

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université MOULOUD MAMMERRI de Tizi-Ouzou
FACULTE DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET DES SCIENCES AGRONOMIQUES
DEPARTEMENT DES SCIENCES AGRONOMIQUES



En vue d'obtention du diplôme de Master.

Filière : Sciences Agronomiques.

Spécialité : Production Végétale

Thème

Synthèse bibliographique sur l'implication
des Rhizobacteris Pseudomonas.spp
Fluorescents dans l'amélioration de la
croissance végétale

Présenté par :

M^{elle} Belhadi Thiziri

M^{elle} Zillal Chahinez

Soutenu le : 22 décembre 2020

Devant le jury :

Présidente: M^{me} TALEB-K

MCB

Examinatrice: M^{me} KOURABA-F

MAA

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

MCB

Promotion : 2019/2020

Remerciement

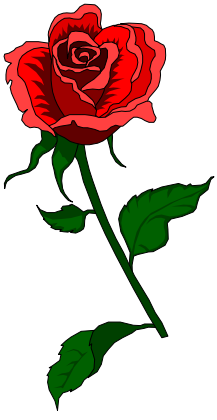
Nous tenons à remercier Dieu qui nous a donné le courage et le savoir afin d'achever ce modeste travail.

Nous remercions d'une façon toute particulière notre promotrice Madame DAHOUMANE-LARBAOUI pour avoir accepté de diriger ce travail, pour tous ses efforts, son savoir, ses critiques constructives et sa confiance.

Tous nos remerciements pour Madame TALEB d'avoir fait l'honneur d'accepter de présider ce jury.

Nos chaleureux remerciements s'adressent à Madame KOURABA d'avoir eu l'amabilité d'accepter volontairement et aimablement d'examiner ce travail.

Enfin, nous tenons à remercier tous nos enseignants qui ont assuré notre formation et tout le personnel de la faculté des sciences de la nature et de la vie



Dédicace

Je dédie ce modeste travail pour toute ma famille pour leur soutien tout au long de mon parcours :

A mon chère Père

Quoi que je fasse ou que je dise, je ne saurai point te remercier comme il se doit. Tu as toujours été là pour moi merci pour ton soutien et t'encouragement que dieu te garde.

A ma chère Mère

Son soutien tout au long de mes études sa bienveillance et ses conseils ont été très précieux, je tiens à lui témoigner ma profonde affection et reconnaissance.

A ma grande sœur Thanina

Je voudrais te remercier pour tout ce que tu as fait pour moi et d'être la grande sœur que tu es, merci pour ta présence dans les bons et les mauvais moments et ton soutien malgré la distance.

A mon frère Brahim

Je tien a te remercier pour tout ce que tu as fait pour moi et surtout pour ton soutien

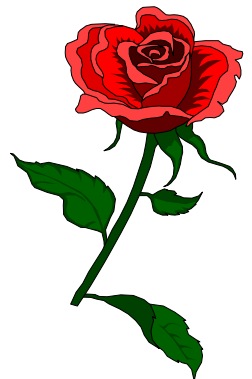
A mes petites sœur Lina, Ania et ma chère petite nièce Aya

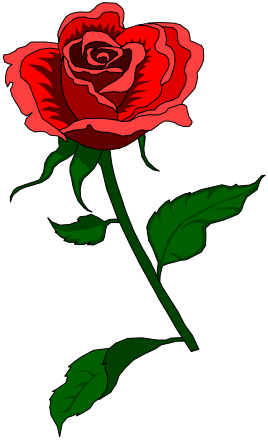
A mes Amies

A ma chère binôme : Chahinez et toutes sa familles

A tous mes collègues de production végétale

Thiziri





Dédicace

À LA MÉMOIRE DE MON CHER PAPA

À MA CHÈRE MAMAN

*POUR LEUR SOUTIEN, LEUR AIDE, ET LEUR SACRIFICE ET TOUTES LES VALEURS QU'ELLE
SU M'INCULQUER. QU'ELLE TROUVE ICI TOUTE MA RECONNAISSANCE, MA GRATITUDE ET
TOUT MON AMOUR.*

JE DÉDIE CE MODESTE TRAVAILLE À MA DEUXIÈME MÈRE, MA CHÈRE GRAND-MÈRE.

À MES FRÈRES : HAMOU ET FAOUZI.

À MA SŒUR : ASSIA.

À MES ONCLES : MOHAND ET HAKIM.

À MES AMIES : SALMA ,SIHAM, SOMAIA ET NADJET .

À MA BINÔME THIZIRI ET SA FAMILLE.

À TOUS MES COLLÈGUES.

CHAHINEZ

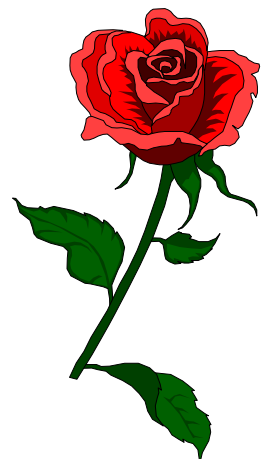


Table des matières

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

Introduction

Synthèse bibliographique

Chapitre I : la Rhizosphère

1-Généralité sur la rhizosphère	1
2-Activité microbiologiques de la rhizosphère	3
2-1-La flore de la rhizosphère	5
2-1-1-Champignon	5
2-1-2-Les actinomycètes	5
2-1-3-Les protozoaires	6
2-1-4-Les algues	6
2-1-5-Les bactéries	6
2-2-Facteurs déterminant la richesse et l'activité de la rhizosphère	7

Chapitre II : les Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes

1-Définition des PGPR	9
2-Les Types de PGPR	10
3- Les Biostimulants et Biospesticides.....	11
3-1-Biostimulants	11

3-2-Biopesticides.....	11
4-Mécanisme impliqué dans l'activité des PGPR	13
4-1- Fixation biologique de l'azote atmosphérique	15
4-2-Solubilisation du phosphate	15
4-3-Solubilisation du potassium.....	16
4-4-Production de sidérophores	16
4-5-Production d'Hormones de croissances	17
4-6-Production des Antibiotiques	22
4-7-Résistance systémique induite	23
4-8-Production de cyanure d'hydrogène	23

Chapitre III : implication des *Pseudomonas spp. Fluorescents* dans l'amélioration de la croissance végétale

1-Caractéristiques des <i>Pseudomonas spp. Fluorescents</i>	25
2-Effets bénéfiques des <i>pseudomonas spp. Fluorescent</i>	26
2-1-Effets de bio-stimulant ou phytostimulation.....	26
2-2-Effets de phytoprotection.....	30
2-2-1-Compétition de l'espace et nutriments	30
2-2-2- Antibiose	31
2-2-3 Modification de l'équilibre microbien.....	32

Conclusion

Liste des abréviations

ABA : Acide Abscissique

ACC: l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique

DA : Dalton

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

HCN: Cyanure d'hydrogène

H_2PO_4^- : Ion dihydrogénophosphate

IAA: Acide indole acétique

ISR: Résistance systémique induite

g : gramme

KDa : kilodalton

PGPR : plant growth promoting rhizobacteria (Bactéries promotrices de la Croissance des Plantes)

μm : Micromètre

% : pourcentage

Listes des figures

Figure 01. Représentation schématique de la rhizosphère (Sheshadriet al., 2015).....	2
Figure02. Activité microbiologique de la rhizosphère (Vittorio et Christoph, 2016).....	4
Figure 03 . Présentation schématique des organismes du sol (Rovira, 1969)	7
Figure 04 . Marché mondial des biopesticides microbiens en 2005(Thakore, 2006).....	12
Figure 05. Promotion de la croissance des plantes par les PGPR (Khan et al., 2009).....	14
Figure 06. Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (Khan et al., 2009)	19
Figure 07. La structure chimique de l'ACC (Glick et al., 2005).....	20
Figure 08. Diagramme schématisé montrent les effets directs et indirects des PGPR sur la croissance des plantes (Gupta, Pariharet al. 2015).....	24
Figure 09. Observation des <i>Pseudomonas spp. Flurescents</i> sous microscope électronique à balayage (site web)	25
Figure 10. Effet des PGPR sur la germination de la culture <i>Zea mays</i> Après 8J (Sengupta et al 2015)	27
Figure 11. Effet des PGPR sur la croissance de <i>Zea mays</i> Après 30J (Sengupta et al 2015	28

Tableau 01 : Exemples de microorganismes inscrits en tant que biopesticides à l'Agence de protection de l'environnement des Etats-Unis (EPA) (**Fravel, 2005**)**11**

Introduction

Aujourd'hui, l'agriculture durable est devenue extrêmement importante pour accomplir les demandes en nourriture. 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. A l'échelle mondiale, les maladies des plantes 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 and Scott 2005)**.

Cependant l'utilisation croissante d'intrants chimiques à plusieurs effets négatifs, à savoir le développement de la résistance des agents pathogènes aux agents appliqués et leurs impacts environnementaux non ciblés **(Sengupta, et al., 2015)**.

Pour faire face à ces problèmes, des solutions alternatives sont donc recherchées. Des nouvelles stratégies biotechnologiques ont pour but d'introduire des microorganismes bénéfiques afin de stimuler les capacités défensives naturelles des plantes et d'interférer avec les mécanismes employés par les bioagresseurs. La compréhension des bases moléculaires des systèmes de défense des plantes et des stratégies des attaques microbiennes ont ouvert de nouvelles voies pour une agriculture durable et plus respectueuse de l'environnement **(Gust et al., 2010)**.

Pour plusieurs décennies, les bactéries ont été introduites dans le sol, les graines, les racines, ou autre matériel végétal pour améliorer la croissance et la santé de ces derniers. Les objectifs majeurs de l'inoculation bactérienne incluent ; l'augmentation de la fixation symbiotique de l'azote, dégradation des composés xénobiotiques, promotion de la croissance des plantes et la lutte biologique contre leurs microorganismes pathogènes **(Barriuso et al., 2008)**.

Parmi les microorganismes établissant une symbiose associative avec la plante, se trouve un ensemble de bactéries qualifiées de PGPR (Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) ou (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) pour leurs effets stimulateurs de la croissance des plantes qu'elles colonisent. Ces rhizobactéries sont présentes dans une zone d'interface entre la plante et le sol, appelée rhizosphère **(Qureshi., 2012)**. Ces bactéries intéressantes est libre ou liées, colonisent les racines, stimulent la croissance des plantes et augmentent le rendement. Ces PGPR sont aussi connus pour leur capacité à induire une résistance contre divers microorganismes phytopathogènes **(De Salamone et al., 2005)**.

Les *Pseudomonas* spp. Fluorescents, considérées comme PGPR non symbiotiques, ont été largement étudiées et expérimentées, surtout par rapport à leurs performances dans la phytostimulation de la croissance de nombreuses plantes **(Kloepper, et al., 1978 ; Latour, et al., 1996 ; Benchabane, et al., 2005)** , à leur capacité de colonisation racinaire, à la synthèse de phytohormones **(Ahmed, et al., 2013)** , à la solubilisation des phosphates **(Hussein, et al., 2015)** , à la production d'enzymes et de métabolites, ainsi qu'au biocontrôle de divers agents phytopathogènes **(Kloepper, et al., 1989 ; Siddiqui, et al., 2006)**.

*Synthèse
bibliographique*

Chapitre I

La rhizosphère

1-Généralité sur la rhizosphère

Le terme rhizosphère (éthymologiquement rhiza : racine, sphère : ce qui entoure) a été proposé la première fois en 1904 par un chercheur allemand (Hiltner) pour décrire la zone de sol qui entoure la racine et qui est directement ou indirectement influencée par la racine. La rhizosphère peut être qualifiée de moitié cachée du système racinaire qui est lui-même cryptique. Cette zone est riche en nutriments quand elle est comparée avec le sol nu en raison de l'accumulation d'une variété des exsudats racinaires, tels que les acides aminés et les sucres, fournissant une source d'énergie et de nutriments aux bactéries telluriques **(Gray and Smith, 2005)**.

La rhizosphère est une région du sol riche en gaz carbonique et pauvre en oxygène dissous. La rhizosphère est de ce fait un site réducteur, où se développe une activité dénitrifiante, réduisant l'ion nitrate en oxyde d'azote, voire en ammoniac. Elle contribue à modifier les propriétés des sols : propriétés biologiques, biodiversités et activités microbiennes, fertilité et qualité du sol **(Gobat et al., 2003)**.

Les composantes physico-chimiques et biologiques de la rhizosphère diffèrent nettement de celles d'un sol cultivé et non cultivé **(MORGAN et al., 2005., CREGUT., 2009)**. La rhizosphère est en fait un habitat dont les limites sont mal définies, car elle représente un gradient microbiologique et physico-chimique allant de la racine elle-même jusqu'à une distance plus ou moins grande de 1 à 5mm au-delà de laquelle l'effet rhizosphérique disparaît.

Selon Schroder et Hartmann (2003), Cette zone d'interaction peut être divisée en trois zones distinctes (Figure 01), l'endorhizosphère (intérieur de la racine), le rhizoplan (surface racinaire) et l'ectorhizosphère ou le sol rhizosphérique (sol lié à la racine par opposition au sol distant) :

- **L'endorhizosphère**

Certaines bactéries vivent au contact direct de la racine, voire même pénètrent dans les tissus rhizodermiques et corticaux, sans pour autant être parasites ou prédatrices. Ceci souligne le fait que l'interface entre la racine et la microflore s'étend à l'intérieur de la racine

- **Le rhizoplan**

Le rhizoplan (RP), désigne la surface racinaire et les bactéries qui y sont fortement adhérentes.

- **L'ectorhizosphère**

Représente la zone extérieure qui se trouve directement après le rhizoplan

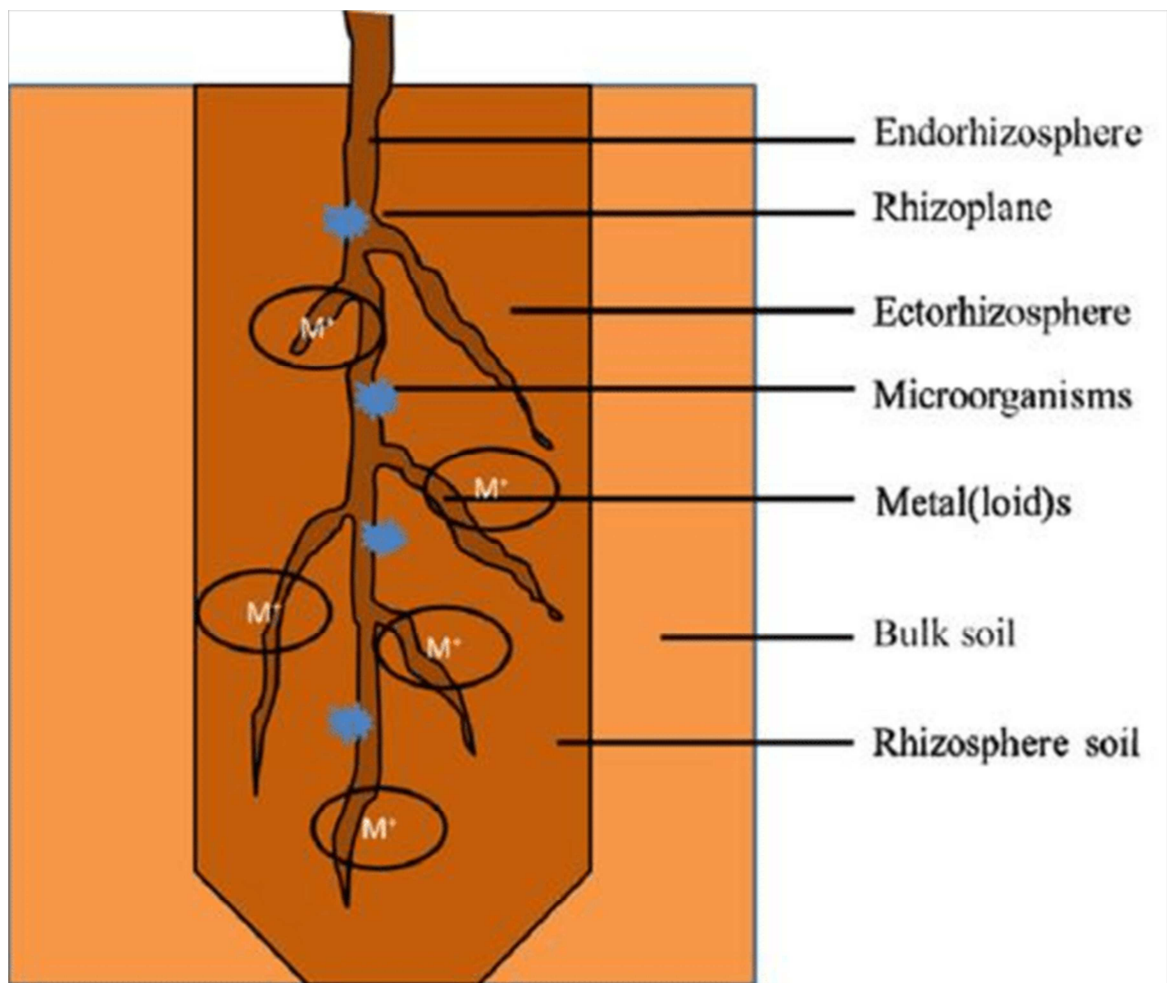


Figure 01. Représentation schématique de la rhizosphère (Sheshadri *et al.*, 2015)

2-Activités microbiologique de la rhizosphère

La rhizosphère est la zone du sol située près des racines et caractérisée par une activité microbiologique intense. C'est un environnement écologique dynamique où les microorganismes et les plantes interagissent pour l'exploitation des micro et macronutriments du sol présent en quantité limitée (**Gholami et al., 2012**). C'est également un environnement caractérisé par un volume très élevé de substances racinaires favorisant une grande population microbienne (**Miransari, 2011**). La microflore du sol est composée de différents types de microorganismes tels plusieurs genres bactériens fixateurs d'azote, des mycorhizes, des champignons, des algues, et des protozoaires. Ceux-ci peuvent jouer un rôle de stimulation de croissance par l'apport d'éléments nutritifs et de protection des pathogènes environnants (**Amarger, 2002**), (Figure 02).

Plus précisément, on compartimente la rhizosphère en trois grandes composantes qui interagissent ensemble: la rhizosphère sol, le Rhizoplan et les racines. La rhizosphère sol est la zone du sol influencée par les racines due à la libération de substrats qui influence l'activité microbiologique (**Barea et al., 2005**). Ainsi, durant leur croissance, les racines libèrent activement ou passivement une gamme de composés organiques, surtout des hydrates de carbone tels que galactose, glucose, fucose, mannose, xylose et arabinose, des acides carboxyliques et des acides aminés (**Chaboud, 1983**). Deuxièmement, la rhizoplane est la surface des racines, incluant les particules du sol qui y adhèrent (**Barea et al., 2005**). Plusieurs études ont démontré que les microorganismes du sol interagissent avec les racines des plantes et les constituants du sol à l'interface entre les racines et le sol (**Barea et al. 2002; Bowen et Rovira, 1999; Glick, 1995; Kennedy, 1998; Lynch, 1990; Linderman, 1992**). Finalement, les racines font partie du système du fait que certains microorganismes, les endophytes, sont capables de coloniser leurs tissus (**Bowen et Rovira, 1999; Kennedy, 1998**) et influencer leur croissance.

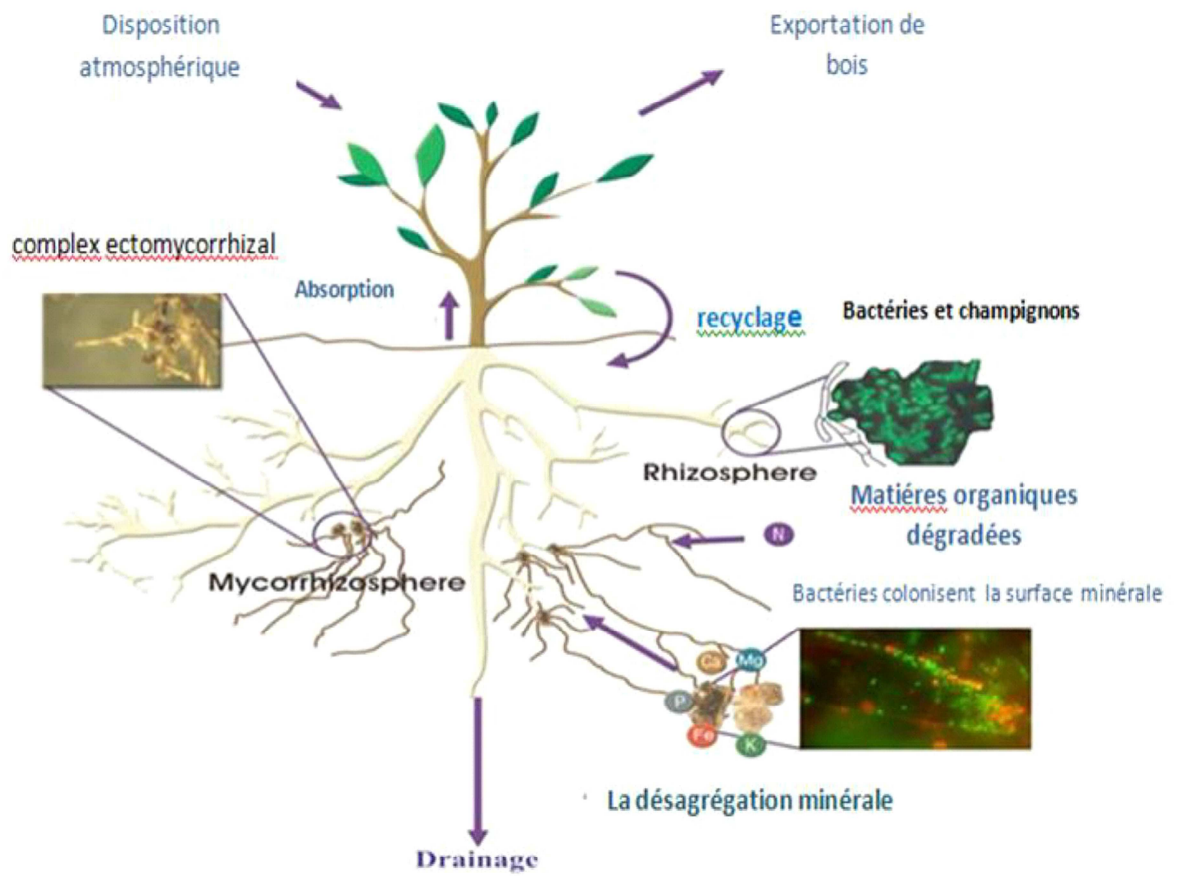


Figure 02. Activité microbiologique de la rhizosphère (Vittorio et Christoph, 2016)

2-1-la flore de la rhizosphère

La rhizosphère est un milieu dynamique et structuré. Elle abrite une multitude de microorganismes interagissant de diverses façons avec la plante et qui sont structurés en communautés complexes dans lesquelles diverses interactions entre les microorganismes eux-mêmes existent (**Wardle et al., 2004**), (Figure 03).

La rhizosphère est naturellement colonisée par les microbes qui sont :

2-1-1- Les champignons

Les champignons mycorhiziens de type arbusculaire (AMF : Arbuscular Mycorrhizal Fungi) sont le groupe le plus important dans la rhizosphère, ils peuvent établir une association symbiotique avec les racines, ce qui permettra à la plante de capter différents éléments nutritionnelle, l'exemple le plus discuter est le phosphore qui se trouve dans le sol, qui est transporter le long des hyphes et ensuite délivrer à la plante hôte. Les interactions avec les mycorhizes peuvent stimuler aussi les mécanismes de défense contre les parasites et les pathogènes (**Clémentine, 2013**).

2-1-2-Les actinomycètes:

Les actinomycètes constituent l'ordre des actinomycètes. Ce sont des bactéries filamenteuses, septées, ramifiées, (**Larpent et al., 1989**). Les mycète sont également présents dans le sol. En effet extra racinaire tous les sols contiennent une microflore abondante. La biomasse fongique est sans doute très variable suivant les cas peut attendre entre 120 Kg/ha et plus d'une tonne, dans les sols normaux (**Dommergues et Mangenot, 1970**).

2-1-3- Les protozoaires :

Protozoaire signifie premier animal. C'est des organismes eucaryotes, unicellulaires et hétérotrophes ils sont d'autant plus nombreux que les sols humides et riches en matières organiques, soit 1 à 2 millions par gramme de terre. Ils jouent un rôle régulateur sur la population bactériennes qu'ils broutent, ils recyclent rapidement une biomasse importante qui est mise à disposition de la communauté biologique (**Girad et al., 2005**)

2-1-4- Les Algues :

Les algues appartiennent au règne végétal mais elles ne constituent pas un ensemble homogène. Elles peuvent être libres ou fixées sur un support, leurs tailles varient de micromètre à plusieurs dizaines de mètres pour certaines algues (**Egan et al., 2008**).

2-1-5- Les bactéries

La communauté bactérienne de la rhizosphère est recrutée parmi les réservoirs de micro-organismes présents dans le sol (**Bakker et al., 2013**). Les rhizobactéries sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense. Les bactéries non symbiotiques répondant à cette définition appartiennent aux différents genres et espèces dont les plus étudiés sont : *Agrobacterium* sp, *Azospirillum* sp, *Bacillus* sp, *Pseudomonas* sp. Les effets bénéfiques des rhizobactéries sont liés à leur position stratégique à l'interface sol-racine. En effet, le rhizoplan et la rhizosphère sont le siège d'échanges intenses entre la plante et le milieu environnant ces échanges sont réciproques (**Lemanceau, 1992**).

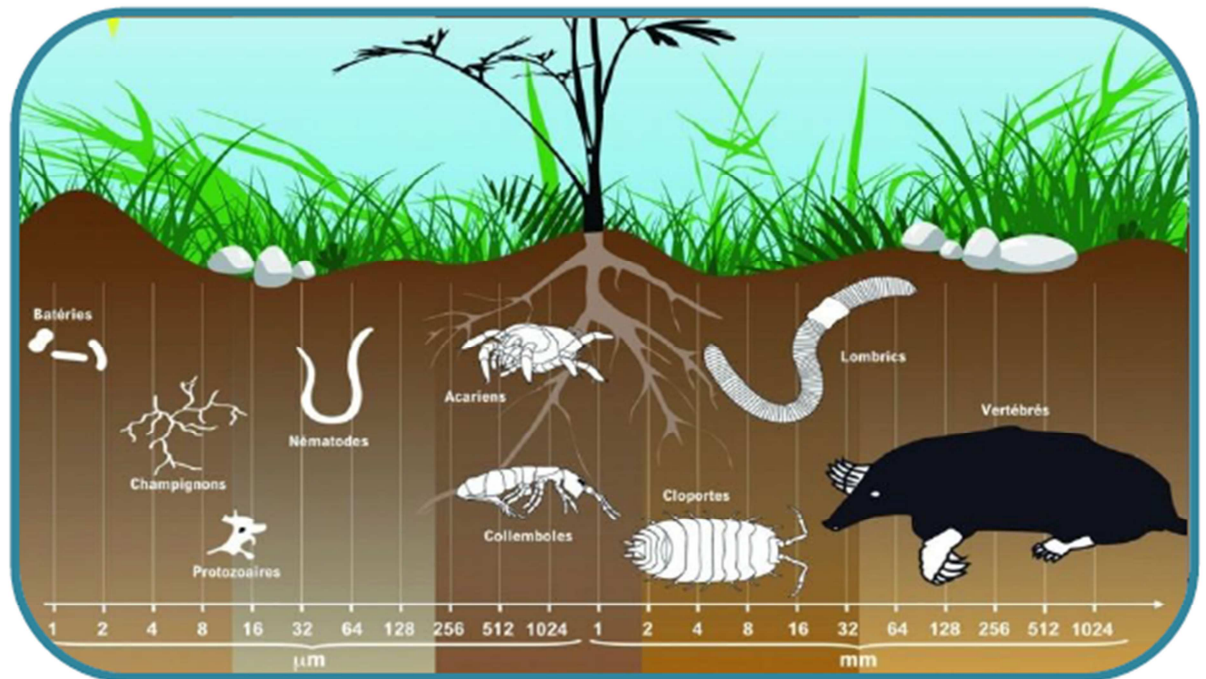


Figure 03. Présentation schématique des organismes du sol (Rovira, 1969)

2-2- Facteurs déterminant la richesse et l'activité de la rhizosphère

Selon Gobat et al, 2003 l'activité microbienne dans la rhizosphère est régie :

- Par des facteurs de l'environnement climatique, notamment : l'humidité de l'air, température, radiation solaire, teneur en CO₂.
- Par des facteurs de l'environnement édaphique, notamment : teneur du sol en eau et en oxygène, température du sol, teneur du sol en éléments assimilables par les plantes, présence de composés phytotoxiques.

- Par des échanges de « molécules signal entre les racines des plantes et les microorganismes qui leur sont associés » (champignons, bactéries, cyanobactéries...). Mais quand il y a par exemple une symbiose associative entre les PGPR et une plante, le rôle et l'importance de ces molécules est encore mal connue. Les signaux rhizosphériques influent sur l'expression génique « épigénétique ». Ils sont souvent « phytobénéfiques » en améliorant par exemple l'architecture, la croissance et le fonctionnement du système racinaire.

Chapitre II

Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes « PGPR »

1-Définition des PGPR

Les PGPR «Plant Growth-Promoting Rhizobacteria » ou rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes ont été définies pour la première fois par Kloepper et Schroth (1978) comme étant les bactéries qui colonisent le sol tout en améliorant leurs croissances **(Dorjey, et al., 2017)**.

Les PGPR sont des bactérie qui se développent dans la rhizosphère, et qui ont un effet positif sur la plante, pour ces effet on les considère comme rhizobactéries promotrice de la croissance végétale **(Dey et al., 2004 ; Herman et al., 2008 ; Minororsky, 2008)**. Ces bactéries sont utilisées en agriculture pour la biofertilisation des sols en fixant l'azote atmosphérique qui pourra être par la suite utilisé par les plantes, améliorant leur croissance lorsque l'azote du sol est limitant **(Glick, 1995)**.

Les PGPR les plus fréquemment identifiées sont *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas* et autres **(Ahemad and Kibret 2014)**.

Les bactéries à effet bénéfique peuvent être référées comme les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes **(Kloepper, et al., 1989)**. Les microorganismes du sol, dont une grande partie est considérée comme PGPR, partagent le même environnement que les racines des cultures. Elles sont donc exposées aux mêmes contraintes environnementales que ces dernières, telles que la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes. **(RAI, 2017)**.

2-Les types des PGPR

Selon curl and truelove (1986), on distingue deux grands groupes de PGPR : les phytostimulatrices et les phytoprotectrices.

1- Les PGPR phytostimulatrices : elles influencent la croissance des plantes en :

- améliorant la biodisponibilité de certains nutriments par la fixation de l'azote atmosphérique, ou par solubilisation du phosphate.
- synthétisant des phytohormones comme des auxines, cytokinines, gibbérellines.
- Modulant le développement des plantes, grâce à une activité 1-aminocyclopropane-1-carboxylate désaminase, qui va entraîner une élongation racinaire.
- facilitant la mise en place ou le fonctionnement des symbioses mutualistes entre les racines et les bactéries fixatrices d'azote ou les champignons micorhiziens.

2-Les PGPR phytoprotectrices : elles favorisent la croissance des plantes en réduisant le niveau de certaines maladies. Pour cela, elles peuvent agir :

- Par antagonisme en produisant des antibiotiques délétères pour les pathogènes.
- Par interférence avec des signaux, en détruisant les molécules signal des pathogènes.
- En activant la résistance systémique induite ISR des plantes, qui augmentera la résistance des plantes à l'attaque des pathogènes.
- En contrôlant la croissance des pathogènes par la compétition pour les éléments nutritifs, comme par exemple, la compétition pour le carbone et la compétition pour le fer dont la biodisponibilité dans le sol est très faible.

3-Les Biostimulants et biopesticides

3-1 Biostimulants

Un bio-stimulant végétal est une substance ou un microorganisme appliqué aux végétaux dans le but d'améliorer l'efficacité nutritionnelle, la tolérance au stress abiotique et / ou les caractéristiques de qualité des cultures, quelle que soit sa teneur en nutriments les bio-stimulants sont souvent suggérés pour héberger des activités de type hormonal et agissent en quantité infimes. (Verma et al., 2016).

3-2-Biopesticides

Les biopesticides ou agents de lutte biologique peuvent être définis comme des produits phytosanitaires dont le principe actif est un organisme vivant ou l'un de ses dérivés. Ils peuvent donc être constitués d'organismes (plantes, insectes, nématodes) ou de microorganismes (bactéries, levures, champignons, virus) exerçant une activité protectrice sur les plantes vis-à-vis d'agents phytopathogènes, mais aussi de substances d'origine naturelle telles que des extraits végétaux, phéromones, etc (Thakore, 2006). (Tableau 01)

La majorité des biopesticides commercialisés est d'origine microbienne (Rosas-Garcia, 2009). Parmi les biopesticides microbiens, les produits à base de bactéries, ils représentent 74% du marché mondial (Figure 04) (Fravel, 2005). *Bacillus thuringiensis* est considérée comme la bactérie la plus importante et la plus largement répandue, elle domine le marché des biopesticides microbiens (70%) (Thakore, 2006).

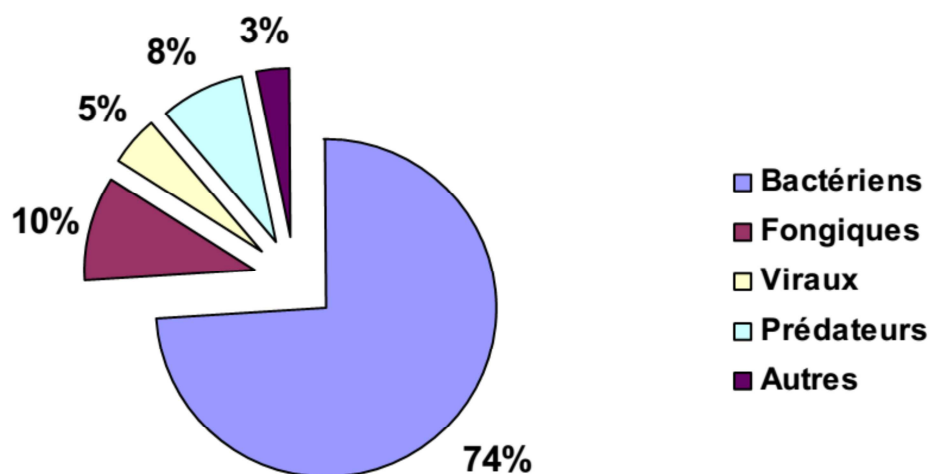


Figure 04. Marché mondial des biopesticides microbiens en 2005 (Thakore, 2006)

Tableau 01 : Exemples de microorganismes inscrits en tant que biopesticides à l'Agence de protection de l'environnement des Etats-Unis (EPA) (Fravel, 2005).

Agent de biocontrôle	Année d'enregistrement	Organisation ou maladie ciblée	Culture concernées
<i>Aspergillus flavus</i> NRRL 21,882	2004	<i>Aspergillus flavus</i>	Arachide
<i>Bacillus pumilus</i> Strain GB 34	2002	<i>Rhizocotonia, Fusarium</i>	Soja
<i>Pseudomonas fluorescens</i> A506	1992	Forst domge , fire blight , bunch rot	Fruits amande, pomme de terre et tomate
<i>Pseudomonas syringae</i> Souche ESC-10	1995	Maladies après la Récolte	Pomme, poire, citron, l'orange ou pamplemousse
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> Souche 63-28	2001	<i>Pythium, Rhizoctonia solani, Fusarium oxysporum</i>	Légumes et plantes ornementales en serre
<i>Bacillus subtilis</i> GBO3	1992	<i>Rhizocotonia Fusarium , Aspergillus et d'autres</i>	Coton, arachide, soja, orge, pois et haricot

Les produits considérés comme des biopesticides par les agences de réglementation européennes et mondiales sont d'origines diverses. Ils peuvent être classés en trois grandes catégories, selon leur nature : les biopesticides végétaux, les biopesticides animaux et les biopesticides microbiens **(Leong et al., 1986)**.

Les biopesticides microbiens comprennent les bactéries, champignons, oomycètes, virus et protozoaires. L'efficacité d'un nombre important d'entre eux repose sur des substances actives dérivées des micro-organismes. Ce sont en principe ces substances actives qui agissent contre le bio-agresseur, plutôt que le micro-organisme lui-même **(Philippe et al., 2013)**.

Certains biopesticides microbiens présentent des bénéfices supplémentaires à leur rôle de protection. Les champignons du genre *Trichoderma* ont la particularité de faciliter l'absorption d'éléments nutritifs du sol par les plantes **(Harman et al., 2004)**.

L'utilisation des bactéries pour l'amélioration du rendement et la protection des cultures a été initiée depuis le début du siècle dernier. Dès le milieu des années 60, plusieurs applications expérimentales ont été rapportées **(Weller, 1988)**.

4- Mécanismes impliqués dans l'activité 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, bien que la différence entre les deux ne soit pas toujours évidente. 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 (Figure 05). Ces mécanismes pouvant être actifs simultanément ou séquentiellement à différentes étapes de la croissance des plantes sont :

1- La solubilisation des phosphates, la fixation de l'azote et les minéraux nutritifs, rendant ces aliments disponibles pour la plante.

2- La production de phytohormones telles que l'acide d'indole-3-acetic (IAA)

3- La répression des microorganismes pathogènes du sol (par la production du cyanure d'hydrogène, de sidérophores, d'antibiotiques, et/ou de la concurrence pour les nutriments) **(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) Sur la base de leur activités **(Somers et al.; 2004)** ont classé les PGPR comme biofertilisants, en augmentant la disponibilité des éléments nutritifs aux plantes, phytostimulateurs en améliorant la croissance des plantes, habituellement par la production de phytohormones, rhizoremédiateurs en dégradant les polluants organiques et comme biopesticides pour leur production de métabolites antibiotiques et antifongiques et leur utilisation en lutte contre les maladies.

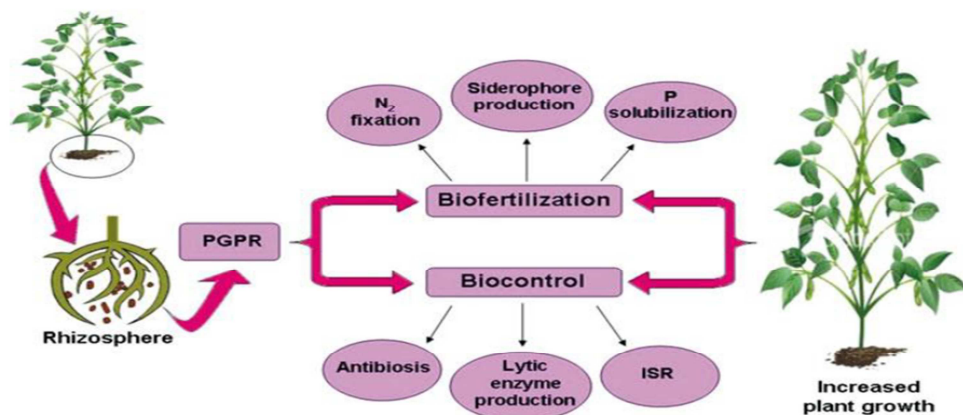


Figure 05. Promotion de la croissance des plantes par les PGPR **(Khan et al., 2009)**.

4-1-Fixation biologique de l'azote

L'azote est un aliment essentiel bien connu pour la croissance et le développement des plantes

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.

L'utilisation de bio-engrais tels que les bactéries fixatrices d'azote peut accroître la productivité et constitue une alternative viable qui contribue à réduire la pollution due aux applications d'engrais chimiques, à préserver l'environnement et à baisser le coût de la production. Ainsi, Figueiredo *et al.*, (2008) ont rapporté que, au cours des deux dernières décennies, l'utilisation de PGPR pour le développement durable de l'environnement et de l'agriculture a considérablement augmenté dans plusieurs régions du monde. Les microorganismes prennent de l'importance dans l'agriculture en favorisant la circulation des éléments nutritifs (Sahin *et al.*, 2004; Orhan *et al.*, 2006).

4-2-La solubilisation du phosphate

Le sol dispose d'une réserve importante en phosphore : environ 1,2 g de phosphore par kg de sol dans la lithosphère (enveloppe terrestre de la surface de la Terre). Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99 % de phosphate 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-}) (Gupta *et al.*, 2015). La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du phosphate insoluble en phosphate soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles, ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés au phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (Taktek, 2015).

4-3-La 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 *al* 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**). Les microorganismes des sols jouent un rôle clé dans le cycle potassium naturel et, par conséquent, les microorganismes solubilisant de potassium présent dans le sol pourraient fournir une technologie alternative pour rendre le potassium disponible pour l'absorption par les plantes (**Rogers et al., 1998**).

4-4- La production des sidérophores

Le fer est un nutriment vital pour presque toutes les formes de vie (**Neilands, 1995**). Certains PGPR produisent des sidérophores, composés de faibles poids moléculaire, généralement inférieurs à 1 kDa contenant des groupements fonctionnels capables de capter le fer en le rendant assimilable par les plantes (**Kirdi et Zermene, 2010**).

Les sidérophores sont des métabolites secondaires de faible poids moléculaire, compris entre 200 et 2000 daltons, dont le rôle est de solubiliser, de chélater et d'extraire le fer ferrique de nombreux complexes minéraux ou organiques et de le rendre ainsi accessible aux microorganismes (**Neilands, 1995**).

Les sidérophores sont synthétisés et sécrétés pour la solubilisation d'ions ferriques par des microorganismes aérobies, tels que les bactéries, certains champignons mais aussi organismes supérieurs (certaines plantes monocotylédones) en réponse à des conditions de carence en fer (**Ratledge et Dover, 2000**).

Après sécrétion par la bactérie, les sidérophores chélatent avec une haute affinité le fer dans l'environnement extracellulaire, et le transportent via des voies d'assimilation spécifiques (**Krewulak et Vogel, 2008**).

4-5-Production d'hormones de croissance

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 (**Spaepen et al., 2007**). 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 (**Costacurta et Vanderleyden 1995 ; Glick, 1995; Lucy et al., 2004**).

Les hormones végétales sont des messagers chimiques affectant la capacité de la plante à réagir à son environnement. Sans compter qu'elles jouent un rôle important dans la réponse de la plante aux stress biotiques et abiotiques (**Spaepen et al., 2007**).

De nombreuses phytohormones sont produites par les PGPR. Bien que le rôle de la biosynthèse de ces phytohormones par ces micro-organismes ne soit pas entièrement expliquée, il est à noter que les mécanismes directs des PGPR sur la croissance des plantes comprennent la production d'hormones telles les auxines, les cytokinines, les acides gibbérelliques et l'abaissement du taux d'éthylène chez la plante (**Costacurta et Vanderleyden 1995 ; Glick, 1995; Lucy et al., 2004**).

➤ **Acide indole acétique (AIA) :**

L'AIA est le plus important du groupe des auxines (**Ashrafuzzaman et al., 2009**) et quantitativement le plus produit par les PGPR. Il fonctionne comme une molécule signal importante dans la régulation du développement des plantes, agissant sur l'organogenèse, les réponses trophiques, les réponses cellulaires telles que l'expansion des cellules, la division, la différenciation et la régulation des gènes (**Ryu et Patten, 2008**). (Figure 06)

Le rôle de l'AIA dans la stimulation de la croissance est obtenu en imitant l'effet de la bactérie par l'application directe de l'AIA sur les racines. Il favorise la survie des bactéries dans la rhizosphère. Les poids des tiges et des racines des plantes de blé sont influencés positivement par l'ajout de l'AIA (**Narula et al., 2006**).

Diverses espèces bactériennes possèdent la capacité de produire de l'AIA. Une grande proportion (80%) de bactéries colonisant la rhizosphère le synthétise, les bactéries à Gram positif sont faiblement productrices (Loper et Schroth, 1986). Toutefois, l'amélioration de la croissance des plantes par la colonisation racinaire avec des espèces de *Bacillus* et *Paenibacillus* productrices d'AIA est bien connue (**Kloepper et al., 2004 ; Idris et al., 2007**).

La biosynthèse de l'AIA est affectée par plusieurs facteurs environnementaux. En particulier, il y a une augmentation de sa production dans des conditions de pH élevé et en présence de plus grandes quantités de tryptophane (**Spaepen et al., 2009**). L'AIA est généralement produit sous forme de métabolite secondaire par les PGPR en utilisant les substrats riches exsudés par les racines des plantes. L'AIA et ses analogues actifs dans la plupart des plantes sont synthétisés à partir du tryptophane principal précurseur. Les exsudats des racines sont la source principale du tryptophane dans le sol. Jusqu'à présent, six voies de biosynthèse ont été identifiées dont cinq dépendent du tryptophane et une en est indépendante. Cette voie dépend de la présence d'indole-3-glycérólphosphate (**Spaepen et al., 2007**).

La capacité de biosynthèse de l'auxine peut être utilisée comme un outil pour le dépistage des souches PGPR efficaces (**Khalid et al. , 2004**). En particulier, la production de l'AIA semble être une propriété de la promotion de la croissance de la plante la plus répandue parmi les PGPR.

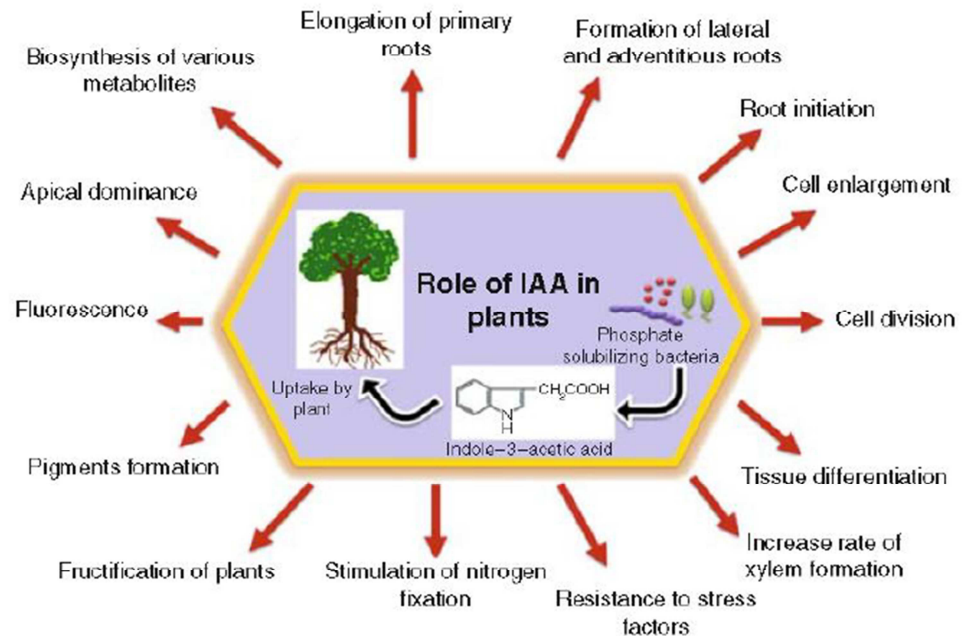


Figure 06. Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (Khan *et al.*, 2009).

L'éthylène est un gaz volatil produit par la plante, considéré comme une hormone végétale. L'éthylène joue un rôle dans la réponse aux stress. Il est également impliqué dans les étapes de floraison, l'abscission des feuilles et la maturation de nombreux fruits (Stepanova *et al.*, 2007).

Les plantes sous stress libèrent de grandes quantités d'éthylène appelé "éthylène de stress". Le stress hydrique augmente la production d'éthylène, surtout dans le cas où la sécheresse se développe rapidement. En plus, le stress provoqué par la sécheresse, les températures élevées peuvent conduire à la production d'éthylène par l'effet de la température sur les enzymes de synthèse de l'éthylène (Morgan and Drew, 1997). Des niveaux élevés de l'éthylène inhibent la fermeture des stomates et augmentent le taux de transpiration par l'inhibition de l'acide abscissique (ABA) et aussi la voie de signalisation (Tanaka *et al.*, 2005).

Tamimi et Timko, (2003) ont rapporté que le stress peut également inhiber la fixation d'azote dans les légumineuses en inhibant la formation de nodules et réduit le nombre de cellules de rhizobia au cours des premières étapes de la croissance des plantes.

A des concentrations élevées, l'éthylène affecte négativement de nombreuses étapes physiologiques des plantes.

Les bactéries ACC⁺ sont un groupe de PGPR qui dégradent l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) qui est le précurseur de l'éthylène. Ces bactéries ont la capacité de réduire les niveaux de l'ACC et de l'éthylène deux à quatre fois. De plus, des études ont montré que les bactéries ACC⁺ en association avec les racines des plantes, peuvent améliorer la croissance des plantes sous stress abiotique (par exemple, la sécheresse, la salinité, les métaux lourds) La structure chimique de l'ACC est représentée dans la (figure 07). (**Bashan *et al.*, 2004 ; Ahmed *et al.*, 2006**).

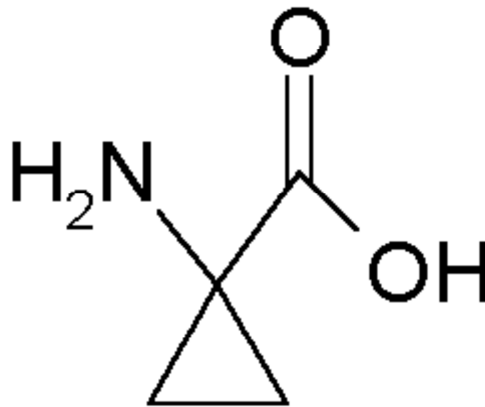


Figure 07. La structure chimique de l'ACC (**Glick *et al.*, 2005**).

➤ **Cytokinines et gibbérellines**

Les **cytokinines** jouent un rôle-clé dans un grand nombre de processus physiologiques tels que la division cellulaire des plantes, l'interruption de la quiescence des bourgeons dormants, l'activation de la germination des graines, la promotion de la ramification, la croissance des racines, l'accumulation de la chlorophylle, l'expansion des feuilles et le retard de la sénescence (**Salisbury et Ross, 1992**).

En outre, les cytokinines régulent l'expression du gène codant pour l'expansine, protéine qui induit le relâchement des parois cellulaires des plantes et facilitant l'expansion de la cellule végétale et provoquant sa turgescence, ceci a un impact à la fois sur la taille et la forme des cellules (**Downes et al., 2001**).

Le gène codant pour l'enzyme responsable de la synthèse des cytokinines a été initialement caractérisée chez *Agrobacterium tumefaciens* (**Nester et al., 1984**) et ensuite chez les bactéries méthylophiles et méthanotrophes (**Ivanova et al., 2001**). Depuis, de nombreuses PGPR y compris *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Bacillus* et *Pseudomonas* spp. sont productrices de cette hormone (**Nieto et Frankenberger 1989; Timmusk et al., 1999**).

L'inoculation de graines avec des bactéries productrices de cytokinines conduit généralement à augmenter le contenu en cytokinines chez les plantes influençant ainsi simultanément la croissance et le développement des plantes (**Arkipova et al., 2005**).

Une corrélation positive est observée chez plusieurs espèces de légumineuses entre le taux de cytokinines chez les plantes et la capacité de *Rhizobium* de former des nodules sur les racines (**Yahalom et al., 1990; Hirsch et Fang, 1994**).

Les **gibbérellines** sont synthétisées par les plantes supérieures, les champignons et les bactéries ; ce sont des acides diterpénoïques constitués de résidus isopréniques. Un nombre important (136) de gibbérellines différentes sont identifiées et caractérisées. Elles affectent la division et l'allongement cellulaires et sont impliquées dans plusieurs processus de développement tels que la germination des graines, la floraison, la fructification et le retard

de la sénescence dans de nombreux organes d'une large gamme d'espèces végétales **(MacMillan, 2002)**.

Les gibbérellines sont également impliquées dans la promotion de la croissance de la racine car elles régulent l'abondance des poils racinaires **(Bottini et al., 2004)**. La capacité des bactéries à synthétiser des substances de gibbérellines a été initialement décrite chez *A. brasilense* **(Tien et al., 1979)** et *Rhizobium* **(Williams et Sicardi de Mallorca, 1982)** puis chez différents genres bactériens qui peuplent le système racinaire de la plante, y compris *Azotobacter*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Agrobacterium*, *Clostridium*, *Burkholderia*, et *Xanthomonas* **(Mitter et al., 2002; Tsakelova et al., 2006; Joo et al., 2009)**.

La promotion de la croissance des plantes par les PGPR productrices de gibbérellines est rapportée par plusieurs travaux et cet effet positif sur la biomasse végétale est souvent associé à une teneur accrue en gibbérellines dans les tissus végétaux **(Atzhorn et al., 1988; Gutierrez-Manero et al., 2001; Joo et al., 2009)**.

4-6-La production des antibiotiques

Les microorganismes telluriques produisent les antibiotiques qui sont des facteurs déterminants pour la vie dans un environnement aussi compétitif que la rhizosphère. La production des antibiotiques est un critère très important de compétitivité des microorganismes aux autres populations microbiennes. C'est un critère de performance pour la promotion indirecte de la croissance végétale. Il consiste à contrecarrer les agents phytopathogènes d'origine tellurique **(Kirdi et Zermane, 2010)**. La sélection des souches rhizobactériennes performantes pour la production des antibiotiques doit prendre en considération l'influence du stade de développement de la plante à inoculer et les conditions environnementales de sa rhizosphère **(Kirdi and Zermane, 2010)**.

4-7-Résistance systémique induite(ISR) :

Les plantes ont la capacité d'acquérir un état de résistance systémique induite (ISR) contre des agents pathogènes après inoculation de bactéries bénéfiques. En association avec les racines des plantes, les bactéries bénéfiques peuvent amorcer le système immunitaire inné et conférer une résistance à un large spectre d'agents pathogènes, avec un impact minimal sur le rendement, et la croissance (**Van Hulten et al., 2006**).

Certaines rhizobactéries peuvent ainsi déclencher la résistance systémique induite. On trouve parmi celles-ci le *Paenibacillus alvei* (**Tjamos et al., 2005**), *Acinetobacter lwoffii* (**Trotel-Aziz et al. , 2008**), *Curtobacterium sp. oxidans*, *Arthrobacter* (**Barriuso et al., 2008**), *Stenotrophomonas N6.8* (**Domenech et al. , 2007**), et des *Actinobacteria* endophytiques (**Conn et al. , 2008**). Toutes ces bactéries se sont montrées capables de déclencher la résistance systémique induite lors des essais dans les serres ou dans les champs sur une grande variété d'espèces végétales, y compris le riz, la luzerne, la tomate, et même des arbres (**Van Loon, 2007**).

4-8-Production de Cyanure d'hydrogène (HCN) :

La production de HCN par les *Pseudomonas* est impliquée dans la suppression d'agents pathogènes comme *Thielaviopsis basicola*, *Septoria tritici* et *Puccinia recondita* (**Ramette et al., 2003**).

La HCN synthase est une flavoprotéine membranaire qui catalyse la formation de cyanure d'hydrogène et de CO₂ à partir de la glycine (**Ramette et al. 2003**).

Une fonction écologique de la synthèse de cyanure d'hydrogène a été mise en évidence chez la souche CHAO. Chez cette dernière, la production de HCN compte pour une grande partie du pouvoir inhibiteur envers *Thielaviopsis basicola* (**Laville et al., 1998**). Au niveau de l'adaptation à la rhizosphère, la production d'HCN peut être avantageuse pour acquérir des nutriments. Par exemple, le HCN cause une augmentation de l'exudation de nutriments par les tissus de la plante (**Ellis et al., 2000**). De plus, en culture *in vitro*, la production d'HCN peut même inhiber la croissance de plusieurs champignons phytopathogènes *via* la phase gazeuse (**Blummer et al., 2000**).

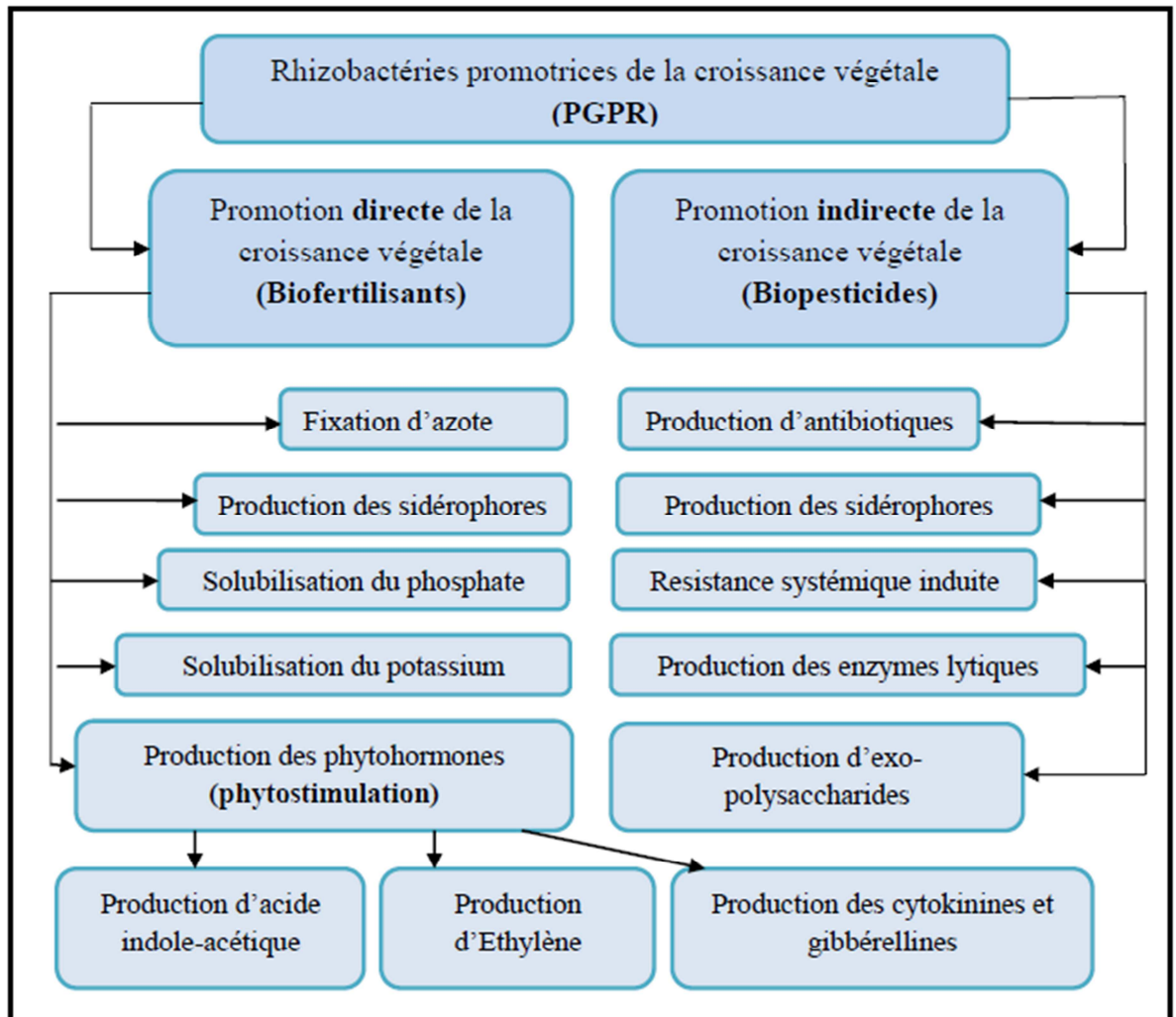


Figure 08. Diagramme schématisé montrant les effets directs et indirects des PGPR sur la croissance des plantes (Gupta, Parihar *et al.* 2015).

Chapitre III

Implication des Pseudomonas spp. Fluorescents dans l'amélioration de la croissance végétale

1- Caractéristiques des *Pseudomonas spp. Fluorescents*

Les *Pseudomonas spp. Fluorescents* sont des rhizobactéries non symbiotiques qui occupent la rhizosphère (**Kloepper et Schroth, 1978**). Appartenant aux PGPR (Plant-Growth Promoting Rhizobacteria)

Le genre *Pseudomonas* est découvert en 1894 par Migula, il appartient au phylum des Proteobacteria, classe des Gamma proteobacteria, famille des Pseudomonaceae, ordre des Pseudomonales (**Moore et al., 2006**). sont des bacilles à Gram négatif typique de 0,5 à 1 µm de diamètre sur 1,5 à 5 µm de long, chimio-hétérotrophes, mobiles grâce à leur flagelle polaire (**Bell-Perkins et Lynch, 2002**). Elles apparaissent généralement isolées ou en diplobacilles (**Bossis et al., 2000**). (Figure 09).

Les *Pseudomonas spp. Fluorescents* se caractérisent par l'aptitude à synthétiser en situation de carence en fer des sidérophores appelés Pyoverdines (**Meyer et Abdallah, 1978**), présentant un groupe chromophore jaune-vert fluorescents sous rayonnement ultra-violet (**Palleroni, 1984**).

Les *Pseudomonas spp. Fluorescents* sont connues pour leurs aptitude d'adhésion aux particules du sol et au rhizoplan (**Weger et al., 1994**), produisent des antibiotiques (**Garbaye, 1994 ; Natsch et al., 1994**), et des enzymes hydrolytiques (**Lim et al., 1991; Neilsen et al., 1998**). Les mêmes auteurs rajoutent qu'en plus, elles sont très faciles à isoler et à cultiver au laboratoire et se prêtent aisément aux manipulations génétiques.



Figure 09. Observation des *Pseudomonas spp. Fluorescents* sous microscope électronique à balayage ([site web](#)).

2-Effet bénéfique des *Pseudomonas spp. Fluorescent*

Les *Pseudomonas spp. Fluorescent* possèdent plusieurs caractéristiques intrinsèques qui les rendent particulièrement intéressantes pour une utilisation comme agents de lutte biologique. Ainsi leur capacité à coloniser les racines et à y maintenir une forte densité de population est remarquable (**Haas et Keel, 2003**).

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**). Deux catégories d'effets bénéfiques des rhizobactéries sur les plantes peuvent être distinguées: Des effets directs via les organismes microbiens associés à la racine qui mettent en place des relations mutualistes avec les plantes. Et des effets indirects via l'action des microorganismes vivant librement dans la rhizosphère qui modifient les taux d'approvisionnement en éléments nutritifs et la répartition des ressources (**Van der Heijden et al., 2009**)

2-1-Effet de biostimulant ou phytostimulation

Les *Pseudomonas spp. fluorescentes* stimulent et améliorent la germination des graines et la levée des plantes particulièrement dans des conditions environnementales défavorables à leur germination (**Haas et Déffago, 2005**). Chez plusieurs espèces végétales surtout les espèces herbacées après leur bactérisation, la vitesse de levée a été accrue (**Digat et al., 1990; Matiru et Dakora, 2004; Sharma et al., 2007; Wang et al., 2012**).

Ainsi Biswas et al., (2000) ont montré que le taux de germination des graines de colza semées dans un sol froid et battant, pouvait être significativement augmenté grâce à l'inoculation par certaines souches bactériennes.

Chapitre III Implication des *Pseudomonas spp. Flurescents* dans l'amélioration de la croissance végétale

Beaucoup de traitements ont soulignées l'effet positif des PGPR sur la stimulation et la croissance des végétaux rapportent que l'*Azotobacter* a montré le meilleur résultat en tant que promoteur de croissance des plantes, parmi tous les isolats étudiés, suivi de *Pseudomonas Flurescens* (Figure 10,11), (Sengupta et al 2015).

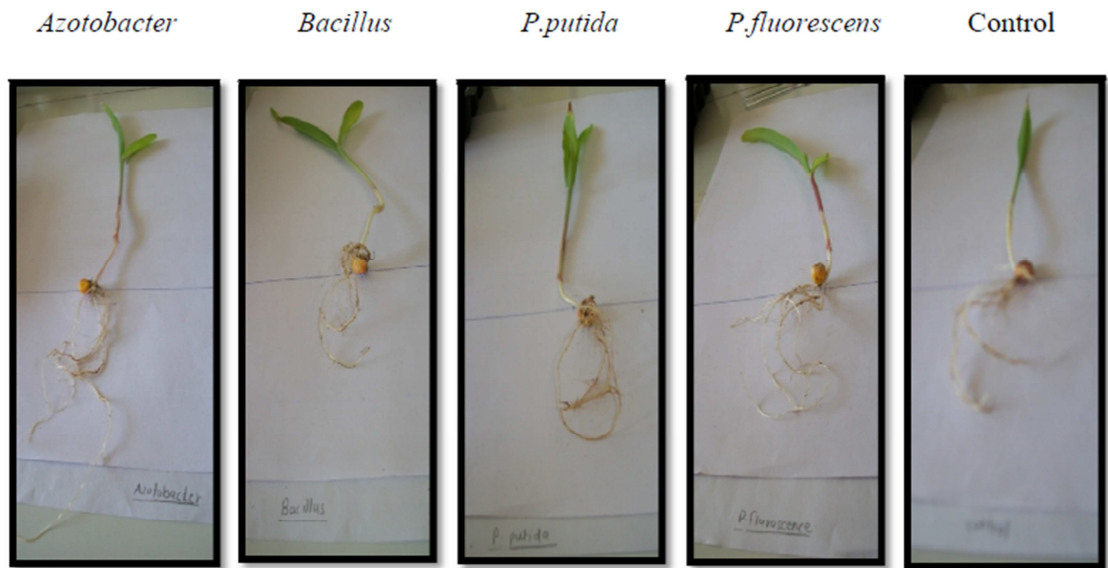


Figure 10. Effet des PGPR sur la germination de la culture *Zea mays* après 8J (Sengupta et al 2015)



Azotobacter



P.putida



Bacillus



Azotobacter

Figure 11. Effet des PGPR sur la croissance de *Zea mays* après 30J (Sengupta et al 2015)

Digat et al, (1990) ont montré que certaines souches de *Pseudomonas* peuvent stimuler significativement la germination de graines de tomate même lorsque les conditions d'environnement ne semblent pas être favorables. Dans ce sens des travaux réalisés par Chaou (2017) et Larbi et Teklal (2019) ont démontré respectivement la capacité de deux souches *Pseudomonas spp. Fluorescens* à améliorer la croissance de deux légumineuse arborescentes et de deux variétés de tomate en condition de salinité.

La stimulation de la croissance des plantes bactérisées peut être dû à la synthèse microbienne de substance de croissance analogues aux phytohormones (**Persello-Cartieaux et al., 2003; Remans et al., 2007**).

Il existe cinq catégories des régulateurs de cette croissance végétale : les auxines, les gibbérellines, les cytokinines, l'éthylène et l'acide abscissique (**Zahir et al., 2004**). L'acide indole-3-acétique est la phytohormone la plus répandue, il joue un rôle très important dans l'élongation des racines et dans la prolifération des poils absorbants (**Spaepen et al., 2007**).

Pour les cytokinines et les gibbérellines sont impliquées dans la modification de la morphologie des plantes et dans la stimulation de développement de la partie aérienne (**Van Loon, 2007**). Ces régulateurs élicitent les réactions de défenses des espèces végétales, de par leur forte affinité pour le fer, elles limitent la croissance saprophyte de certains microorganismes phytopathogènes (**Lemanceau et al., 2009**).

Les *Pseudomonas spp. Fluorescents* sont capables de synthétiser des métabolites secondaires qui influencent positivement sur la croissance des plantes (**Sturz and Christie 2003**). La quasi-totalité des travaux effectués sur la phytostimulation a mis en exergue une amélioration généralisée sur la nutrition minérale de la plante, néanmoins des études spécifiques ont montré des effets particuliers sur les apports en fer, en phosphore, en azote et en manganèse. Le tableau suivant représente les modes d'action des *Pseudomonas Fluorescents* phytostimulatrices.

Il est également reconnu que des bactéries de la mycorhizosphère, encore appelées bactéries auxiliaires de la mycorhization, stimulent sélectivement l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne (**Garbaye, 1994**).

2-2-Effet de phytoprotection

Les PGPR jouent un rôle majeur dans la lutte biologique, elles peuvent supprimer un large spectre de maladies bactériennes, fongiques et parasitaires, comme elles peuvent aussi procurer une protection contre les maladies virales. De nombreux travaux présentent la diversité des agents microbiens impliqués dans la lutte biologique, l'antibiose est probablement le mécanisme le plus connu et peut-être le plus important utilisé par les PGPR pour limiter l'invasion de pathogènes dans les tissus de la plante-hôte (**Boulanger, 2009**).

Dans le domaine agronomique, on entend par la lutte biologique toute forme d'utilisation d'organismes vivants ayant pour but de limiter la pullulation et /ou la nocivité des divers ennemis des cultures. Rongeurs, insectes et acariens, nématodes, agent des maladies des plantes et mauvaises herbes sont justiciables d'une telle lutte, qui est basée sur des relations naturelles entre individus ou entre espèces, mises à profit par l'homme de diverses manières. L'organisme vivant utilisé comme agent de lutte est un « auxiliaire » de l'homme (**Grisson, 1991**).

2-2-1-Compétition pour l'espace et les nutriments

Les interactions microbiennes sont conditionnées par la nature et l'intensité de la compétition entre microorganismes (**Lepoivre, 2003**). Cette compétition peut s'instaurer pour l'espace et pour les nutriments. Les *Pseudomonas spp* fluorescents antagonistes participent à ces 2 types de compétition.

Le même auteur rajoute que même si le rôle de la compétition pour l'espace ne peut être complètement exclu; la compétition pour les éléments nutritifs entre en jeu lorsqu'il y a simultanément consommation du même composé par plusieurs microorganismes. Dans certains cas, les rhizobactéries(PGPR) à croissance rapide peuvent éliminer les pathogènes fongiques par une compétition pour le carbone et les sources d'énergie (**Kamilova et al., 2009**).

Les sidérophores de bactéries rhizosphériques peuvent influencer directement l'alimentation de la plante en fer, comme ils peuvent le rendre ainsi non disponible pour les champignons pathogènes (**O'sullivan et O'gara, 1992**). Ils jouent également le rôle de chélateurs de métaux rhizosphériques ayant une faible disponibilité pour les plantes, tels le Zn et Pb (**Lemanceau et al, 1988**). Un nombre important d'espèces de plantes peuvent assimiler les complexes Fe³⁺ sidérophore bactériens (**Loper, 1988; Bitter et al., 1991**).

2-2-2Antibiose

L'antibiose est le mode d'action le plus étudié chez les agents de protection biologique, Il consiste en une inhibition directe de la croissance du pathogène via la production de métabolites aux propriétés antifongiques et/ou antibiotiques (**Défago, 1993 ; Haas et Défago, 2005**).

Les souches de *Pseudomonas* produisent une variété de métabolites antifongiques puissante impliquée dans le biocontrôle, par exemple l'acide cyanhydrique (HCN), la viscosamide, la pyolutéorine, le 2,4-diacetylphloroglucinol (DAPG), la pyrrolnitrine, les phénazines, les butyrolactones, les tensines et les tropolones (**Defago, 1993; Haas et Defago 2005**).

Certains *Pseudomonas* colonisant les racines protègent les plantes des phytopathogènes par l'induction de la résistance systémique (**Weller 2007**). Van Peer *et al.*, ont rapporté que la souche *Pseudomonas* WCS417 a induit une résistance chez l'espèce *Dianthus caryophyllus* (oeillet giroflé) contre la fusariose causée par *Fusarium oxysporum* f. *sp. dianthi* lorsque les racines ont été inoculées avec des bactéries une semaine avant l'inoculation avec le pathogène. Cette souche a été isolée de la rhizosphère de blé et a également favorisé la croissance de plusieurs cultures. Par la suite, les souches WCS417 et WCS374 ont montré une induction de la résistance chez le radis contre *F. oxysporum* f. *sp.raphani* et autres pathogènes (**Hoffland, et al. 1996**). WCS417 appliquée comme un traitement de semence des graines de radis a montré une réduction de la flétrissure fusarienne de 42% et augmentation du rendement de 45% (**Leeman, et al. 1995**).

Wei *et al.*, ont démontré que la souche *P. Putida* 89B-27 induit la résistance des feuilles de concombre contre l'antracnose, causée par *Colletotrichum Orbiculare*. Ainsi, la souche bactérienne *P. Fluorescens* CHAO provoque une augmentation du chevelu racinaire et la résistance naturelle au *Thielaviopsis Basicola* des plantes de tabac bacterisée (**Voisard, et al. 1989**).

2-2-3-Modification de l'équilibre microbien

La microflore rhizosphérique est naturellement constituée d'un assemblage complexe de microorganismes procaryotes et eucaryotes, dont la croissance, la santé des plantes et leur diversité sont influencées par la diversité des populations des microorganismes présents dans la rhizosphère (**Lemanceau, 1992; Whipps, 2001 ; Weller et al., 2002 ; Van der Heijden et al., 2009**)

Parmi cette microflore les *Pseudomonas spp. Fluorescents* qui ont une grande compétence rhizosphérique, qui est défini par la capacité d'une souche à se distribuer le long des racines de la plante hôte, à se multiplier et à survivre pendant plusieurs semaines (**Weller., 1988**).

Elles ont une grande capacité à coloniser les racines et à y maintenir une forte densité de population remarquable. Cette grande rhizocompétence vient de leur taux de croissance plus élevé que celui de la plupart des autres bactéries ; et de leur capacité à utiliser une gamme de substrats très large, souvent issus des exsudats racinaires, comme source d'azote ou de carbone (**Haas et Keel, 2003**).

Conclusion

L'utilisation des bactéries afin d'améliorer la disponibilité des nutriments et de protéger les plantes constitue actuellement l'une des pratiques les plus utilisées en agriculture. Les résultats de cette démarche sont prometteurs et incitent à continuer les travaux dans cette approche. Une flore bactérienne diversifiée, connue sous l'abréviation PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria), est la plus étudiée dont on distingue deux grands groupes : les PGPR phytostimulatrices et les PGPR phytoprotectrices. Ces bactéries facilitent la croissance des plantes directement en aidant à l'acquisition des ressources nutritives (azote, phosphore, fer et les minéraux essentiels), la production de phytohormones (auxines, des gibbérellines) Indirectement, les PGPR participent dans la protection des plantes contre les agents phytopathogènes.

Parmi les bactéries d'intérêt agricole (PGPR) les *Pseudomonas spp. Fluorescents* font l'objet d'une attention particulière. 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, ainsi ces bactéries sont connues pour leur effet d'améliorer la santé et stimuler la croissance des plantes. Ces bactéries sont un bon outil de lutte biologique; car elles peuvent également augmenter le niveau de résistance des plantes aux maladies diverses grâce à leur activité antagoniste vis-à-vis des phytopathogènes par la production des métabolites secondaires à effet antimicrobien.

*Références
bibliographiques*

- **Ahemad, M., and Kibret, M., (2014).** "Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective." *Journal of King Saud University-Science* N°26(1) P 1-20.
- **Ahmad, E., Khan, M., Zaidi, A., (2013).** ACC deaminase producing *Pseudomonas putida* strain PSE3 and *Rhizobium leguminosarum* strain RP2 in synergism improves growth, nodulation and yield of pea grown in alluvial soils. *Symbiosis*, N° 61 P 93–104.
- **Ahmad, F., Ahmad, I., and Khan, M., (2006).** Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological Research*, N° 36 P 1-9.
- **Amarger, N., (2002).** *Genetically modified bacteria in agriculture*. *Biochimie*. N°84 (11) P 1061-72.
- **Arkhipova, T., Veselov, S., Melentiev, A., Martynenko, E., et Kudoyarova, G., (2005).** Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the Growth and endogenous hormone content of lettuce plants. *Plant Soil*. N° 272 P 201–209.
- **Ashraf, M., Athar, H., Harris, P., et Kwon, T., (2008).** Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Adv. Agron*. N°97 P 45-110.
- **Ashrafuzzaman, M., Hossen, F., Ismail, M., Hoque, M., Islam, M., Shahidullah, S., 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.
- **Atzhorn, R., Crozier, A., Wheeler, C., et Sandberg, G., (1988).** Production of gibberellins and indole- 3-acetic acid by *Rhizobium phaseoli* in relation to nodulation of *Phaseolus Vulgaris* roots. *Planta* N° 175 P 532–538.
- **Bakker, P., Berendsen, R., Doornbos, R., Wintermans, P., Pieterse, C., (2013).** The Rhizosphere revisited: root microbiomics. *Front. Plant Sci*. N°4 P 165.
- **Barea, I., Pozo, M., Azcon, J., Azcon-Aguilar, C., (2005).** *Microbial cooperation in the Rhizosphere*. *Journal of Experimental Botany*. N° 56 (417) P 1761-1778.
- **Barea, J., Gryndler, M., Lemanceau, P., Schuepp, H., et Azcon, R., (2002).** The Rhizosphere of mycorrhizal plants. In S. Gianinazzi, H. Schuepp, J.M. Barea, K. Haselwandter (dir.), *Mycorrhiza technology in agriculture: from genes to,bioproducts*. P 1-18. Basel, Switzerland: Birkha"user Verlag.

- **Barriuso, J., Ramos Solano, B., Santamaría, C., Daza, A., Gutierrez Manero, F., (2008).** Effect of inoculation with putative Plant Growth-Promoting Rhizobacteria isolated from *Pinus* spp. on *Pinus pinea* growth, mycorrhization and rhizosphere microbial communities. *J Appl Microbiol* N° 105 P 1298–1309.
- **Bashan, Y., Holguin, G., and de-Bashan, L., (2004).** Azospirillum-plant relationships: Physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Can J Microbiol.* N° 50 P 521-577.
- **Bell-Perkins, I., et Lynch, J., (2002).** Rhizosphere microbiology. P 2713-2728. In Bitton(ed). *Encyclopedia of environmental microbiology. A Wiley-Interscience publication.* Canada.
- **Benchabane, M., (2005).** Caractérisation des effets d'antagonisme microbienne et de promotion de la croissance végétale de souches de *Pseudomonas* spp. Fluorescents. Thèse Doctorat d'état, FSB-UTHB, Alger, Algérie, 235 P.
- **Biswas, J., Ladha, J., Dazzo, F., Yanni, Y., et Rolfe, B., (2000).** Rhizobial inoculation influences seedling vigor and yeild of rice .*Agron. J.*N°92 P 880-886.
- **Bitter, W., Marug, L., Tommsen, J., Weisbeek, P., (1991).** The ferric –Pseudobactine respect Pup a of *Pseudomonas putida* WCS358: homology to Ton Bdependent *Escherichia coli* receptors and specificity of the protein .*Mol. Microbiol.* N° 5 P 647-655.
- **Blumer, C., et Haas, D., (2000).** Mechanism, regulation, and ecological role of bacterial cyanide biosynthesis. *Arch. Microbiol* N° 173 P 170-177.
- **Bosis, E., LemanceauL, 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.
- **Bottini, R., Cassan, F., et Picolli, P., (2004).** Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* N° 65 P 497–503.
- **Bowen, G., et Rovira, A., (1999).** *The Rhizosphere and its management to improve Plant Growth.* *Advances in Agronomy.* N°66 P 1-102.

- **Chaou, L., (2017).** Contribution à l'étude de l'effet du stress salin sur la germination des graines de deux légumineuses forestières *Acacia Raddiana* et *A. Milotica* bactéries par deux souches de *Pseudomonas spp. Flurescents* Mémoire master UMMTO 56 P.
- **Clémentine, L., (2013).** Etude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes au sein de la Rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Thèse de doctorat en sciences. Université de Bourgogne, France.
- **Conn, V., Walker, A., Franco, C., (2008).** Endophytic Actinobacteria induce defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant Microbe Inter.* N° 21 P 208–218.
- **Costacurta, A., et Vanderleyden, J., (1995).** Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. *Crit. Rev. Microbiol.* N°21 P 1–18.
- **Cregut, M., (2009).** Caractérisation de la communauté bactérienne impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les Rhizosphères de colza et d'orge. Thèse de doctorat en sciences. Université Nancy.
- **Curl, E., and Truelove, B., (1986).** The Rhizosphere, Advanced series in Agriculture sciences. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 288 P.
- **Curl, E., (1982)** The Rhizosphere: relation to pathogen behaviour and root disease. *Plant Dis* N°66 P 624-630.
- **De Salamon, I., Hynes, R., and Nelson, L., (2005).** Role of Cytokinins in Plant Growth Promotion by Rhizosphère bacteria. P. 173-195. In Siddiqui A. A. (ed.), PGPR: Biocontrol and Biofertilization.
- **Defago, G., (1993).** 2, 4-Diacetylphloroglucinol, a promising compound in biocontrol. *Plant Pathol.* N°42 P 311–312.
- **Dey, R., Pal, K., Bhatt, D., and Chauhan, S., (2004).** Growth Promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Microbio.Res.* N°159 P 371-394.
- **Digat, B., Gaudillat, M., et Laradie, J., (1990)** .Susceptibility of various tomato and lettuce genotype to plant growth promoting *Pseudomonas .Symbiosis*. N°9 P 96-98.
- **Dommergues, Y., Mangenot, F., (1970).** ecologie microbienne du sol .Masson et Cie, 2013. Microbacterium avec l'uranium. Th doctorat : Microbiologie : Université d'Aix Marseille,. paris, N°72(796) 9p.

- **Dorjey, S., et al., (2017).** "Plant Growth Promoting Rhizobacteria Pseudomonas: A Review." *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci* N°6(7) P 1335-1344.
- **Downes, B., Steinbaker, C., Crowell, D., (2001)** Expression and processing of a hormonally regulated b-expansin from soybean. *Plant Physiol* N°126 P 244–252.
- **Ecker, J., (1995).** The ethylene signal transduction pathway in plants. *Science*, N° 268 P 667-675.
- **Ellis, R., Timms-Wilson, T., Bailey, M., (2000).** Identification of conserved traits in Fluorescent Pseudomonads with antifungal activity. *Environmental microbiology*. Volume 2, Issue 3. P 247-284.
- **Egan, S., Thomas, T., and Kjelleberg, S., (2008).** Unlocking the diversity and biotechnological potential of marine surface associated microbial communities. *Current Opinion in Microbiology*. N° 11 P 219-225.
- **Figueiredo, M., do V., Seldin, L., Araujo, F., Mariano, R., (2010).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Fundamentals and Applications, in: *Plant Growth and Health Promoting Bacteria, Microbiology Monographs*. Springer, Berlin, Heidelberg, P 21–43. https://doi.org/10.1007/978-3-642-13612-2_2
- **Figueiredo, V., Burity, H., Martinez, C., Chanway, C., (2008).** Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. *Appl. Soil Ecol.* N°40 P 182–188.
- **Frankenberger, W., et Arshad, M., (1995).** Phytohormones in soil. *Microbial production and function*. Marcel Dekker, New York, 503 P.
- **Fravel, D., (2005).** Commercialisation and implication of biocontrol. *Annu. rev. phytopathol.* N° 43 P 337-359.
- **Garbaye, J., (1994).** Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* N° 128 P 197-210.
- **Gholami, A., Biyari, A., Gholipour, M., et Rahmani, H., (2012).** *Growth promotion of maize (Zea mays L.) by plant-growth promoting rhizobacteria under field conditions.* *Communications in soil science and plant analysis*. N°43 P 1263-1272.
- **Girard, M., Water, C., (2005).** *Sol et environnements*. Junod, Paris, P 306-317.

Références bibliographiques

- **Glick, B., (2005)** .Modulation of plant ethylene levels by bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiol Lett.* N° 251 P 1-7.
- **Glick, B., (1995)**. The enhancement of Plant Growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol.*, N° 41 P 109-117.
- **Glick, B., Patten, C., Holguin, G., et Penrose, D., (1995)**. Biochemical and genetic mechanisms used by Plant Growth Promoting Bacteria. *Imperial College Press*, London.
- **Gobat, M., Aragno, M., Matthez, w., (2003)**. Le sol vivant: bases de pédologie biologique des sols. Presses Polytechniques et Universitaires, Lausan. P 5-6.
- **Gosal, S., et al. (2017)**. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: A Probiotic for Plant Health and Productivity. *Probiotics and Plant Health*, Springer P 589-600.
- **Gray, E., and Smith, D., (2005)**. "Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the Plant–bacterium signaling processes." *Soil Biology and Biochemistry* N°37(3) P 395-412.
- **Grison, P., (1991)**. Chronique historique de la zoologie agricole française. INRA. Paris.
- **Gupta, A., Gopal, M., and Tilak, k., (2000)**. Mechanism of Plant Growth Promotion by Rhizobacteria. *Indian J Exp Biol* N° 38 P 856–862.
- **Gupta, G., Parihar, S., (2015)**. "Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture." *J Microb Biochem Technol* N° 7(2) P 096-102.
- **Gutierrez-Manero, F., Ramos, B., Probanza, A., Mehouchi, J., et Talon, M., (2001)**. The Plant Growth Promoting Rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberellins. *Physiol. Plant* N° 111 P 206–211.
- **Haas, D., (1998)**. Characterization of the hcnABC gene cluster encoding hydrogen cyanide synthase and anaerobic regulation by ANR in the strictly aerobic biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* CHA0. *J Bacteriol* N° 180 P 3187-3196.
- **HAAS, D., DÉFAGO, G., (2005)**. Biological control of soil-borne pathogens by *Fluorescent Pseudomonas*. *Nat. Rev. Microbiol.* N°3 P 307–319.
- **HAAS, D., KEEL, C., (2003)**. Regulation of antibiotic production in rootcolonizing *Pseudomonas* spp. and relevance for biological control of plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* N° 41 P 117–153.

Références bibliographiques

- **Hallman, J., Quadt-Hallman, A., Mahaffee, W., et Kloepper, W., (1997).** Bacterial endophytes in Agricultural crops. *Can. J. Microbiol.*, N°43 P 895-914.
- **Harman, G., Howell, C., Viterbo, A., Chet, I., et Lorito, M., (2004).** Trichoderma species: opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nat. Rev. Microbiol.* N° 2 P 43–56.
- **Herman, M., Nault, B., Smart, C., (2008).** Effects of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on bell pepper production and green peach aphid infestations in New York. *Crop. Protect.* N°27 P 996-1002.
- **Hirsch, A., et Fang, Y., (1994).** Plant hormones and nodulation: what's the connection? *Plant Mol. Biol.* N° 26 P 5–9.
- **Hoffland, E., Hakulinen, J., et al (1996).** "Comparison of systemic resistance induced by avirulent and nonpathogenic *Pseudomonas* species." *Phytopathology* 86(7): 757-762.
- **Hussein, K., et Joo, J., (2015).** Isolation and characterization of rhizomicrobial isolates for phosphate solubilization and indole acetic acid production. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, N° 58 P 847-855.
- **Idris, A., Labuschagne, N., et Korsten, L., (2007).** Screening rhizobacteria for biological control of *Fusarium* root and crown rot of sorghum in Ethiopia. *Biol. Control.* N° 40 P 97–106.
- **Ivanova, E., Doronina, N., et Trotsenko, Y., (2001).** Aerobic methylobacteria are capable of synthesizing auxins. *Microbiol.*, N° 70 P 392–397.
- **Joo, G., Kang, S., Hamayun, M., Kim, N., Shin, D., et Lee, I., (2009).** *Burkholderia* sp. KCTC 11096BP as a newly isolated gibberellin producing bacterium. *J Microbiol.* N° 47 P 167–171.
- **Kamilove, A., Vallidov, S., Azarova, T., Mulders, I., et Lugtnberg, B., (2009).** Enrichment for enhanced competitive plant root tip colonizers selects for a new class of biocontrol bacteria. *Environ. Microbiol.* N° 7 P 1809-1817.
- **Kennedy, A., (1998).** The Rhizosphere and Spherosphere. In D.M. Sylvia, J.J. Fuhrmann, P.G. Hartel, et D.A. Zuberer (dir.). *Principles and applications of soil microbiology* Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. P389-407.
- **Khalid, A., Arshad, M., et Zahir, Z., (2004).** Screening Plant Growth Promoting Rhizobacteria for improving growth and yield of wheat. *J. Appl. Microbiol.*, N° 96 P 473-480(8).

Références bibliographiques

- **Khan, M., Zaidi, S., et Javed, M., (2009).** Microbial Strategies for Crop Improvement. P 1-371. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- **Kirdi, B., Zermane, N., (2010).** Rôle des PGPR dans la stimulation de la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites : *Orobanche crenata* Forsk. et *Cuscuta campestris* Yuncker / "Role of PGPR in Plant Prowth Promotion and control of the parasitic weeds: *Orobanche crenata* Forsk. and *Cuscuta campestris* Yuncker".
- **Kloepper, J., et Beauchamp, C., (1992).** A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. *Can. J. Microbiol.* N° 38 P 1219–1232.
- **Kloepper, J., and Schroth, M., (1978).** Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on radishes. In: 4th Int. Conf. *Plant Pathogen. Bacteria.* Angers France, P 879-882.
- **Kloepper, J., Ryn, C., et Zhang, S., (2004).** Induced systemic resistance and Promotion of Plant Growth by *Bacillus* sp. *Phytopathol.* N° 94 P 1259-1266.
- **Kloepper, J., Lifshitz, R., et al., (1989).** "Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity." *Trends in biotechnology* N°7(2) P 39-44.
- **Krewulak, K., and Vogel, H., (2008).** Structural biology of bacterial iron uptake *Biochim. Biophys. Acta* N° 1778 P 1781–1804.
- **Kumar, P., Dubey, R., (2012).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Biocontrol of Phytopathogens and Yield Enhancement of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Curr. Perspect. Appl. Microbiol.* N° 1 P 6–38.
- **Larbi, A., et Teklal, M., (2019)** .Effet de phytostimulation de deux souches de *Pseudomonas* spp. Fluorescence sur la croissance de la Tomate (*Lycopersicon exulentum* .L) dans les conditions de salinité .Mémoire master UMMTO 54 P.
- **Larpent, J., et Sanglier, J., (1989).** Biotechnologie des antibiotiques. Masson. Paris. N°130 p 31-61.
- **Latour, X., Corberand T., Laguerre, G., & Allard, F., (1996).** The composition of Fluorescents *Pseudomonas* populations associated with roots is influenced by plant and soil type. *Applied and environmental Microbiology.*
- **Lemanceau, P., Alabouvette, C., et Couteaudier, Y., (1988).** Recherches sur la résistance des sols aux maladies, modification du niveau de réceptivité d'un sol résistant et d'un sol sensible aux fusarioses vasculaires en réponse à des apports de fer ou de glucose. *Agronomie*, N° 8 P 155-162.

- **Lemanceau, P., (1992).** Beneficial effects of Rhizobacteria on Plants: exemple of Fluorescent *Pseudomonas* spp. *Agronomie*, N°12 P 413-437.
- **Leong, J., (1986).** Siderophore: Their biochemistry and possible role in the biocontrol of Plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* N° 24 P 187-208.
- **Lepoivre, P., (2003).** *Phytopathologie : bases moléculaires et biologiques des pathosystèmes et fondements des stratégies de lutte.* De Boeck, Bruxelles. 427 P.
- **Lim, H., Kim, Y., et Kim, D., (1991).** *Pseudomonas stutzeri* YPL-1 Genetic Transformation and Antifungal Mechanism against *Fusarium solani*, an Agent of Plant Root Rot. *Appl. Environ. Microbiol.* N° 57(2) P 510-516.
- **Linderman, R., (1992).** Vesicular- arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. *In* G.J. Bethlenfalvay, et R.G. Linderman (dir.), *Mycorrhizae in sustainable agriculture* Madison, Wisconsin. P45-70.
- **Loper, J., (1988).** Role of Fluorescent Siderophore production in biological control of *Pythium ultimum* by a *Pseudomonas Fluorescens* strain. *Phytopathol.* N° 78 P 166–172.
- **Lucy, M., Reed, E., et Glick, B., (2004).** Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Anton. Leeuw. Int. J. G.* N° 86 P 1–25.
- **Lynch, J., (1990).** *The Rhizosphere.* John Wiley. New York.
- **Macmillan, J., (2002).** Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria. *J. Plant Growth Regul.* N° 20 P 387-442.
- **Malek, F., (2015).** Interaction microbienne cours assure aux Master II microbiologie et Magistère Maitrise de la qualité et du développement microbien. Mémoire de magistère. Université de Tlemcen.
- **Matrivu, V., DAKORA, F., (2004).** Potentail use of Rhizobial Bacteria as Promoters of Plant Growth for increased yeild in land races of african cereal crops. *African.J.Biotechnol.* N°3 P 1-7.
- **Mench, M., (1985).** Influence des exsudats racinaires solubles sur la dynamique des métaux dans la rhizosphère du maïs (*Zea mays* L). Thèse de Dr de l'INPL, Univ Nancy 109 P.

- **Meyer, J., and Abdallah, M., (1978).** The Fluorescent pigment of *Pseudomonas Fluorescens*: biosynthesis, purification and physicochemical properties. *J. Gen. Microbiol.* N° 107 P 319-328.
- **Minorsky, P., (2008).** On the inside. *Plant. Physiol.* N° 146 P 323-324.
- **Miransari, M., Soil microbes and plant fertilization (2011).** *Appl Microbiol Biotechnol.* N° 92 P 875-885.
- **Mitter, N., Srivastava, S., Renu, A., Sarbhoy, A., et Agarwal, D., (2002).** Characterization of Gibberellin producing strains of *Fusarium moniliforme* based on DNA polymorphism. *Mycopathologia* N° 153 P 187–193.
- **Moore, E., Tindall, B., Martins Dos Santos, V., Pieper, D., Ramos, H., et Palleroni, N., (2006).** Nonmedical: *Pseudomonas*, In M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K. H. Schleifer, et E. Stackebrandt (ed.), *Prokaryotes*, Springer, USA. P 646- 703.
- **Morgan, J., Bending, G., and White, P., (2005).** Biological costs and benefits to Plant–microbe interactions in the Rhizosphere. *Journal of Experimental Botany.* N°56 P 1729-1739.
- **Morgan, P., and Drew, M., C (1997).** Ethylene and plant response to stress. *Physiologia Plantarum*, N°100 P 620-630.
- **Munees, A., Mulugeta, K., (2014).** Mechanisms and applications of Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Current perspective. 28 Febr. 2013 P 1018–3647, 1–20.
- **Narula, N., Deubel, W., Gans, R., Beh, B., et Merbach, W., (2006).** Paranodules and colonization of wheat roots by phytohormone producing bacteria in soil. *Plant Soil Environ.* N° 52 P 119–129.
- **Natsch, A., Keel, C., Pfirter, H., Haas, D., Défago, G., (1994).** Contribution of the global regulator gene *gacA* to persistence and dissemination of *Pseudomonas Fluorescens* biocontrol strain CHAO introduced into soil microcosms. *Appl. Environ. Microbiol.* N° 60 P 2553-2560.
- **Neilands, J., (1995).** Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.* N° 270 P 26723–26726.
- **Nester, E., Gordon, M., Amasino, R., et Yanofsky, M., (1984).** Crown gall: a molecular and physiological analysis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* N° 35 P 387–413.

- **Nielsen, M., Sorensen, J., Fels, J., et Pedersen, H., (1998).** Secondary metabolite- and endochitinase-dependent antagonism toward plant-pathogenic microfungi of *Pseudomonas Fluorescens* isolates from sugar beet rhizosphere. *Appl. Environ. Microbiol.* N° 64 P 3563–3569.
- **Nieto, K., et Frankenberger, W., (1989).** Biosynthesis of Cytokinins in Soil. *Sci. Soc. Am. J.* N° 53 (3) p 735-740.
- **Neilands, J., (1995).** Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.* N° 270 P 26723–26726.
- **Norini, M., (2007).** Ecodynamique des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et des communautés microbiennes dans des sols à pollution mixte (HAP), métaux, avant et après traitement par biopile et par désorption thermique : influence de la Rhizosphère et de mycorhization. Thèse de Doctorat en Géosciences. Université Henri Poincaré Nancy. 33 P.
- **O'sullivan, D., O'gara, F., (1992).** Traits of *Fluorescents Pseudomonas spp.* involved in suppression of Plant root pathogens. *Microbiological Society.* N° 85 P 1-20.
- **Orhan, E., Esitken, A., Ercisli, S., Turan, M., et Sahin, F., (2006).** Effects of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on yield, Growth and nutrient contents in organically Growing raspberry. *Science Hortic* N° 111 P 38–43.
- **Qureshi, M., Ahmad, Z., Akhtar, N., Iqbal, A., Mujeeb, F., and Shakir, M., (2012)** Role of phosphate solubilizing bacteria (psb) in enhancing P availability and *Promoting cotton Growth*. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, N° 22(1) P 204-210.
- **Palleronin, N., Migula, N., (1984).** In: Krieg, N.R., Holt, J.G.(Eds), *Bergey's, Manuel of systematic Bacteriology*, vol.I. Williams and Wilkins Co, Bltimore, USA P 141-171.
- **Parmar, P., Sindhu, S., (2013).** Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. *J. Microbiol. Res.* N° 3 P 25–31.
- **Persello, C., Artieaux, F., Nussaumel et robaglia, C., (2003).** Tless from underground : Molcular plant-rhizobacteria interaction .*Plant Cell Environ* . N°26 P 189-199.

- **Philippe, J., DERVAL, J., et Krier, F., (2013).** Les biopesticides, compléments et alternatives aux produits phyto-sanitaires chimiques (synthèse bibliographique). *Biotecnol. Argon* P 220-232.
- **Qureshi, M., Ahmad, Z., Akhtar, N., Iqbal, A., Mujeeb, F., and Shakir, M., (2012)** Role of phosphate solubilizing bacteria (psb) in enhancing P availability and *Promoting cotton Growth*. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, N° 22(1) P 204-210.
- **Raaijmakers, J., Vlami, M., et Souza, J., (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.
- **Ramette, A., Frapolli, M., Défago, G., and Moëgne- Loccoz, Y., (2003).** Phylogeny of HCN synthase-encoding hcnBC genes in biocontrol fluorescent pseudomonads and its relationship with host plant species and HCN synthesis ability. *Mol Plant Microbe Interact* N 16 P 525-535.
- **Ratledge, C., and Dover, L., (2000).** Iron metabolism in pathogenic bacteria. *Annu.Rev. Microbiol.* N° 54 P 881–941.
- **Reddy, P., (2016).** *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for horticultural crop protection*, Springer.
- **Remans, R., Croonenborghs, A., Torres, R., Michiels, J., et Vanderleyden, J., (2007).** Effects of Plant Growth Promoting Rhizobacteria on nodulation of *polus vulgaris* L. are dependent on plant P nutrition. *Eur. J. Plant Pathol.* N° 119 P 341-351.
- **Rogers, J., Bennett, P., Choi, W., (1998).** Feldspars as a source of nutrients for microorganisms. *Am. Mineral.* 83, 1532-1540. Chauhan, J. Tomar, Y., Indrakumar, S., Seema. **Debarati, A., (2009).** Effect of Growth hormones on seed germination and seedling growth of black gram and horse gram. *J Am Sci* N° 5 P 79–84.
- **ROSAS-GARCIA, N., (2009).** Biopesticide production from *Bacillus thuringiensis*: a environmentally friendly alternative. *Recent Pat. Biotechnol.*, N°3(1) P 28-36 Reddy, (2016). *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for horticultural crop protection*, Springer.

- **Rovira, A., (1969).** Plant root exudate. *Botany Rev* N° 35 P 35-57.
- **Ryu, R., et Patten, C., (2008).** Aromatic amino acid-dependent expression of indole-3-pyruvate decarboxylase is regulated by 4 TyrR in *Enterobacter cloacae* UW5. *Am. Soc. Microbiol.* N° 19 P 1-35.
- **Saharan, B., et Nehra, V., (2011).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria: A critical review. *Life Science. Med. Res.* N°21.
- **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.
- **Salisbury, F., et Ross, C., (1992).** Plant physiology. Wadsworth, Belmont, CA. synthesizing auxins. *Microbiol.* N° 70 P 392–397.
- **Schroder, P., Hartmann, A., (2003).** Global Soils: New Developments in Rhizosphere Research. *J. Soils & Sediments* N° 3 (4) 227 P.
- **Sengupta, ch., Bhosale, A., Malusares, S., (2015).** Effect of plant growth promoting rhizobacteria on seed germination and seedling development of *Zea mays*. *International Journal of Research in Advent Technology (E-ISSN: 2321-9637) Special Issue National Conference "ACGT 2015", 13-14 February 2015* 41 P.
- **Sharma, A., Pathak, A., Sahgal, M., Meyer, J., Wary, V., et Johri, B., (2007).** Molecular characterization of Plant Growth Promoting Rhizobacteria that enhance peroxidase and phenylalanine ammonia-lyase activity in chile (*Capsicum annum L*) and tomato (*Lycopersicon esculantum Mill*) .*Arch.Microbial.* N°188 P 483-494.
- **Sheshadri, B., Bolan, N., and Naidu, R., (2015).** Rhizosphere induced heavy metal (loid) transformation in relation to bioavailability and remediation. *Journal of Soil Science et Plant Nutrition.* N° 15 (2) P 524-548.
- **Siddiqui, I., Shaukat, S., Sheikh, I., et Khan, A., (2006).** Role of cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the suppression of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in tomato. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, N° 6 P 641–650.

- **Singh, H., Sarm, .B., et al. (2017).** Advances in PGPR Research,CABI.
- **Somers, E., Vanderleyden, J.,et Srinivasan, M.,(2004).** Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbiol.* N° 304 P 205–240.
- **Spaepen, S., Vanderleyden, J., et Remans, R., (2007).** Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signalling. *FEMS Microbiol.* N° 31 (4) P 425-448.
- **Spaepen, S., Vanderleyden, J., et Okon, Y., (2009).** Plant Growth Promoting actions of Rhizobacteria. *In: van Loon LC (ed) Advances in botanical research, vol 51.* Academic, Burlington, P 283–320.
- **Stengel, P., Gelin, S., (1998).** Sol : interface fragile, Inra. Ed
- **Stepanova, A., Yun, J., Likhacheva, A., Alonso, J., (2007).** Multilevel Interactions between Ethylene and Auxin in Arabidopsis Roots. *Plant Cell* N°19 P 2169–2185. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.052068>
- **Strange, N., and Scott, S., (2005).** "Plant disease: a threat to global food security." Annual review of phytopathology 43P.
- **Sturz, A., and Christie, B., (2003).** "Beneficial microbial allelopathies in the root zone: the management of soil quality and plant disease with rhizobacteria." *Soil and Tillage Research* N° 72(2) P 107-123.
- **Taktek, S., (2015).** Dissolution biologique des phosphates : interaction bactéries – mycorhizes. Thèse de doctorat. Université de Lavale, Québec, Canada.
- **Tamimi, S., Timko, M., (2003).** Effects of ethylene and inhibitors of ethylene synthesis and action on nodulation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Soi.* N° 257 P 125–131.
- **Tanaka, Y., SanoTamaoki, T., Nakajima. M., Kondo, N., and Hasezawa, S., (2005).** Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis. *Plant Physiology.*N°138 P 2337–2343.
- **Tjamos, S., Flemetakis, E., Paplomatas, E., Katinakis, P., (2005).** Induction of resistance to *Verticillium dahliae* in Arabidopsis thaliana by the biocontrol agent K-165 and pathogenesisrelated proteins gene expression. *Mol. Plant Microbe Inter.* N° 18 P 555–561.

- **Tien, T., Gaskins, M., et Hubbel, D., (1979).** Plant Growth substance produced by *Azospirillum brasilense* and their effect on the growth of pearl millet. *Appl. Environ. Micro.*, N° 37 (5) P 1016-1024.
- **Timmusk, S., Nicander, B., Granhall, U., et Tillberg , E., (1999).** Cytokinin production by *Paenibacillus polymyxa*. *Soil Biol. Biochem.* N°31 P 1847–1852.
- **THAKORE, Y., (2006).** The biopesticide market for global agricultural use. *Industrial Biotechnology.* 2(3):294-208.
- **Trotel-Aziz, P., Couderchet, M., Biagianti, S., Aziz, A., (2008).** Characterization of new Bacterial biocontrôle agents *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pantoea* and *Pseudomonas* spp. Mediating grapevine resistance against *Botrytis cinerea*. *Environ. Exp. Bot.* N°64 P 21–32.
- **Tsakelova, E., Klimova, E., Cherdyntseva, A., et Netrusov, A, (2006).** Microbial producers of Plant Growth stimulators and their practical use: a review. *Appl. Biochem. Microbiol.*N° 42 P 117–126.
- **Vander heijden, M., Bardgett, R., Vanstraalenva, N., (2009).** The useen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* N° 11 P 296-310.
- **Van Hulten, M., Pelsler, M., Van Loon, L., Pieterse, C., Ton., (2006).** Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Science. USA.* N° 103 P 5602–5607.
- **Van loon, L., (2007).**Plant responses to Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Eur. J. Plant Pathol.* N°119 P 243-254.
- **Verma, V., Ravindran, P., and Kumar, P., (2016).** Plant hormone-mediated regulation of stress responses. *BMC Plant Biol.* N° 16 P 86.
- **Vittorio, V., Christoph, K., (2016).** Signaling in the Rhizosphere. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants>. trends in plant science.
- **Voisard, C., Keel, C., HAAS, D., ET Défago, G., (1989).** Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of to-baccounder gnotobiotic conditions. *EMBO J.* N° 8 P 351.

- **Wang, C., (2012).** Induction of drought tolerance in cucumber plants by a consortium of three plant growth promoting rhizobacterium strains. *PLoS One* N°7(12).
- **Wardle, D., Bardgett, A., Klironomos, R., Setälä, J., van der Putten, D., et Wall, D., (2004)** Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304 P.
- **Weger, L., Dekkers, L., Van der Bij, A., et Lugtenberg, B., (1994).** Use of phosphate-reporter bacteria to study phosphate limitation in the Rhizosphere and in bulk soil. *Mol. Plant-Microbe Interact.* N° 7 P 32-38.
- **Weller, D., Howie, W., et Cook, R., (1988).** Relationship between in vitro inhibition of *Gaeumannomyces graminis var. tritici* and suppression of take-all of wheat by *Fluorescent Pseudomonads*. *Phytopathology* N° 78(8) P 1094-1100.
- **Weller, D., Raaijmakers, J., Mcspadden Gardener, B., et Thomashaw, L., (2002).** Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, N° 40 P 309-348.
- **Wei, G., Kloepper, J., et al (1991).** "Induction of systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum orbiculare* by select strains of plant growth-promoting rhizobacteria." *Phytopathology* P 81(11) P 1508-1512
- **Whipps, J., Lumsden, R., (2001).** Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: status and prospects. In: Butt, T.M., Jackson, C., Magan, N. (Eds.), *Fungi as Biocontrol agents. Progress, Problems and Potential.* CABI Publishing, Wallingford, P 9-22.
- **Williams, P., Sicardi, M., de Mallorca (1982).** Abscisic acid and gibberellin-like substances in root nodule of *Glycine max.* *Plant Soil* N°65 P 19-26.
- **Yahalom, E., Okon, Y., et Dovrat, A., (1990).** Possible mode of action of *Azospirillum brasilense* strain Cd on the root morphology and nodule formation in burr medic (*Medicago polymorpha*). *Can. J. Microbiol.* N°36 P 10-14
- **Zahir, A., Arshad, M., Frankenberger, W., (2004).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria: application and perspectives in agriculture. *Adv. Agron.* N° 81 P 97-168.
- <https://images.app.goo.gl/53C9xDvPDxfZq4e67>.