*, *Pseudomonas* et *Azotobacter* (Shaukat et al., 2006). Certaines souches bactériennes, appartenant en particulier au groupe des *Pseudomonas* spp *Fluorescents*, semblent améliorer la germination des graines lorsque les conditions d'environnement sont défavorables. Hôte et al (1991) ont enregistré une augmentation significative du taux de germination des semences de maïs soumises au froid après inoculation de deux souches de *Pseudomonas* spp *Fluorescents*. L'une d'entre elles, a de plus, permis de maintenir le pourcentage de germination d'un lot de semences âgé de deux ans au même niveau que celui uniquement âgé d'un an (Kloepper et al., 1986).

La stimulation de la germination des graines par les souches B₁ et B₂ de *Pseudomonas fluorescens* a été démontré sur les grains de tomate (Imkhlef et Leghima ,2017) sur deux légumineuse arborescentes.

3.5. Phytoremédiation :

Étant non dégradables, les métaux lourds doivent être éliminés des sols contaminés. Ce problème a été résolu en utilisant une « technologie verte » impliquant des plantes tolérantes aux métaux pour nettoyer les sols pollués (Ullah et al., 2015). Il s'agit d'une technologie d'assainissement rentable, efficace et respectueuse de l'environnement (Dary et al., 2010). La phytoremédiation est une approche utilisée pour enlever, détruire ou séquestrer les polluants des sols et de l'eau. elle est généralement considérée comme une option de gestion écologique pour les sols pollués (Rajkumar et al., 2010).

L'établissement optimal des plantes (comme les légumineuse) dans les sols contaminés où l'azote et le phosphore sont gravement déficients, nécessite la présence des PGPR nécessaires à la fixation de l'azote atmosphérique et à la solubilisation des phosphates (Dary et al., 2010). Dans ce contexte, l'attention des microbiologistes envers les bactéries devient de plus en plus importante (Hao et al., 2014). Ils se sont intéressés à l'utilisation de plantes associées à des microorganismes comme outil de phytoremédiation des sols contaminés par des métaux lourds (Jebara et al., 2017; Mishra et al., 2017). De nombreuses études ont été menées pour évaluer l'impact de diverses bactéries rhizosphériques sur l'efficacité de

phytoremédiation de leur plante hôte. Ceci était avantageux (Chiboub et *al.*, 2018 ;Kamran et *al.*, 2016 ;Karimi et *al.*, 2017).

3.6. Biocontrôle des maladies phytopathogènes :

Les PGPR antagonistes ont attiré beaucoup d'attention pour leur pouvoir anti-phytopathogènes. De nombreuses études concernant l'utilisation de ces microorganismes comme une alternative aux pesticides ont prouvé que ces agents de biocontrôle peuvent avoir un rôle important dans l'amélioration du rendement de l'agriculture et de l'horticulture (Niranjan et *al.*, 2005). Plusieurs bactéries et champignons ont été rapportés comme microorganismes antagonistes, en particulier les souches du genre *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Burkholderia* (Lodewyckx *al.*, 2002).

Les microorganismes peuvent exercer une activité antagoniste selon différents mécanismes incluant : la compétition, l'antibiose et l'induction de la résistance systémique. La plupart des interactions entre les PGPR antagonistes et les phytopathogènes consistent en l'inhibition de ces derniers par des substances antimicrobiennes (Raaijmakers et *al.*, 2002), la compétition pour les nutriments et/ou l'espace (Antoun et Prévost, 2005), l'inactivation des facteurs de germination du pathogène ou la dégradation de leurs facteurs de pathogénicité comme les toxines, ainsi la capacité de certaines bactéries à parasiter et à dégrader les spores des pathogènes (Whipps, 1997).

Chapitre II

Généralité sur les *Pseudomonas*

spp *Fluorescents*

1. Historique des *Pseudomonas* :

En raison de leur présence généralisée dans l'eau et des graines de plantes telles que les dicotylédones, les *Pseudomonas* ont été observés au début de l'histoire de microbiologie (Müller, XVIII^e siècle). Le nom générique *Pseudomonas* créé pour ces organismes a été défini en terme assez vague, en 1894 par Migula, comme un genre de bactéries à Gram-négatives, en forme de tige et possédants des flagelles polaires. Peu de temps après, les *Pseudomonas* ont été isolées de nombreuses niches naturelles et un grand nombre de noms d'espèces a été initialement attribuée au genre. Selon la deuxième édition du « Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 1986 », l'historique des *Pseudomonas* peut être comme suit :

18^{ième} siècle : Monas = formes droites par Müller.

1894 : Découverte du genre *Pseudomonas* (Migula, 1894).

1917 : Famille des Pseudomonadaceae (flagelles polaires).

1920 - 1950 : Description de nombreux nouveaux *Pseudomonas*.

1960 : Classification des *Pseudomonas* sur la base de critères phénotypiques par (Stanier et *al.*, 1960).

1970-1980 : Eclatement du genre en 5 groupes génomiques sur la base de tests d'hybridation ADN-ADN (Palleroni, 1970), puis ARNr-ADN (De Vos, 1980) et des séquences de l'ARN 16S, l'ARN 23S, *gyrB*...

Depuis 1980 : Création de nouveaux genres et attente de nouvelles subdivisions (Innoel et *al.*, 1987).

2. Généralité sur les *Pseudomonas* :

Les *Pseudomonas* sont des bactéries que l'on rencontre communément dans l'eau, dans les sols et, en particulier au niveau des rhizosphères (Kanyinda *et al.*, 2014). Dans ce dernier milieu, elles sont vraiment abondantes et dans certains cas elles représentent plus de 60 % de la microflore bactérienne totale du sol (Digat, 1994), grâce à leur capacité de coloniser les racines et à y maintenir une forte densité de population qui est très remarquable (Ouserir et *al.*, 2018).

Ces rhizobactéries saprophytes sont impliquées dans de nombreuses interactions avec les plantes (Schroth et *al.*, 1992), rapportées à la fois comme stimulatrices de la croissance des plantes (PGPR) (Tableau 2), mais aussi comme souches de biocontrôle des champignons phytopathogènes. Elles sont classées comme étant les meilleurs candidats PGPR (Saharan et Nohra., 2011). La fluorescence de ces bactéries est due à la production d'un pigment fluorescent jaune-vert appelé « pyoverdine », soluble dans l'eau et insoluble dans le chloroforme (Digat et Gardan 1987).

Ces *Pseudomonas* spp *Fluorescents* appartiennent au genre *Pseudomonas* de la famille des Pseudomonaceae (Dima, 2015). Ce groupe comprend une soixantaine d'espèces, plusieurs études ont souligné le haut degré de diversité au sein de *Pseudomonas fluorescens*, ce qui a mené à la subdivision de cette espèce en différentes biovars (Cook et *al.*, 1996). Les *Pseudomonas* sont classé selon la hiérarchie suivante (Palleroni, 1984 .,Holt et *al.*,1994) :

Règne : Bacteria

Embranchement : Bacteria

Classe : Schizomycetes

Ordre : Pseudomonadales

Sous-ordre : Pseudomonadineae

Famille : Pseudomonaceae

Genre : *Pseudomonas*

Tableau 2 : stimulation de la croissance et du rendement des cultures après inoculation des souches de *Pseudomonas spp Fluorescents* (Mattar, 1993).

Plante hôte	Conditions expérimentales		Augmentation (% du témoin)	
	Contrôlées	production	croissance	rendement
<i>Beta vulgaris</i>	X	X	20 à 69	21 à 77
<i>Brassica campestris</i>		X	22 à 65	7 à 19
<i>Citrus sp</i>			→ 116	
<i>Cucumis sativus</i>			36 à 58	
Espèces florales			18 à 41	
<i>Lactuca sativa</i>	X		38 à 86	
	X		20 à 37	
<i>Lycopersicon esculentum</i>	X		25 à 93	
	X		26 à 30	
<i>Malus sp plantules porte greffe fruits</i>	X	X	23 à 40	
	X	X	2 à 121	10
<i>Oryza sativa</i>		x		3 à 160
<i>Phaseolus vulgaris</i>	X		4 à 28	
<i>Raphanus sativus</i>	X	X		→ 567
	X	X		→ 200
	X	X	83 à 320	10 à 11
			7 à 367	2 à 24
<i>Solanum tuberosum</i>	X	X	→ 550	10 à 15
	X	X		1 à 17
		X	47 à 500	17 à 37
<i>Triticum sp</i>		x		2 à 26

X : Indique le type de condition expérimentale utilisé.

→ Indique la valeur maximale de l'augmentation.

3. Habitat des *Pseudomonas* :

Les *Pseudomonas* ont souvent une versatilité nutritionnelle très large, ce qui leur permet de vivre dans des niches écologiques naturelles très diverses. Grâce à la richesse de leurs voies métaboliques, elles sont souvent capables de résister à de nombreuses conditions environnementales (Achouak et *al.*, 2000). Ces bactéries survivent et se multiplient dans des environnements humides. Ce sont des bactéries ubiquitaires présentes dans l'eau, le sol, les végétaux et les tissus biologiques (Fernandez et *al.*, 2015).

4. Les caractéristiques des *Pseudomonas* :

- Bacilles à Gram négatif.
- Bâtonnets droits et fins (0,5 et 1,3 μm) (figure 4).
- Mobiles par une ciliature polaire (figure 5).
- De nombreuses espèces ou souches de *Pseudomonas* ne se cultivent pas à 37°C alors que la température de 30°C convient à tous, pathogènes et saprophytes.
- Bactéries chimioorganotrophes avec un métabolisme strictement respiratoire.
- Utilisent plusieurs sources hydrocarbonées comme source de carbone et d'énergie.
- Bactéries caractérisées par leur résistance aux antibiotiques (Meliani, 2012).
- La plupart sont saprophytes (Bossis et *al.*, 2000).



Figure 4 : Observation par microscope électronique à balayage d'une souche de *Pseudomonas* sp (Saddiki,1999).



Figure 5 : Photographie microscopique électronique à balayage de *Pseudomonas* spp *Fluorescents* (Brittan starr scales et al., 2014) .

Chapitre III

Activités antagonistes des *Pseudomonas* spp *Fluorescents* dans le contrôle des maladies phytopathogènes

Les *Pseudomonas* spp *Fluorescents* font l'objet d'une attention particulière. L'inoculation des plantes à l'aide de certaines souches de *Pseudomonas* spp s'accompagne en effet d'une augmentation significative du rendement de la culture. Celle-ci résulte de la stimulation de la croissance des plantes et de leur protection contre des microorganismes pathogènes. Deux types de mécanismes sont responsables de ces effets bénéfiques. L'un concerne la modification des équilibres microbiens au niveau de la rhizosphère. L'autre, la modification du métabolisme et de la physiologie de la plante. Ainsi, la compétition et l'antibiose exercées par les *Pseudomonas* spp réduisent la densité et l'activité néfaste de microorganismes pathogènes. Les *Pseudomonas* spp affectent également la croissance des plantes en améliorant leur alimentation minérale et en synthétisant des substances de croissance. Ces bactéries peuvent enfin provoquer une augmentation du niveau de résistance des plantes aux maladies. Les effets bénéfiques de l'inoculation bactérienne ne se manifestent que si certaines conditions sont réunies. En premier lieu, il est nécessaire de sélectionner des souches efficaces. Cette efficacité repose sur la synthèse de métabolites particuliers (sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, etc) et sur la bonne colonisation racinaire des *Pseudomonas* spp (Lemanceau, 1992).

L'activité antagoniste in vitro a été démontrée par les souches de *Pseudomonas* spp *Fluorescents* vis-à-vis de *Fusarium oxysporum* et *Fusarium .sp. Albedinis* (Mahiout et al.,2008) (Figure 6).

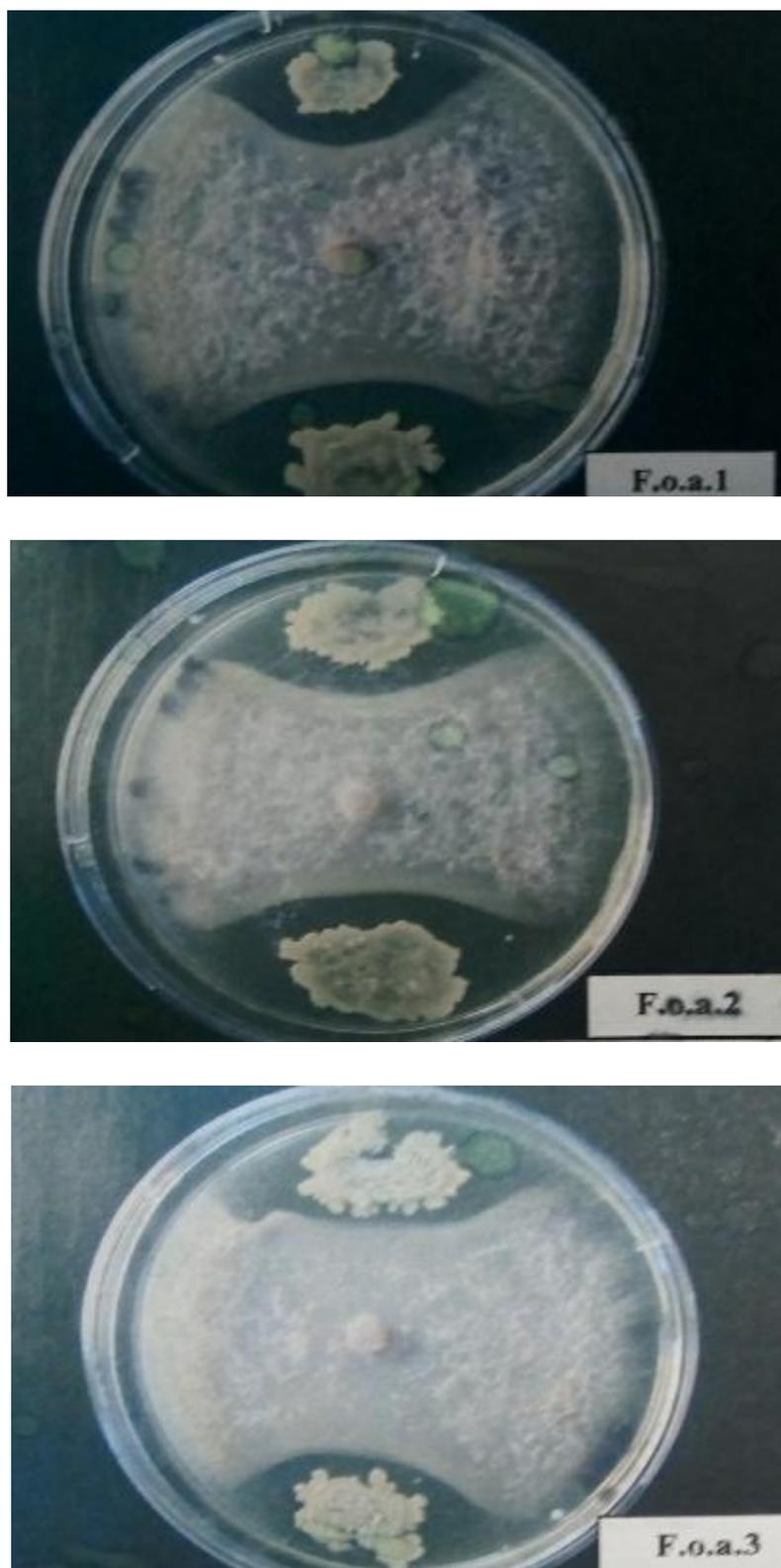


Figure 6 : Activité antagoniste obtenue par la souche S66 vis-à-vis des trois isolats fongiques sur le milieu PDA (Mahiout et Nait Messaoudene, 2008).

1. Mécanismes d'action :

Différents mécanismes ont été avancés pour expliquer les effets bénéfiques de *Pseudomonas* spp. *Fluorescents*. Ces bactéries s'attachent d'abord à la racine et sont donc distribuées de façon passive. Puis elles se multiplient et colonisent de façon active la rhizosphère (Lemanceau, 1992 ; Brimecombe et *al.*, 2007). Les exsudats racinaires, et en particulier les sucres et les acides aminés, attirent les bactéries par chimiotactisme à la surface des racines. Ils stimulent notamment la mobilité flagellée des bactéries, ce qui permet à ces dernières de coloniser la rhizosphère (De Weert et *al.*, 2002).

1.1. Compétition :

La compétition pour l'espace et les nutriments est un mécanisme biologique utilisé par les PGPR pour éliminer les phytopathogènes. Cette compétition entre deux ou plusieurs microorganismes concerne soit les éléments nutritifs, l'espace ou les autres facteurs environnementaux qui deviennent limitatifs pour leur croissance (Dommergues et Manganot, 1970 ; Shameer et Prasad, 2017). Dans certains cas, une réduction de la maladie peut être associée à une colonisation importante des racines par les bactéries bénéfiques, ce qui réduit le nombre de sites habitables pour les micro-organismes pathogènes et par conséquent, leur croissance (Messaoudi, 2015). L'idée qu'une rhizobactérie à croissance rapide pourrait éliminer les pathogènes fongiques par la compétition pour le carbone et les sources d'énergie fut beaucoup discutée. Les rhizobactéries doivent être présentes sur les racines en nombre suffisant pour avoir un effet bénéfique et capables d'instaurer une compétition pour les nutriments dans la rhizosphère (Haas et Defago, 2005). Toute fois, la compétition pour les nutriments et les différentes sources nécessaires pour la vie se produit généralement entre les microorganismes du sol. Les PGPR fixateurs du fer et du phosphore inhiberont la croissance des pathogènes d'une part, et favoriseront celle des plantes, d'une autre part (Pal et *al.*, 2006).

L'effet protecteur conféré par les *Pseudomonas* agents de biocontrôle, est basé sur la compétition pour les nutriments essentiels ou pour les niches écologiques (Bakker, Ranet *al.* 2003). La compétition pour les nutriments se fait généralement par la disponibilité en fer dans le milieu. Par la production de sidérophores, les *P. fluorescens* piègent le fer présent dans le

milieu en privant les autres microorganismes et en inhibant leurs pouvoirs de pathogénicité (Meliani, 2012).

1.2. Antibiose :

La production et la libération des molécules qui tuent ou réduisent la croissance des pathogènes cibles est le mécanisme le plus efficace par lequel les microorganismes peuvent contrôler les maladies des plantes (Harman et Shores., 2007). Il consiste à produire des antibiotiques efficaces contre l'agent pathogène par l'agent antagoniste. Ces molécules bioactives sont des métabolites secondaires à faible poids moléculaire (tableau 3).

Parmi les antibiotiques produits par les rhizobactéries de genre *Pseudomonas* on cite : 2,4 diacétylphoroglucinol (DAPG), les Phénazines (PHZ), Pyolutéorine (PLT), les Pyrrolnitrine (PRN) ect ... (Allaire, 2005) (Tableau 4).

Tableau 3 : Antibiotiques produits par les Rhizobactéries (Dilantha et al ., 2005)

Antibiotiques	PGPR	Pathogènes	Plantes
DAPG	<i>Pseudomonas sp</i>	<i>P. ultimum</i>	Sucre, betterave
Aerugine	<i>P. fluorescens</i>	<i>Phytophthora</i> <i>C.orbicolare</i>	Poivre, concombre
Phenazine	<i>Pseudomonas sp</i>	<i>F. oxysporum</i>	Tomate
PAC	<i>P. fluorescens</i>	<i>G.g.Var.tritici</i>	Blé
Pyrrolnitrin	<i>Burkholderiacepacia</i>	<i>F.sambucinum</i>	Pomme de terre
Pyrrolnitrin	<i>P. cepacia</i>	<i>F.sambucinum</i>	Pomme de terre
Pyrrolnitrin	<i>P. cepacia</i>	<i>Sclerotiniasclerotiorum</i>	Tournesol
Pantocin A,B	<i>P. agglomerans</i>	<i>Erwiniaherbicola</i>	Pomme

1.2.1. Phénazines :

Les phénazines est un groupe hétérogène des petites molécules organiques d'origine microbienne. L'aptitude à les produire est limitée aux bactéries (*Pseudomonas*, *Bulkholderia*, *Streptomyces*, *Sorangium*, *Nocardia*et *Brevibacterium*). Ces molécules sont produites de faibles concentrations et peuvent avoir un effet délétère pour la croissance ou les activités

métaboliques d'autres microorganismes (Kavitha, Mathiyazhagan et al., 2005). Plusieurs espèces de *Pseudomonas* ont la capacité de produire des phénazines avec un grand spectre d'activité contre les bactéries et champignons (Faille, 2010).

Thomashow et Weller (1988) ont démontré l'implication de ces phénazines dans la suppression d'un agent phytopathogène en utilisant une souche de *P. fluorescens* isolée de la rhizosphère du blé fortement antagoniste envers *Gaeumannomyces graminis*.

1.2.2. 2,4 diacetylphloroglucinol (DAPG) :

Les phloroglucinols sont des métabolites secondaires phénoliques produits par des plantes, algues et bactéries. Plus d'une soixantaine de dérivés ont été décrits pour leurs activités antimicrobiennes, antivirales, antihelminthiques, phytotoxiques, cytotoxiques et antioxydantes (Bender et Rangaswamy, 1999). De ce nombre, c'est l'activité antimicrobienne qui a attiré le plus l'attention des chercheurs. En effet, plusieurs études ont démontré que les souches de *Pseudomonas* spp. productrices de DAPG, peuvent supprimer une large gamme d'agents phytopathogènes, incluant bactéries, champignons et nématodes.

Les travaux sur les sols suppressifs ont permis de démontrer l'importance des *Pseudomonas* producteurs de DAPG dans le phénomène de suppression. Mais le rôle déterminant de l'antibiotique dans l'inhibition de l'agent pathogène a également été clairement démontré, notamment par le blocage de la voie métabolique par mutation. Les mutants non producteurs de DAPG sont incapables d'exercer une pression sur plusieurs pathogènes fortement inhibés par les souches mères (Dwivedi et Johri, 2003).

La production du DAPG par *P. fluorescens* CHA0 semble aussi être impliquée dans l'induction de la résistance systémique. En effet, lors de la confrontation entre *P. pasitica* et *A. thaliana* colonisé par différents mutants de CHA0 (déficient en HCN, DAPG, pyolutéorine, exoprotéase de sidérophores), Iavicoli et al (2005) ont remarqué que seules les mutants déficients en DAPG menaient à une baisse significative de l'ISR.

1.2.3. Pyrrolnitrine (PRN) :

La pyrrolnitrine est un antibiotique à large spectre isolé pour la première fois dans les années soixante à partir de *Pseudomonas pyricinia*. Par la suite ce composé a été isolé chez plusieurs autres espèces de bactéries inoculant: *Myxococcus fluvus*, *Entérobacter alomerans*, *Serratia* sp. ainsi que plusieurs *Pseudomonas* (Hameer et al., 1999). La production de ce

composé par *P. fluorescens* est impliquée dans le contrôle de certains agents pathogènes racinaires comme *F. oxysporum*, *R. solani*, *V. dahliae* et *G. graminis* (Homma et al., 1989).

Howell et al 1979, ont montré l'efficacité de la pyrrolnitrine comme inhibiteur de la croissance de pathogènes du cotonnier tels *Rhizoctonia solani*, *Thielaviopsis basicola*, *Alternaria* sp., *Verticillium dahliae*, ainsi que l'activité inhibitrice de la pyoluteorine vis-à-vis de la croissance de *Pythium ultimum*.

1.2.4. Pyoluteorine (PLT) :

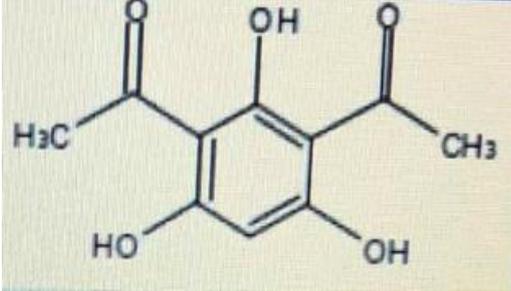
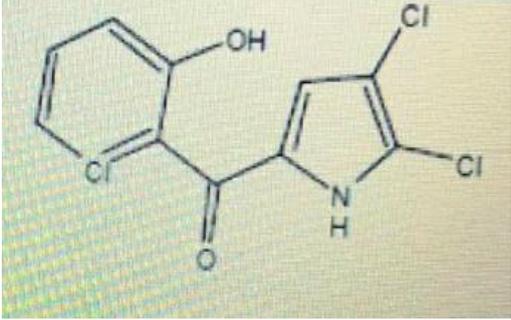
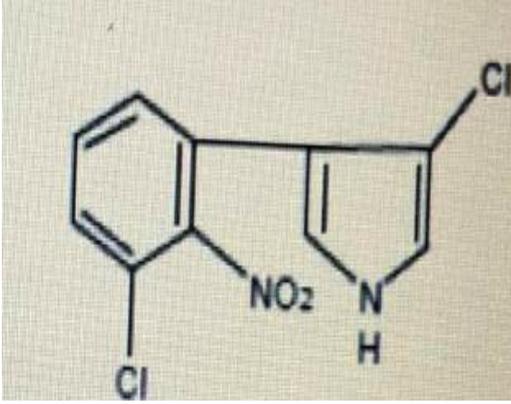
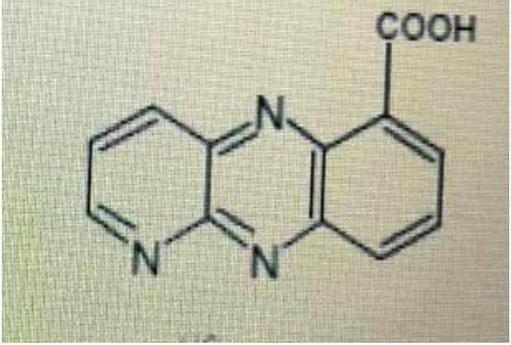
La pyoluteorine est un autre antibiotique produit par plusieurs espèces de *Pseudomonas* mais son rôle dans la suppression d'agents phytopathogènes a été étudié surtout chez les souches de *P. fluorescens* (Bender et al., 1999). Cette molécule a été isolée pour la première fois chez *P. aeruginosa*, elle possède un pouvoir fongitoxique efficace contre les oomycètes, notamment *Pythium ultimum* (Maurhofer et al., 1992).

1.2.5. Cyanure d'hydrogène (HCN) :

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire qui fait partie des cyanures. Il peut être produit directement de la glycine ou des glycosides cyanogènes (Bakker et Schippers, 1987). La glycine est un acide aminé considéré comme le meilleur précurseur de la production des cyanures chez les microorganismes (Askeland et Morrison, 1983). Le HCN produit par les PGPR assure un rôle bénéfique pour la plante par son effet antagoniste contre les maladies des racines (Defago et Haas, 1990). Cette production est largement variable selon les conditions environnementales dans lesquelles les rhizobactéries évoluent, notamment la composition des acides aminés dans la rhizosphère et les exsudats racinaires, la disponibilité du fer ferrique dans le sol et la présence des sidérophores (Knowles et Bunch, 1986).

La production de HCN par les *Pseudomonas fluorescens* est impliquée dans la suppression d'agents pathogènes comme *Thielaviopsis basicola*, *Septoria tritici* et *Puccinia recondita* (Ramette et al. 2003), et réduit la pathogénicité des champignons tels *Thielaviopsis basicola*, agent de la pourriture noire du tabac (Mercado-Blanco et Bakker, 2007).

Tableau 4: Principaux antibiotiques secrétées par les *Pseudomonas* spp *Fluorescents* (Dwivendi et johri 2003).

Nom	Structure moléculaire
2,4-Diacétylphloroglucinol	
Pytutéorine	
Pyrronitrine	
Phénazines	

1.3. Induction de la résistance chez les plantes :

Les PGPR peuvent déclencher chez la plante un phénomène connue sous le nom d'induction de la résistance systémique qui est phénotypiquement similaire à la résistance systémique acquise qui se produit lorsque la plante active ses mécanismes de défense en réponse à une infection par un agent pathogène (Corné et *al.*, 2009). Les plantes inoculées avec des PGPR peuvent également fournir une résistance systémique contre un large éventail de pathogènes végétaux. Les maladies d'origine fongique, bactérienne et virale, et dans certains cas, même les dommages causés par les insectes et les nématodes peuvent être réduits après l'application des PGPR (Naznin et *al.*, 2012). Ces derniers confèrent à la plante un certain degré de protection à des attaques ultérieures par un phytopathogène via la stimulation de mécanismes de défense systémique (figure 7). Cette « défense » s'initie suite à la perception par la plante de molécules dites « élicitrices » produites par le microorganisme bénéfique comme *les Pseudomonas* (cherif, 2014), comme les éliciteurs généraux de type MAMPs (profil moléculaire associé aux microbes) mis en évidence lors d'études portant sur les déterminants moléculaires de l'ISR (van Loon et Bakker, 2005). C'est le cas pour les LPS, les sidérophores, le composé volatile 2,3-butanediol (Ryu et *al.*, 2004) ou des antibiotiques comme le 2,4 diacetylphloroglucinol (DAPG) et la pyocyanine (Audenaert et *al.*, 2002) . Ces composés sont nécessaires à l'ISR et considérés comme des MAMPs (van Loon et Bakker, 2005).

La résistance systémique est l'équivalent de l'immunité chez les animaux, donc elle permet de reconnaître les agents pathogènes potentiels et induire des réponses qui les arrêtent ou ralentissent (Jones et Dangl, 2006).

L'ISR a été rapporté dans le modèle plante-microorganisme pathogène- bactérie bénéfique (*Arabidopsis thaliana*-*Pseudomonas syringae* DC3000- *P.fluorescens* WSC417r). La réponse défensive induite par *P.fluorescens* WSC417r dans *A. thaliana* contre *P. syringae* DC3000 est due au JA (acide jasmonique) et à l'éthylène. Depuis, elle est retrouvées dans plusieurs espèces végétales : le haricot, le tabac, la tomate et le radis. Il s'agit donc de renforcement de « système de défense » de la plante (Van Loon, 2007 ; Solano et *al.*, 2009).

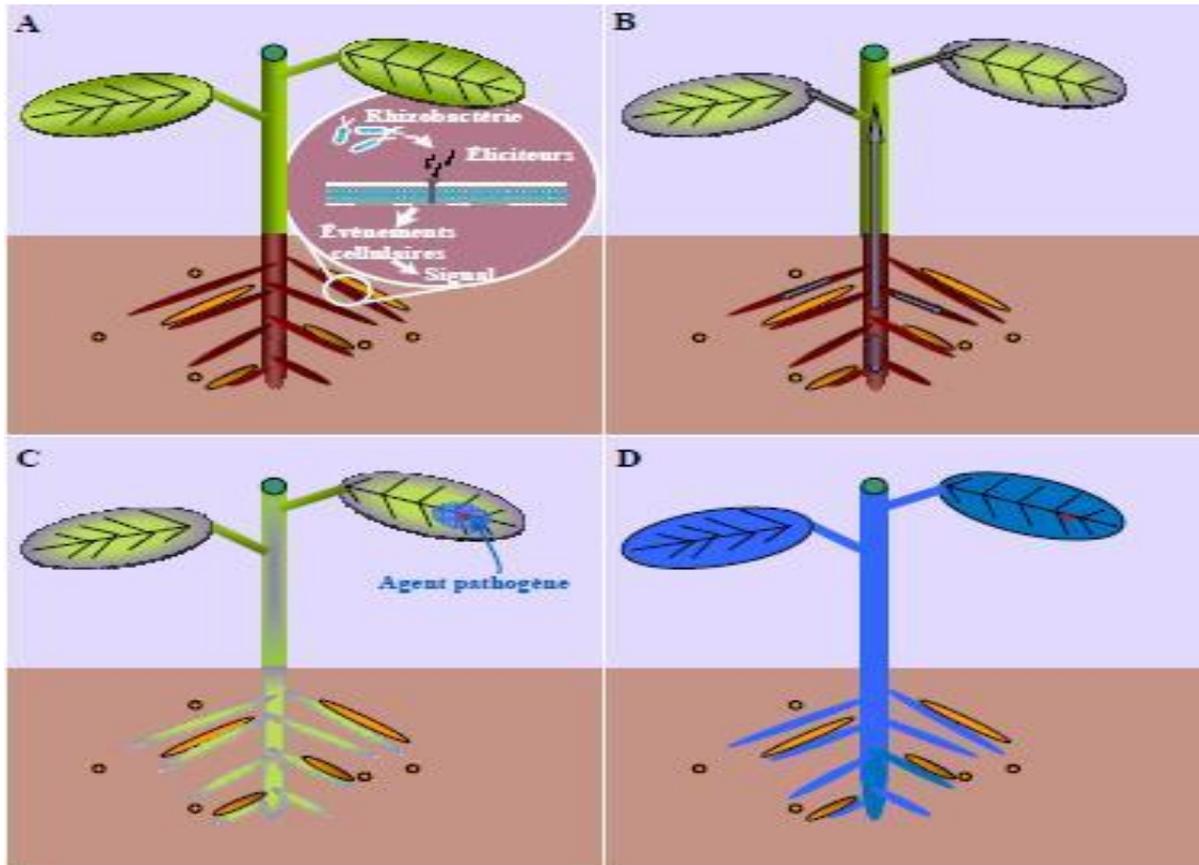


Figure 7 : Les différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les rhizobactéries. (Khan et al., 2009) .

(A) : La perception de la bactérie par l'hôte végétal via un (des) éliciteur(s) moléculaire(s) : les composants de surface cellulaire (LPS, les flagelles ...), les métabolites régulés par le fer et les antibiotiques.

(B) : Suite à ce dialogue moléculaire, il y a émission d'un signal à travers toute la plante menant à un état « induit » systémique alors que la bactérie inductrice ne migre pas.

(C) : Cet état induit n'est que peu perceptible d'un point de vue moléculaire mais permet à la plante de réagir rapidement et de limiter une infection ultérieure d'abord localement autour du site d'attaque.

(D) : En suit une réaction systémique menant à un renforcement de tous les organes qui permet une certaine résistance vis-à-vis d'une agression future.

1.4. Production des sidérophores :

Le fer est un élément essentiel pour la nutrition des plantes. Une carence en cet élément engendre une altération de plusieurs réactions métaboliques à cause du rôle qu'il joue comme un cofacteur de plusieurs enzymes impliquées dans la respiration, la photosynthèse et la fixation d'azote. Le fer est très abondant dans le sol mais il n'est pas assimilé par la plante.

Les plantes ont développé deux stratégies pour absorber le fer. La première consiste à la sécrétion de composé organiques capables de chélater le fer pour le rendre soluble, le fer donc diffuse vers la plante où il sera réduit et absorbé par un système enzymatique présent dans la membrane cellulaire. La deuxième stratégie consiste à absorber le complexe formé par le composé organique et le Fe^{2+} et il sera réduit à l'intérieur de la plante puis il sera facilement absorbé. Certaines bactéries de la rhizosphère sont capables de libérer des molécules chélatant le fer dans la rhizosphère, par conséquent, exercer la même fonction que celle des plantes (figure 8). Les sidérophores sont des composés de faible poids moléculaire (<1kDa), ils ont un groupement fonctionnel capable de lier réversiblement le fer. Les groupements les plus fréquents sont les hydroximates et catéchols (Figure 9). La concentration en sidérophores dans le sol est d'environ 10-30 M. Plusieurs espèces bactériennes productrices de sidérophores sont identifiées et appartiennent aux genres *Pseudomonas*, dont la plus fréquente est *Pseudomonas fluorescens* qui secrète des sidérophores de type pyochelin et pyoverdine. Ces composés améliorent l'apport du fer à la plante. Les bactéries de la rhizosphère produisent ces composés pour augmenter leur potentiel de compétitivité et leur activité antimicrobienne. Les bactéries productrices de sidérophores renforcent la santé de la plante à différents niveaux : elles augmentent la nutrition en fer, inhibent la croissance de microorganismes par production d'antibiotiques et empêchent la croissance des microorganismes phytopathogènes en limitant le fer disponible (figure 10). Habituellement, ce sont les champignons qui sont incapables d'assimiler le complexe sidérophore-fer, par conséquent, leur croissance est inhibée par les bactéries productrices de sidérophores. De plus ces bactéries interviennent aussi dans la diminution de l'utilisation des pesticides et des fertilisants par les plantes (Khan et al., 2009; Solano et al., 2009).

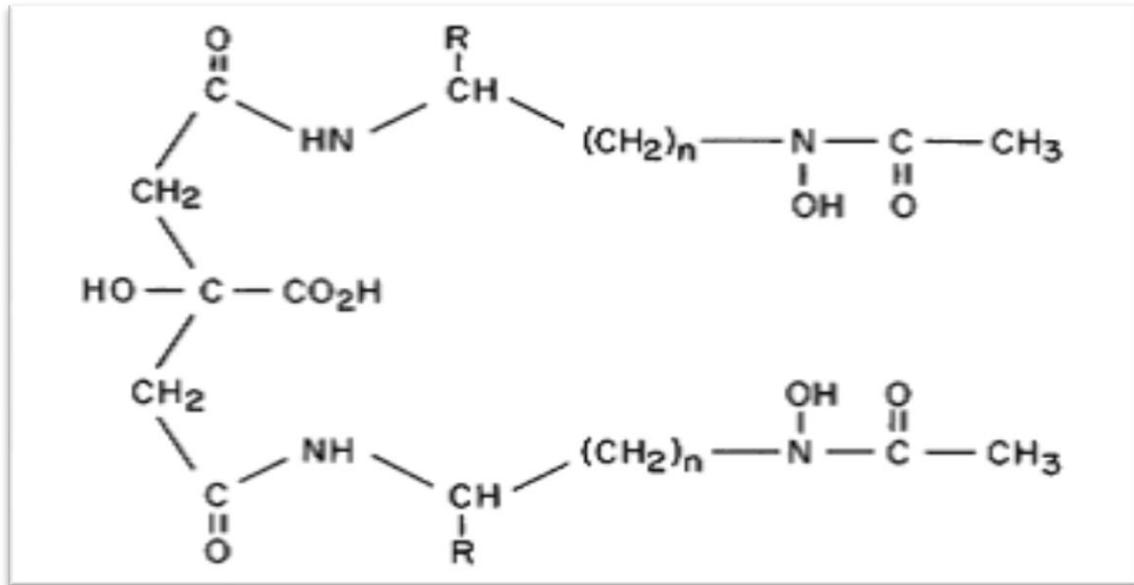


Figure 8 : Structure générale des siderophores (Gibson et Magrath , 1969).

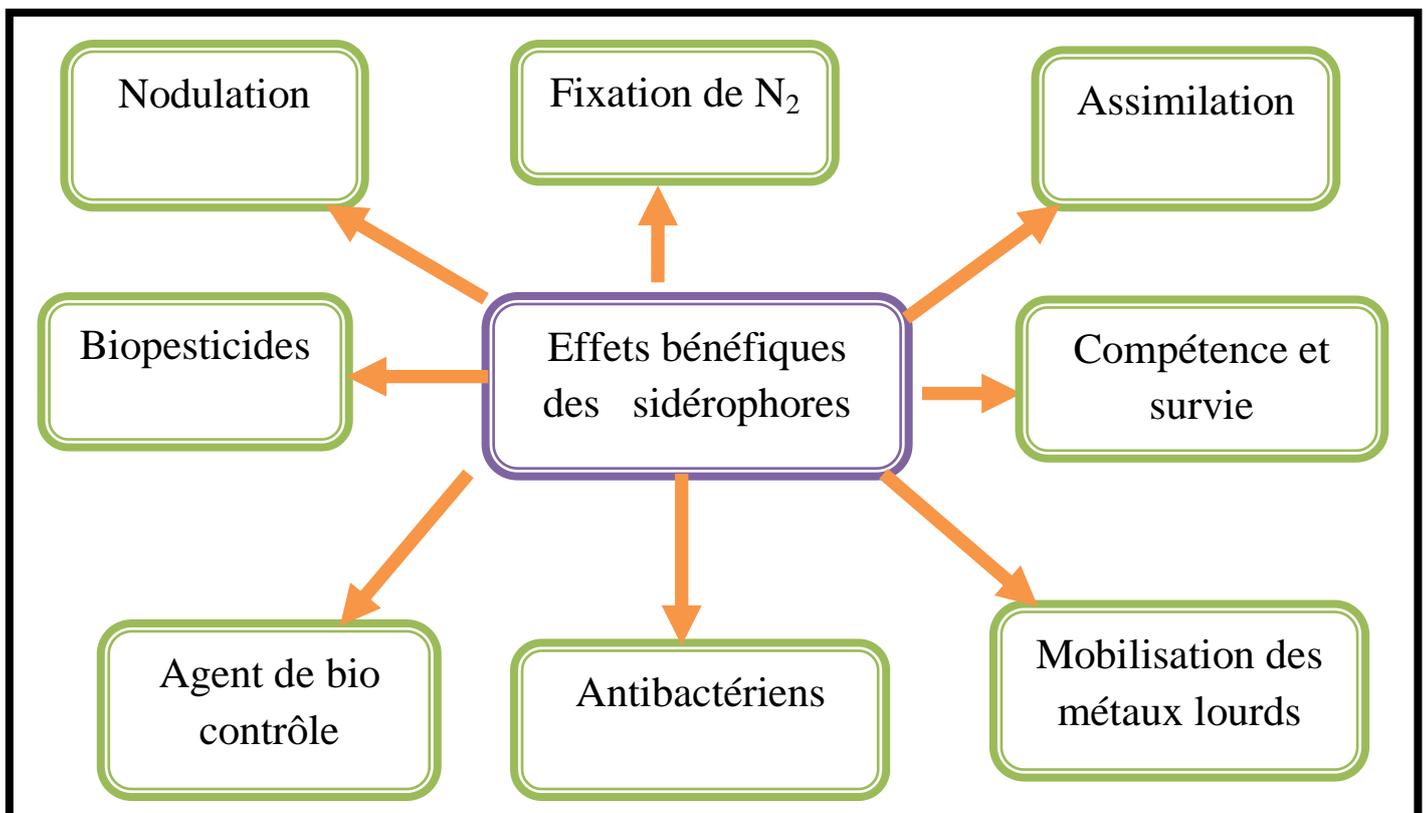


Figure 9: Fonctions biologiques des siderophores (khan et al., 2009).

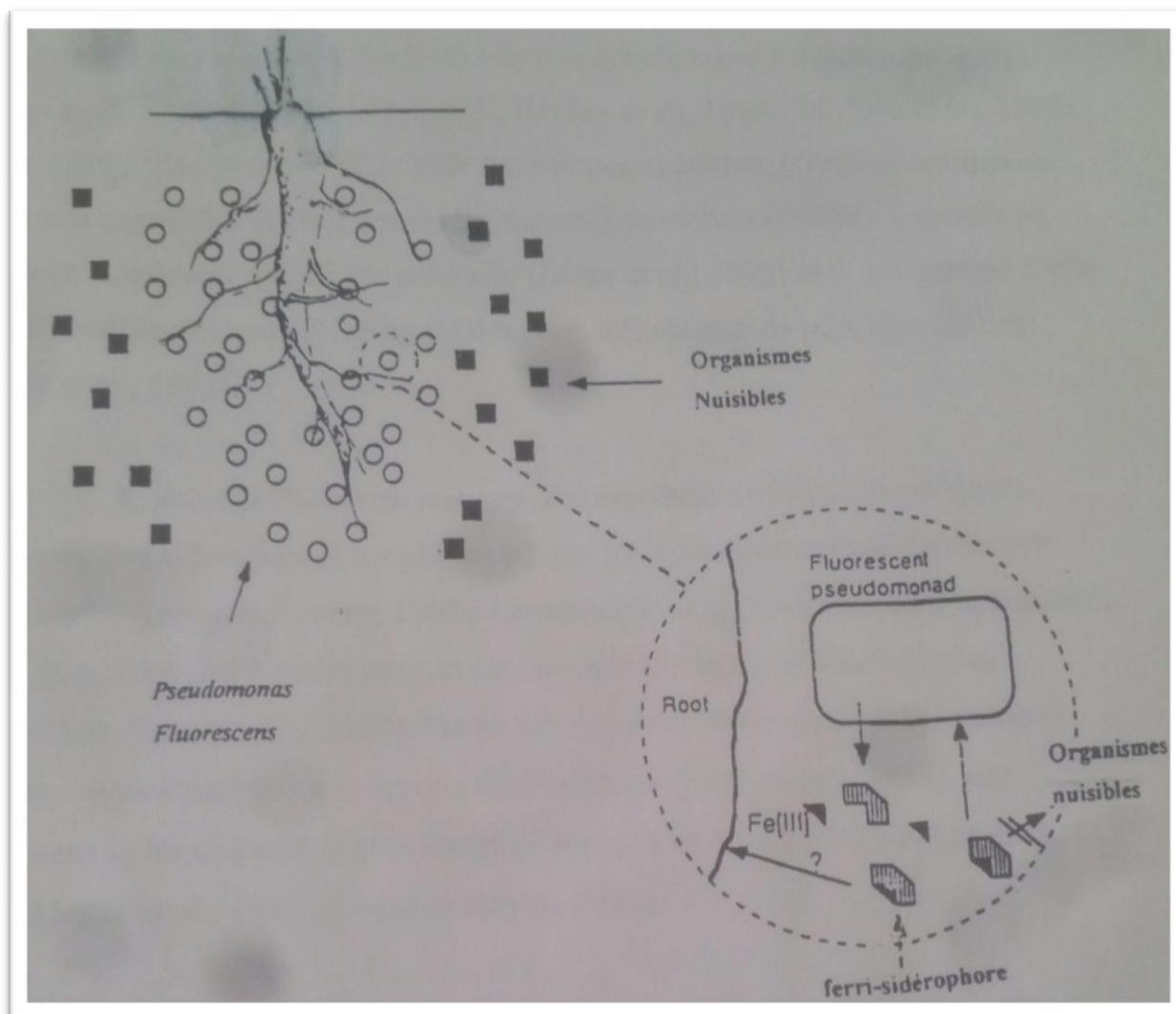
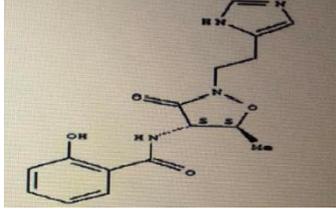
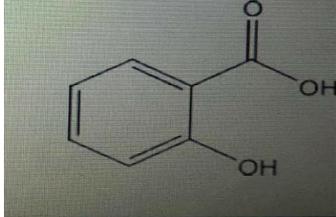
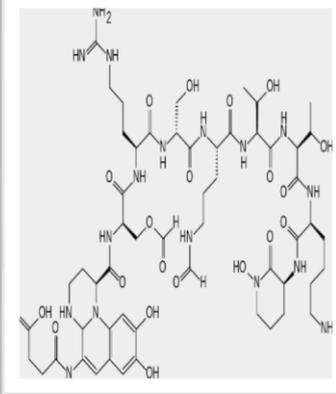


Figure 10 : Compétition vis-à-vis du fer dans la rhizosphère (Matter , 1993).

Tableau 5 : Sidérophores produit par les *Pseudomonas* spp *Fluorescents* (Dwivendi et johri, 2003).

Type des sidérophores	Caractéristiques	Structure
Quinolobactine	Comporte une structure quinoléine Une affinité moyenne pour le fer Anti pythium	
Pseudomonine	Nouveau isoxazolidone similaire à la psycheline Possède un fragment histamine	
Acide salicylique	Faible affinité pour le fer	
Pyoverdines	Fluorescent Oligopeptide antibiotique Agissent comme facteurs de virulence	

1.5. Production des composés volatils :

Les rhizobactéries peuvent produire des substances organiques volatiles qui inhibent la croissance des agents phytopathogènes telluriques tels que les champignons (Wheatley,2002). Selon Ping et Boland (2004), certains de ces composés volatils sont impliqués dans l'induction de la résistance systémique induite des plantes. D'autres, découverts chez *Arabidopsis thaliana* peuvent stimuler à la fois la croissance et la résistance systémique induite (Ryu et *al.*, 2004; Montealegre et *al.*,2003).

Certains composés volatiles sont connus par leur action négative sur le métabolisme des racines et constituent un moyen efficace et compatible avec l'environnement dans la lutte biologique contre les mauvaises herbes. L'acide cyanhydrique est un inhibiteur métabolique général utilisé comme un moyen d'éviter la prédation ou la compétition. Les plantes hôtes ne sont généralement pas affectées par le cyanure bactérien. La production de HCN est une activité très commune chez les genres *Pseudomonas* sp (88,89 %) et *Bacillus* sp (50 %) dans le sol rhizosphériques (Boulanger, 2009).

Conclusion générale

Les PGPR sont considérées comme une composante pour le maintien de la nutrition adéquate des plantes. Les PGPR pourraient favoriser l'absorption des nutriments, réduire ainsi la nécessité de l'apport d'engrais et prévenir l'accumulation de nitrates et de phosphates dans les sols agricoles (Yang *et al.*, 2009).

Les *Pseudomonas* utilisés comme biopesticides microbiens sont écologiquement beaucoup plus compatibles que les produits chimiques et ont une spécificité accrue des pathogènes contre lesquels ils sont dirigés. Ils sont par conséquent moins dommageables pour les organismes non ciblés de la microflore endogène qui exerce une action bénéfique sur les plantes. De plus, les biopesticides sont souvent efficaces en faibles quantités et leurs activités protectrices peuvent relever de mécanismes multiples et déclenchent donc rarement des phénomènes de résistance chez le pathogène à cause d'une faible pression de sélection. En outre, ils peuvent compléter les pesticides conventionnels une fois utilisés dans les programmes intégrés de la gestion des parasites (IPM) (Fravel, 2005;Thakore, 2006). Ces agents microbiens sont utilisés à travers le monde dans les champs et dans les serres pour combattre un grand nombre de maladies causées par des pathogènes du sol, foliaires ou de post-récoltes (Lee *et al.*, 2006).

Des souches de *Pseudomonas* provenant de partout à travers le monde ont maintes fois démontré leur capacité à inhiber plusieurs pathogènes chez une variété d'espèces agricoles. Certaines ont même réussi à parcourir la route menant à la commercialisation. Parmi celles-ci nous pouvons citer en exemple des produits comme le Cedomon®, à base d'une formulation de *P. chlororaphis*, utilisé pour protéger les semences de blé et d'autres céréales contre une large gamme d'agents pathogènes du sol (Jennifer *et al.*,2018) .

Références Bibliographiques

- Abnatura,R., 2013.** Les Rhizobactéries PGPR. Bulletin Technique. Avril 2013. <http://www.abnatura.com/ESW/Files/abnatura_bulletin. (Accessed 21.04.18).
- Achouak, W., Sutra, L., Heulin, T., Meyer, J., Fromin, N., Degraeve, S., Christen, R et Gardan, L., 2000.** *Pseudomonasbrassicacearum* sp. and *Pseudomonasthivervalensis* sp. nov., two root-associated bacteria isolated from Brassica napus and Arabidopsis thaliana. Int. J. Syst. Evolution. Microbiology. N° 50 P 9–18.
- Antoun, H et Prévost, D., 2005 .** Ecology of Plant Growth Promoting Rhizobacteria. In Siddiqui ZA.(Ed.), PGPR: Biocontrol and Biofertilization. Springer, Netherlands. P.1-38.
- Arora ,N., Tewari, S., Singh , S., Lal ,N et Maheshwari ,D., 2012 .** PGPR for protection of plant health under saline conditions. In: Maheshwari DK (ed.) Bacteria in agrobiology: Stress management, pp.239-258.
- Ashrafuzzaman, M., Hossen, A., Ismail, M. ,Hoque,Z. ,Islam ,S. ,Shahidullah,m et Meon,S., 2009 .** Efficiency of plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR) for the enhancement of rice growth.Afri. J. Biotechnol., N°8 P 1247-1252.
- Askeland, A., Morrison, M., 1983.** Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas a eruginosa*. Applied and Environnemental MicrobiologyBacterial volatiles induce systemic resistance in Arabidopsis. Plant Physiology N° 134 P 1017-1026.
- Allaire, M., 2005.**Diversité producteurs d'antibiotiques dans les rhizosphères de conifères pépinière et en milieu naturel. Thèse de Doctorat .QUEBEC, P 32fonctionnelle des *Pseudomonas* .
- Bakker, A., Schippers, B., 1987.** Microbial cyanides production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *Pseudomonas* spp.mediated plant growth stimulation .Soil Biology and Biochemistry N°19 P 451-457.
- Bakker, A., Ran, L., 2003 .** "Understanding the involvement of rhizobacteria-mediated induction of systemic resistance in biocontrol of plant diseases." Canadian Journal of Plant Pathology N° 25 P 5-9.
- Bender, C., Rangaswam, V., 1999.** Polyketide production by plant-associated *pseudomonas*. Ann. Rev. Phytopathol. N° 37 P 175-196.

- Bhattacharyya, P., Jha, D., 2012** . Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture World J. *Microbiologi . Biotechnologie* N° 28(04) P 1327-1350.
- Bossis, E., Lemanceau, P., Latour, X et Gardan, L., 2000.** The taxonomy of *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas putida*: current status and need for revision *Agronomie*.N°20 P 51-63.
- Boulanger.A., 2009.** Analyse d un nouveau système CUT impliqué dans l acquisition et l'utilisation du N-acétylglucosamine par *Xanthomonas campestris pathovar campestris*. Université de Toulouse, P 2-4.
- Brimecombe, M., Leij, et Lynch, J ., 2007.** Rhizodeposition and microbial population, In R. Pinto, Z. Varanini, P. Nannipieri (ed.), *The rhizosphere : biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. CRC Press. New York, p 74-98.
- Brittan Star Scles ., 2014.** Microbiology , Genomics, and clinical significance of the *pseudomonas fluorescens* Species complex , an Unappreciated colonizer of hummans ; *Clin . Microbiology . Rev .* 2014 , N° 27(4) . P 927.
- Cherif,H., 2014.** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de doctorat. Laboratoire de Microbiologie Appliquée. Université Ferhat Abbas Sétif.
- Chiboub, M., Jebara, S., Saadani, O., Fatnassi, I., Abdelkerim, S et Jebara, M., 2018.** Physiological responses and antioxidant enzyme changes in *Sulla coronaria* inoculated by cadmium resistant bacteria. *Journal of Plant Research* N° 131 P 99-110.
- Cook, R., Bruckart, W., Coulson, J., Goettel, M., Lumsden, R., Maddox, J., McManus, M., Moore, L., Meyer, S., Quimby, P., Stack, J et Vaughn, J., 1996** . Sécurité des micro-organismes destinés à la lutte antiparasitaire et de lutte contre les maladies des plantes: un cadre pour l'évaluation scientifique. *Biologie . Contrôle*. P 14-24.
- Costacurta, A., Vanderleyden, J., 1995** . Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. *Crit. Rev. Microbiologie* N°21 P 1–18.
- Dary, M., Chamber-Pérez, M., Palomares, J et Pajuelo, E., 2010.** 'In situ' phytostabilisation of heavy metal polluted soils using *Lupinus luteus* inoculated with metal

resistant plant-growth promoting rhizobacteria. *Journal of Hazardous Materials* N° 177 P 323–330.

De Weert, S., Vermeiren, I., Mulders, I. Kuiper, N., Hendrickx, G., Bloemberg, J., Vanderleyden, R., De Mot, B et Lugtenberg ,B., 2002. Flagelladriven chemotaxis towards exudates components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*. *Mol. Plant Microbe Interact.* N°15.P 1173- 1180.

Digat, B., Gardan., 1987. "Caractérisation, variabilité et sélection des souches bénéfiques de *Pseudomonasfluorescens* et *Pseudomonasputida*." *EPPO Bulletin* N°17(4) P 559-568.

Digat, B., 1994.Les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes : le cas des *Pseudomonas* .C.R. Acad Agriculture .N°80 P 125-140.

Dilantha, F., Nakkeeran S et Zhang Y. 2005. Biosynthesis of antibiotics by PGPR and its relationin plant control of diseases. *Biocontrol and Biofertilization*, springer. P 67–109.

Dommergue, Y., et Mangenot F., 1970. Ecologie microbienne du sol. Eds. Masson et Cie.Paris.P 796.

Dorjey, S., Dolkar, D ., 2017. "Plant Growth Promoting Rhizobacteria *Pseudomonas* : A Review." *Int. J. Curr. Microbiologie . App. Sci* N°6(7) P 1335-1344.

Dwivedi, D et Johri , B ., 2003. "Antifungals from fluorescent pseudomonads: biosynthesis and regulation." *Current science:* P 1693-1703.

Faille, A., 2010. Identification de composés naturels contre *Saprolegnia* sp., un champignon pathogène en aquaculture. Doctorat en Science Montréal.

Felici, C., Vettori, L., Giraldi,E., Forino, L., Toffanin, A., Tagliasacchi ,A et Nuti ,M., 2008. Single and co-inoculation of *Bacillus subtilis* and *Azospirillum brasilense* on *Lycopersicon esculentum*: Effects on plant growth and rhizosphere microbial community. *Applied soil ecology.* P 260 – 270.

Fernandez, M., Porcel, M., latourre, J., Molina-Henares, M., Daddaoua, A., Llamas, A., Roca, A., Carriel , V., Garzon, I., Ramos , J., Alaminos ,M et Duque, E., 2015.Analysis of the pathogenic potential of nosocomial *Pseudomonas putida* strains. *Front Microbiologie* , N° 6 P 871.

- Gibson, F., et Magrath, D., 1969.** Biochim. Biophys. Acta . N°192 . P 175–187.
- Gosal, S.,Kaur, J., 2017 .** Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: A Probiotic for Plant Health and Productivity. Probiotics and Plant Health, Springer: P 589-600.
- Govind ,G., Shailendra ,P., Narendra , K., Sunil ,K et Vinod, S., 2015.**Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture, MicrobBiochemTechnol, N°7 P 2.
- Glick, B., 1995.** The enhancement of plant growth by free-living bacteria. Can. J. Microbiol., N°41 P 109-117.
- Glick,B., 2012.** Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and applications. In: Scientifica. Octobre 2012. p. 1-15.
- Haas, D., Defago, G., 1990.** *Pseudomonads* as antagonists of soilborne plant pathogens: mode of action and genetic analysis. Soil Biochemistry N° P 249-291.
- Haas,D., Défago,G., 2005.** Biological control of soil-borne pathogens by *fluorescentpseudomonas* . Natra. Rev. Microb. P1129.
- Hammer, K., Carson, C., et Riley , T ., 1999.**Antimicrobial activity of essential oils and other plant extracts. J. Applied Microbiol, N° 86 P 985-990.
- Harman, G., Shores, M., 2007.** The Mechanisms and Applications of Symbiotic Opportunistic Plant Symbionts.P.131-155. In Vurro M. and Gressel J. (eds.), Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management .
- Hao, X., Taghavi, S., Xie, P., Orbach, M., Alwathnani, H., Rensing, C et Wei, G., 2014.** Phytoremediation of heavy and transition metals aided by legume-rhizobia symbiosis. International Journal of Phytoremediation N° 16 P 179–202.
- Höfte, M., Boelens, J et Vestraete, W ., 1991.** Seed protection and promotion of seedling emergence by the plant growth beneficial *Pseudomonas* strain 7NSK2 and ANP15. Soil Biologie Biochem N°13 P 107-410.
- Holt, J., Krieg, N., Sneath, P., Staley, J et Williams, S., 1994.** Genus *Pseudomonas*. (Eds) Bergey's manual of determinative bacteriology. Microbiology . Meth. N°2 P 296.

- Homma, Y., Chikuo, Y., et Agoshi, A., 1989.** Mode of suppression of sugar beet damping off caused by *Rhizoctonia solani* by seed bacterization with *Pseudomonas cepacia*. *Bulletin SROP*, N°14 P 115-118.
- Howell, C. et Stipanovic, R., 1979.** "Control of *Rhizoctonia solani* on cotton seedlings with *Pseudomonas fluorescens* and with an antibiotic produced by the bacterium." *Phytopathology* N°69(5). P 480-482.
- Hseuh, P., Teng, L., Pan, H., Chen, Y., Sun, C et Luh, K., 1998.** "Outbreak of *Pseudomonas fluorescens* Bacteremia among Oncology Patients" *Journal of Clinical Microbiology*, N° 36, p. 2914-2917.
- Iavicoli, A., Boutet, E., Buchala, A et métraux, J., 2005.** Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* in response to root inoculation with *Pseudomonas fluorescens* CHA0. *Molecular Plant – Microbe Interactions*, N°16 . P 851-858.
- Innoel, R., Krieg, G and John, H., 1987 .** Bergeys manual of systematic bacteriology. Vol.1. Williams and wilkins baltimore. Md.
- Imekhlef, K. et Leghima D ; 2017.** Effets de phytostimulation de la croissance de la tomate *Solanum lycopersium* par deux souches de *Pseudomonas* spp. Fluorescents. *Memoire master UMMTO*. 59p.
- Jennifer, A., Anderson, G., Jamie, S., Mary, C et Jamie, H., 2018 .** Safety of *Pseudomonas chlororaphis* as a gene source for genetically modified crops .N° 27. P 103–113.
- Jones, J., Dangl, J., 2006.** The plant immune system. *Nature* N° 444 P ,323-329.
- Kamran, M., Eqani, S., Bibi, S., Amna, M., Monis, M., Katsoyiannis, A., Bokhari, H et Chaudhary, H., 2016.** Bioaccumulation of nickel by *E. sativa* and role of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) under nickel stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* N° 126 P256–263.
- Kang, Y., Shen, M., 2013 .** "A possible mechanism of action of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) strain *Bacillus pumilus* WP8 via regulation of soil bacterial community structure." *The Journal of general and applied microbiology* N°59(4) P 267-277.

Karimi, A., Khodaverdiloo, H et Sadaghiani, M., 2017. Fungi and bacteria as helping agents for remediation of a Pb - contaminated soil by *Onopordum acanthium*. *Caspian Journal of Environmental Sciences* N°15 P 249–262.

Kavitha, K., Mathiyazhagan, S., 2005 . "Broad spectrum action of phenazine against active and dormant structures of fungal pathogens and root knot nematode." *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. N° 38(1) P69-76.

Khan, M ., Kikuchi, A et Asahina, M., 2009. Genetic engineering of glycine betaine biosynthesis to enhance abiotic stress tolerance in plants.*Plant Biotechnology* N°26 P 125–134.

Khan, M., Zaidi, A and Javed, M., 2010. *Microbial Strategies for Crop Improvement*. p 1-371. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Kirdi, B ., 2011. Rôle des PGPR « Plant Growth Promoting Rhizobacteria » dans la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites. Mémoire Magister en Sciences Agronomiques, École Nationale Supérieure Agronomique - El Harrach –Alger.

Kloepper, J., Scher,F., Laliberte , M et Tipping, B., 1986 . Emergence-promoting rhizobacteria: description and implications for agriculture. In: *Iron, siderophores and plant diseases* (TR Swinburne, ed) NATO ASI Series A, Life Sci, Plenum Press, New York,N° 351 P 155-164.

Knowles, J., Bunch, A., 1986. Microbial cyanide et abolism. *Advances in Microbial Physiology* N°27, P 73-111.

Kumar, P., Dubey, R., 2012. Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Biocontrol of Phytopathogens and Yield Enhancement of *Phaseolusvulgaris*. *J CurrPersApplMicrobiol* N°1 P 6.

Lemanceau, P., 1992. Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas spp fluorescents*. *Agronomie, EDP Sciences* N°12 -6 p.413-437.

Lee , S., Thomashow, M ., David, M., Weller, V., Mavrodi, A et Dmitri, V., Mavrodi, B., 2006 . Selecting, monitoring, and enhancing the performance of bacterial biocontrol agents: principles, pitfalls, and progress. M. Vurro and J. Gressel (eds.), *Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management*, P 87–105.

Lodewyckx, C., Vangronsveld, J., Porteous, F., Moore, E., Taghavi, S., Mezgeay, M et van derLelie, D., 2002. Endophytic bacteria and their potential applications. Critical Reviews in PlantSciences.N° 21 P 583–606.

Lucy, M., Reed, M et Glick,B., 2004. Applications of free living plant growthpromoting rhizobacteria. Anton. Leeuw. Int. J. G. N°6 P 1–25.

Lugtenberg, B., Kamilova, F., 2002. Plant-growt-promoting rhizobacteria. Annu.Rev.Microbiologie.N°63 .P 541-556.

Mahiout,K., Nait Messaoudene, O., 2008. Effets antagonists de quelque souche de *pseudomonas* spp *Fluorescents* vis a vis de *fusarium oxysporoum* f.sp. *albedenins*. Memoir ingénieure agronomie. Universite Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou .P 93.

Matter, J., 1993. Les *pseudomenaces* spp *fluorecents* de la rhizosphère caractérisation de la température de la microflore autochtone sur la colonisation racinaire. Thèse doctorant université Lyon P 130.

Ma´rcia do Vale Barreto Figueiredo., Lucy,s ., Fabio ,F et Lima Ramos Mariano , R., 2010. Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Fundamentals and Applications. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P 1-24.

Maurhofer, M., Keel, C., Schnider, U., Voisard, C., Haas, D. and Défago, G., 1992. Influence of enhancedantibiotic production in *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 on itsdisease suppressive capacity. Phytopathol. N°82(2) P 190–195.

Mazolla, M., Cook, L., Thomashow, D., Weller, M et Pierson, L., 1992. Contribution of phenazine antibiotic biosynthesis to the ecological competence of fluorescent pseudomonads in soil habitats. Appl. Environ. Microbiol. N°58. P 2616-2624.

Meliani, A., 2012. Contribution à l'étude de la diversité écologique et fonctionnelle des *Pseudomonas fluorescens* Doctorat université d'Oran.

Mercado-Blanco, J., Bakker, P., 2007. Interactions between Plants and Beneficial *Pseudomonas* spp.: Exploiting Bacterial Traits for Crop Protection. Antonie van Leeuwenhoek. N° 92 . P 367-389.

Messaoudi, H., 2015. Effets de l'inoculation avec des bactéries rhizosphériques sur la croissance du blé et le développement de quelques bio-agresseurs qui lui sont associés.

Mishra, J., Singh, R. Et Arora, K., 2017. Alleviation of heavy metal stress in plants and remediation of soil by rhizosphere microorganisms. *Frontiers in Microbiology* N° 8 P 1706.

Montealegre, J., Reyes, R., Perez, L., Herrera, R., Silva, P et Besoain, X., 2003. Selection of Bio-antagonistic bacteria to be used in biological control of *Rhizoctonia solani* in tomato. *Electronic journal of Biotechnology* N° 6 P 115-127.

Morrissey, J., Guerino T, M ., 2009. Iron uptake and transport in plants: The good, the bad, and the ionome. In : *Chemical reviews*. Octobre 2009. Vol. 109, n° 10, p. 4553-4567.

Müller (Claude), dir., « Regards sur l'Alsace du XVIII^e siècle », *Revue d'Alsace* , 144 | 2018, mis en ligne le 23 avril 2019,. URL : <http://journals.openedition.org/alsace/2917> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/alsace.2917>.

Munees ,A.,Mulugeta ,K., 2013. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective, *Journal of King Saud University – Science*, January Volume 26, N°1 P 1–20.

Nadeem, S., Ahmad, M., Zahir, A et Javaid, A., 2014. The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnology Advances* N°32 P 29–48.

Naznin, A., Kimura, M., Miyazawa, M et Hyakumachi, M., 2012. Analysis of volatile organic compounds emitted by plant growth promoting fungus *phoma* sp. GS8- 3 for growth promotion effects on tobacco. *Microbe Environ* N°28 P 42-49.

Niranjan, R., Shetty, H et Reddy, M., 2005. Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Potential green alternative for plant productivity. In: Siddiqui ZA (Ed.), *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*, India, p.197–216.

Ongena, M., Thonart, P., 2006. Resistance Induced in Plants by Nonpathogenic Microorganisms: Elicitation and Defense Responses. In *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: advances and topical issues*. J.A. Teixeira da Silva (ed.). Global Science Books, Ltd.p 447-463.

Ouserir, S., Chennaoui, N et Benchabane, M., 2018. Effets de la bactérisation par *Pseudomonas fluorescens* et rhizobium *Fabae* sur la stimulation de la nodulation et de la croissance de la fève *Vicia faba*.

Parmar, P., Sindhu , S., 2013. Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. *J Microbiol Res* N°3 P 25-31.

Palleroni, J., 1984. Genus I.P.*Pseudomonas* Migula., 1984. In: Krieg, N.R., Holt, J.G. (Eds.). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, vol. I. Williams and Wilkins Co,Baltimore,USA P:141-171.

Pal, K and Gardener, B., 2006. Biological Control of Plant Pathogens. *The Plant Health Instructor* P: 1-25.

Pol , N., Gudrun,K., Jessica, A., Thompson, K., Xavier, B., Robbert, H., Cool , J et Wim, J. , 2012. The Multiple Signaling Systems Regulating Virulence in *Pseudomonas aeruginosa* », *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, vol. 76, N° 1, 65-46 .p

Rabhi, N., 2011. Isolement de *Pseudomonas* spp. *Fluorescents* d'un sol salé. Effet d'osmoprotecteurs naturels. Magistère Université Ferhat Abbas Sétif.

Raijmakers ,J., Vlami , M et Jorge, T., 2002 . Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Antonie van Leeuwenhoek*. N° 81 P 537–547.

RAI, A., 2017. Effet du stress salin sur les bactéries du sol: rôle d'extraits dérivés de *Enteromorpha intestinalis*, *Ulva lactuca* et *Opuntia ficus-indica* sur la relation bactérie-plante sous stress salin, Université Ferhat Abbas Sétif.

Rajkumar, M., Prasad, M et Freitas, H., 2010. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. *Trends in Biotechnology* N°28 P 142–149.

Ramette, J ., Van Beek, M et Raaijmakers, J., 2003. Biochemical, genetic, and zoosporicidal properties of cyclic lipopeptide surfactants produced by *Pseudomonas fluorescens*. *Appl. Environ. Microbiol.* N°69. P 7161-172.

Rogers J.R., Bennett, P.C. et Choi, W.J., 1998, Feldspars as a source of nutrients for microorganisms. *American Mineralogy* N° 83 P 1532-1540.

Roskopf, N., Chellemi, O., Kokalis-Burelle, N et Church, T., 2005. Alternatives to Methyl Bromide: A Florida Perspective. *APSnet Features*. N° 10 P.10 94.

Ryu,M ., Farag,A ., Reddy, S., Kloepper, J et Pare, W., 2004. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* N° 134 P 1017-1026.

- Saddiki, S., 1999.** Utilisation du Bradyrhizobium Japonicum comme rhizobactéries favorisant la croissance des plantes chez le maïs. la faculté des Etudes Supérieures de l'Université Laval, P 3.
- Sahin , F., Cakmakci, R et Kantar, F., 2004.** Sugar beet and barley yields in relation to inoculation with N₂-fixing and phosphate solubilizing bacteria. Plant Soil, N° 265 P 123–129.
- Schroth, M., Hildebrand, D et Panopoulos, N., 1992.** Phytopathogenic *pseudomonads* and related plant-associated pseudomonads. In: The Prokaryotes (MP Balows, ed), Springer-Verlag, New York, p 3104-3131.
- Singh, B., Sarma, K et Joshi, d ., 2017.** Advances in PGPR Research Plant Growth-Promoting Bacteria: An Emerging Tool for Sustainable Crop Production Under Salt Stress. Bioremediation of Salt Affected Soils: An Indian Perspective, Springer:P 101-131.
- Solano, B., Maicas, J., et Mañero, J., 2009.** Biotechnology of the Rhizosphere in Kirakosyan A., Kaufman P.B., Recent Advances in Plant biotechnology. P 137-162.
- Somers, E ., Vander, J., leyden, K et Srinivasan, M., 2004.** Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. Crit. Rev. Microbiol. N°304 P 205–240.
- Strange, R ., Scott,P ., 2005.** "Plant disease: a threat to global food security." Annual review of phytopathology P 43.
- Stanier, R., Palleroni, N., Doudoroff, M., 1960.** The aerobic pseudomonads, a taxonomic study. J Gen Microbiologie N°43.P 159-271.
- Shameer,T et Prasad, S ., 2017 .**Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable agricultural practices with special reference to biotic and abiotic stresses.
- Thomashow, L et Weller, M., 1988.** Role of a phenazine antibiotic from *Pseudomonas fluorescens* in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. J . N° 170. P 3499-3508.
- Ullah, A., Heng, S., Munis, M ., Fahad, S et Yang, X., 2015.** Phytoremediation of heavy metals assisted by plant growth promoting (PGP) bacteria: A review. Environmental and Experimental Botany N°117 P 28–40.

Van der Heijden, M., Bardgett, R., Van Straalen, N., 2008. The unseen majority : soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* Mar. N° 11 (3). P 296-310 .

Van Loon ,L., Jeroen Knibbe, G., Van Hove,J., 2005. From Institutional to Community Support: Consequences for Medical Care .

Van Loon, L., 2007. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *Eur J Plant Pathol.* N°119. P 243–254.

Vessey, J., 2003. "Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers." *Plant and soil* N°255(2) P 571-586.

Wheatley, R., 2002. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek* N° 81 P 357-364 .

Weyens, N., Monchy, S., Vangronsveld, J., Taghari et Lelie D., 2010. Plant- Microbe Partnerships (ed.), *Hand booh of Hydrocarbon and Lipid Microbiology.* p. 547-257.

Weert, S., Vermeiren , M., Mulders, I ., Kuiper, N., Hendrickx, G., Bloemberg, J., Vanderleyden, R et Lugtenberg, B. , 2002. Flagella- driven chemotaxis towards exudates components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*. *Mol. Plant Microbe Interact.* 15: 1173- 1180.

Whipps ,J ., 1997. Plant Pathology and Microbiology Department, Horticulture Research International, Welles Bourne, Warwick CV35 9EF. N° 26 P 1-134.

Yang, J., Kloepper, J et Ryu, M ., 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci.* N°14. P 1–4.

Zermane, N., Souissi, T., Kroschel, J et Sikora, R., 2007. Biocontrol of broomrape (*Orobanche crenata* Forsk. And *Orobanche foetida* Poir)by *Pseudomonas fluorescens* isolate Bf7-9 from the faba bean rhizosphere. *Biocontrol Science and Technology* . N°17 (5). P 483-497.