

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou
Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques
Département de Biochimie et Microbiologie

Mémoire de fin d'étude en vue de l'obtention
du diplôme de Master en Biotechnologie
Spécialité : Biotechnologie Microbienne

Thème

**Etude bibliographique sur l'effet antagoniste des
microorganismes rhizosphériques sur les espèces
phytopathogènes**

Réalisé par :

M^{elle} AIBECHE Hayat

M^{me} BOUSNANE Ourdia

Soutenu le : 22/10/2020, devant le jury composé de :

Mr OUELHADJ A. Maître de conférences A à l'UMMTO Président

Mme BENAZZOUZ K. Maître assistant A à l'UMMTO Promotrice

Mr BOUACEM K. Maître de conférences B à l'UMMTO Examineur

2019/2020

Remerciements

Avant toute chose on tient à remercier Dieu le tout puissant de nous avoir aidé à réaliser ce modeste travail, nous lui sommes redevables de nous avoir guidé et soutenu durant notre long cursus universitaire.

Nos sincères remerciements s'adressent ensuite à :

*Notre promotrice Madame **BENAZZOUZ K.** : Maitre assistante classe A à l'UMMTO, d'avoir bien voulu diriger cette recherche.*

*Monsieur **OUELHADJ A.** : Maitre de conférences A à l'UMMTO, d'avoir accepté de présider le jury.*

*Monsieur **BOUACEM K.** : Maitre de conférences B à l'UMMTO, d'avoir pris le temps d'examiner ce mémoire.*

Dédicaces

Je dédie ce travail

*A la mémoire de mon très cher papa **AIBECHE SI Amar**, je ne saurais exprimer mon grand chagrin en ton absence. J'aurai aimé que tu sois à mes cotés ce jour, paix à ton âme et que dieu te garde dans son vaste paradis,*

A ma très chère maman, qui est toujours présente et continue de l'être pour faire mon bonheur, qui a fait tant de sacrifices et m'a encouragé durant tous mon parcours d'étude. Que dieu la protège et qu'elle trouve ici la preuve de ma reconnaissance infinie,

*A mes sœurs « **Akila, Nassima et Kahina** » pour leur soutiens moral et leur encouragements,*

*A mes frères « **Si idir, Sofiane et Salim** » qui sont toujours à mes coté pour me soutenir et m'aider dans la mesure du possible,*

*A mes nièces « **Yasmine, Syrène, Lyna et la petite princesse Cherifa** »,*

*A mes neveux « **Youcef et Younesse** »,*

A toute ma famille,

*A mon binôme **Ourdia**,*

A tous mes amis.

A toute la promotion,

A toutes les personnes que j'aime.

Hayat

Dédicaces

Je dédie ce travail

*Tout d'abord à ma chère mère « **Salíha** », tu as toujours été une femme de valeur et rien ne me rends aussi fière que d'entendre les autres dire que je te ressemble, j'espère te rendre aussi fière un jour. A mon père « **Mohand** », merci de nous avoir forgé à affronter tout sans aucune crainte. Je prie le bon dieu qu'il vous garde tous deux pour nous.*

*A mes frères « **Boussad** » et « **Younes** », mes sœurs « **Djedjiga** » et « **Samia** ».*

*A ma deuxième maman, ma chère tante « **Ouíza** » qui m'a appris à avancer malgré les obstacles, celle qui m'a appris que la femme est plus forte que tout, non seulement par son caractère mais aussi par sa tolérance et sa patience, je ne pourrais jamais te remercier assez.*

*A ma tante « **Fatíha** », mes oncles et mes deux grands-mères que dieu vous bénisse tous.*

*A mon oncle « **Youcef** », merci de m'avoir appris à compter sur moi-même.*

*A tous les membres de la famille « **BOUSNANE** ».*

A ma moitié, mon cher mari qui m'as toujours soutenu dans chaque décision que je prends, merci de toujours être à mes côtés.

*A toutes mes amies et particulièrement « **SMAI Thanina** » tu es plus qu'une sœur pour moi.*

*A ma binôme « **Hayat** », merci de m'avoir choisie pour partager ce travail.*

A toute la promo Biotechnologie microbienne 2019/2020.

Ourdia

LISTE DES ABREVIATIONS

AJ : Acide Jasmonique.

BCA : **B**iological **C**ontrol **A**gent (Agent de contrôle biologique).

BTH : **B**enzothiadiazole.

CaCO₃ : Carbonate de Calcium.

CEC : Capacité d'Echange Cationique.

CO₂ : Dioxyde de carbone.

EBDC : **E**thylène-**B**is-**D**ithiocarbamates.

ePGPR : PGPR extracellulaire.

ET : Ethylène.

GST : **G**lutathion **S**-**T**ransférases.

HCN : Cyanure d'hydrogène.

IDM : **I**ntegrated **D**isease **M**anagement (Gestion Intégrée des Maladies).

iPGPR : PGPR intracellulaire.

MBC : **B**enzimidazole **C**arbamates.

N₂O : Oxyde nitreux.

PGPR : **P**lant **P**romoting **G**rowth **R**hizobacteria (Rhizobactérie promotrice de la croissance des plantes).

QoI : **Q**uinone **O**utside **I**nhibitors (Inhibiteur externe de la quinone).

RLA : **R**ésistance **L**ocale **A**cquise.

RSA : **R**ésistance **S**ystémique **A**cquise.

RSI : **R**ésistance **S**ystémique **I**nduite.

SAR : Résistance Systémique Acquisée.

SDHI : Inhibiteur de la Succinate Déshydrogénase.

SDN : Stimulateurs de Défenses Naturelles.

SDP : Stimulateurs des Défenses des Plantes.

SMB : Soil Microbial Biomass (Biomasse microbienne du sol).

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Principaux organismes microscopiques du sol.....	3
Tableau II : Les trois types de résistance active chez les plantes	20
Tableau III : Gestion des phytopathogènes / maladies des cultures de légumineuses par divers agents de lutte biologique	28
Tableau IV : Biopesticides à base de bactéries.....	30
Tableau V : Biopesticides à base de champignons	31

LISTE DES FIGURES

Numéro	Titre	Page
1	Proportion des principaux composants du sol en volume	2
2	Schéma des différentes parties de la rhizosphère	5
3	Principales origines biologiques du CO ₂ dans le sol	8
4	Illustration schématique des mécanismes importants connus pour la promotion de la croissance des plantes par les PGPR	10
5	Schéma représentant les effets directs et indirects des PGPR sur la croissance des plantes	11
6	Mécanismes de résistance aux fongicides à site unique	17
7	Le mouvement des pesticides dans le cycle hydrologique	22
8	Part du marché mondial de divers types de biopesticides	28
9	Méthode de diffusion en puit d'agar de <i>Bacillus sp.</i> contre <i>Candida albicans</i>	33
10	Schéma représentant la méthode de confrontation directe	34
11	Schéma représentant la méthode de confrontation indirecte	35

SOMMAIRE

Remerciements

Dédicaces

Liste des abréviations

Liste des tableaux

Liste des figures

INTRODUCTION 1

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE I : GENERALITES SUR LE SOL ET LES BACTERIES

1. Généralités	2
2. Diversité microbienne du sol	2
3. Structuration et stabilité du sol	3
3.1. Définition	3
3.2. Rôle de bactéries dans la stabilité structurale du sol	4
3.3. Caractéristiques des sols influençant la stabilité structurale	4
4. Rhizosphère	5
4.1. Rhizodéposition	6
4.1.1. Exsudats	6
4.2. Substances sécrétées	7
4.3 Lysats	7
4.4. Gaz	8

5. Rhizobactéries.....	9
5.1. Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)	9
5.1.1 Effet direct	10
5.1.2. Effet indirect	10
6. Interaction entre les microorganismes du sol.....	12
6.1. Commensalisme	12
6.2. Mutualisme	12
6.3. Antagonisme	12
6.4. Compétition.....	13
6.5. Hyperparasitisme	13
6.6. Production de sidérophores.....	13
6.7. Antibiose.....	14

**CHAPITRE II : LUTTE CHIMIQUE ET BIOLOGIQUE CONTRE LES
PHYTOPATOGENES**

1. Généralités sur les phytopathogènes	15
2. Lutte chimique	15
2.1. Fongicides.....	16
2.1.1. Définition.....	16
2.1.2. Fongicides systémiques	16
2.1.3. Fongicides non-systémiques	16
2.1.4. Résistance aux fongicides.....	16

2.2. Bactéricides	18
2.3. Nématicides	18
2.4. Insecticides	19
2.4.1. Définition.....	19
2.4.2. Résistance aux insecticides	19
2.5. Herbicides	19
2.6. Stimulateurs de défenses naturelles des plantes	20
2.7. Inconvénients de la lutte chimique	21
3. Lutte biologique.....	22
3.1. Définition.....	22
3.2. Mécanismes d'action des microorganismes antagoniste.....	23
3.2.1. Antibiose.....	23
3.2.2. Compétition.....	24
3.2.3. Parasitisme	25
3.2.4. Induction des systèmes de résistance de la plante hôte.....	25
3.2.5. Diminution de l'agressivité du pathogène	26
3.2.6. Modification des propriétés de surface des feuilles de la plante	26
3.3. Produits commercialisés	27
3.3.1. Biopesticides à base de bactéries.....	30
3.3.2. Biopesticides à base de champignons	31

CHAPITRE III : METHODES D'ETUDE DES ESPECES ANTAGONISTES

1. Généralités	32
2. Mise en évidence de l'antagonisme	32
2.1. Méthodes de diffusion	32
2.1.1. Méthode de diffusion sur puits d'agar	33
2.1.2. Méthode des stries croisées	33
2.2. Méthodes de confrontation	34
2.2.1. Confrontation directe.....	34
2.2.2. Confrontation indirecte	35
CONCLUSION.....	36
REFERENCES	37
RESUME	

Introduction

Au cours de la prochaine décennie, la population mondiale passera de 7,5 milliards à 8,4 milliards de personnes. Cette croissance démographique sera le principal facteur de l'augmentation de la production agricole mondiale, estime l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (la FAO) dans son dernier rapport perspectives agricoles 2019/2028. Ainsi, assurer la sécurité alimentaire tout en préservant le sol et l'environnement est un défi aux planificateurs et chercheurs agricoles (Lal et *al.*, 2003 ; Drechsel et *al.*, 2015).

Les technologies recommandées de culture et de systèmes de culture qui favorisent la durabilité des sols doivent être encouragées afin d'atteindre les objectifs de sécurité alimentaire et environnementale durable (Menna et *al.*, 2018). L'inquiétude envers les maladies phytopathogènes devient de plus en plus grave du fait de l'extension des cultures intensives (Seitz et *al.*, 1982 ; Alderman et *al.*, 1996). Ces maladies ont un impact sur les plantes au niveau qualitatif et quantitatif, affectant négativement les approvisionnements alimentaires mondiaux (Kannan et *al.*, 2015). Collectivement, elles causent des pertes de plus d'un milliard de dollars dans le monde chaque année à la chaîne de production alimentaire (Mansfield et *al.*, 2012 ; Kannan et *al.*, 2015). Pour faire face à cette situation critique, différentes stratégies de lutte ont été mises en place tel que la lutte chimique et la lutte biologique.

Le coût élevé des pesticides, l'écart croissant entre l'offre et la demande et les effets néfastes sur l'environnement ont encouragé les scientifiques à développer des stratégies alternatives commercialement viables et efficaces pour améliorer la productivité.

Ce travail présente une étude bibliographique sur l'effet antagoniste des espèces rhizosphériques vis-à-vis des espèces phytopathogènes. Il est composé de trois chapitres, le premier porte sur des généralités sur le sol et les bactéries, le second traite la lutte chimique et la lutte biologique contre les phytopathogènes et le dernier décrit quelques méthodes d'étude des espèces antagonistes.

Chapitre I

Généralités sur le sol et les bactéries

1. Généralités

Le sol est considéré comme l'un des environnements les plus complexes de la biosphère et est à ce titre un réservoir majeur de la diversité microbienne (Faugier, 2010), il est constitué de 5 composants majeurs : fraction minérale, matière organique, eau, air (Figure 1) et organismes vivants (Alexander, 1977).

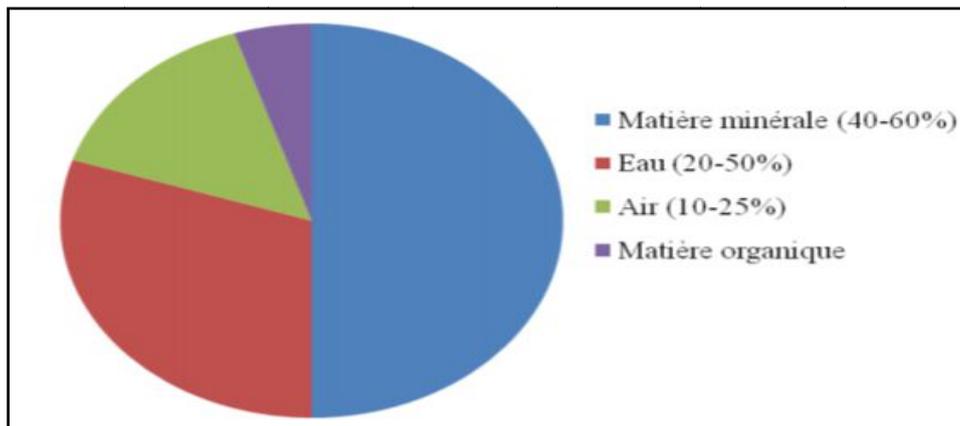


Figure 1 : Proportion des principaux composants du sol en volume (White, 2006).

A une échelle microscopique, le sol constitue un environnement où interagissent directement ou indirectement de nombreux microorganismes, entre eux mais aussi avec les composantes abiotiques du sol et avec les racines des plantes (Albino et Andrade, 2006). Il constitue ainsi un réacteur biologique très actif où se développent des réactions biochimiques abondantes et variées.

Les microorganismes du sol sont les principaux composants biologiques souterrains et la partie la plus active du système pédologique, car il joue un rôle important dans la promotion de la conversion des matériaux, des flux énergétiques et des cycles biogéochimiques (Bridge et Spooner, 2001 ; Dang *et al.*, 2017).

2. Diversité microbienne du sol

Le terme diversité est un terme générique qui désigne la variété d'entités (espèces, entités génétiques, fonctions...) présente dans un environnement donné. Le sol héberge l'une des communautés biologiques les plus complexes et diversifiées que l'on peut rencontrer sur terre. Un gramme de sol contiendrait jusqu'à 10 milliards de microorganismes et des milliers

d'espèces différentes (Knieth et *al.*, 2003). Cependant, moins de 1% de cette diversité est considérée comme cultivables par les techniques traditionnelles (Schloss et Handelsman, 2003). La diversité des microorganismes du sol est très importante, on cite ainsi les bactéries, les champignons, les algues et les protozoaires qui jouent un rôle vital dans le maintien de la productivité des sols (Smith et Paul, 1990 ; Lin et *al.*, 2004) (Tableau 1). Cette immense diversité s'explique en partie par la forte hétérogénéité physique et chimique du sol, aux caractéristiques microclimatiques et à la phénologie des organismes qui, ensemble, conduisent au développement et au maintien d'un nombre important de niches écologiques (Ettema et Wardle, 2002).

Tableau I : Principaux organismes microscopiques du sol (Chaussod, 1996).

Type d'organisme	Nombre par gramme de sol
Protozoaires	10^3 à 10^5
Algues	10^2 à 10^4
Bactéries	10^8 à 10^9
Champignons	10^4 à 10^6

A l'échelle de communauté, la diversité microbienne dans sol a été liée à la diversité végétale, bien qu'il ne soit pas claire si c'est par augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat, augmentation de la biomasse végétale communément observée avec des communautés végétales très diverses, diversités accrue des substrats de carbone et des composés de signalisation fournis par les plantes (Zak et *al.*, 2003).

3. Structuration et stabilité du sol

3.1. Définition

La structure du sol est l'ensemble des caractères liés à la disposition spatiale des constituants du sol ainsi qu'à la nature et à l'intensité des liaisons qui existent entre eux (Stengel, 1990). Dexter (1988), l'a défini comme une traduction de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des constituants et des propriétés du sol. Kay (1990), définit la stabilité structurale comme la capacité d'un sol à conserver l'arrangement de sa phase solide et de sa porosité quand il est soumis à une contrainte. Ces contraintes peuvent être par exemple: le passage répété d'engins en milieu agricole, des vibrations importantes liées au trafic en milieu urbain, l'impact de gouttes de pluie ou une irrigation trop importante, etc. (Niewczas et Witkowska-

Walczak, 2005). La stabilité structurale d'un sol est le plus souvent évaluée par la stabilité des agrégats (Le Bissonnais, 1989 et 1996). Les agrégats sont définis comme un volume de sol dans lequel les forces de cohésion entre les particules primaires sont supérieures aux forces existant entre les agrégats (Oades, 1993).

3.2. Rôle de bactéries dans la stabilité structurale du sol

Les communautés microbiennes, et notamment bactériennes jouent un rôle dans le maintien de l'état structural du sol. En effet, la sécrétion de mucilages (composés de glucides et de protéines) par les bactéries permet de stabiliser les micro-agrégats dans le sol grâce à leur propriété collante et le développement des hyphes de champignons permet de stabiliser les macro-agrégats. Ce qui confère au sol à la fois une structure grumeleuse, une capacité à stocker de l'eau et une moindre sensibilité à l'érosion (Riou, 2018).

3.3. Caractéristiques des sols influençant la stabilité structurale

Les caractéristiques du sol les plus souvent évoquées sont la texture, la teneur en matière organique, la minéralogie des argiles, les cations, les oxydes de Fe et Al, le CaCO_3 (Wischmeier et Mannering, 1969). Parmi ces caractéristiques, trois jouent un rôle prédominant. La première est le taux de sodium échangeable. On considère qu'à partir de 10% de la CEC (capacité d'échange cationique), les sols sont très sensibles à la dispersion, mais celle-ci peut intervenir dès 2% (Kazman *et al.*, 1983). Le second paramètre est la teneur en oxyde et hydroxyde de fer et aluminium. Ils peuvent agir comme flocculant, en établissant des ponts entre argile et polymères ou comme ciment après avoir précipité sous forme de gel sur les surfaces des argiles. Troisième paramètre, la matière organique, qui est un agent de liaison entre les particules minérales du sol (Chenu, 1989). D'autre part, elle peut rendre hydrophobe les surfaces des particules minérales, ce qui a pour effet de ralentir la vitesse d'humectation des agrégats et donc de réduire l'éclatement (Jouany *et al.*, 1992). Lorsque aucun de ces trois paramètres n'est déterminant pour la stabilité du sol, la texture joue certainement un rôle important et en particulier la teneur en argile ainsi que sa minéralogie (Stern *et al.*, 1991). D'un point de vue chimique, il faut également considérer la teneur en CaCO_3 , mais son effet dépend de la taille de ces particules ainsi que la présence d'argile. On rappellera donc la nécessité de prendre en compte les effets de seuil et les interactions entre les paramètres mentionnés ci-dessus.

4. Rhizosphère

La rhizosphère a été définie pour la première fois par le biologiste allemand Hiltner en 1904 comme étant la zone du sol qui entoure la racine et qui est soumise directement ou indirectement à leur influence (Davet, 1996). Selon Chatterjee et *al.* (2016) la rhizosphère se compose de trois parties de base (Figure 2), qui sont:

- L'endorhizosphère : comprend le cortex et l'endoderme, où les microbes ainsi que les cations peuvent occuper l'espace apoplastique ;
- Le rhizoplan, qui est la partie médiane de la racine située juste à côté de la racine, constituée de l'épiderme (épibème) et du mucilage ;
- L'ectorhizosphère, qui est la région ultrapériphérique, qui s'étend du rhizoplan au sol extérieur en vrac.

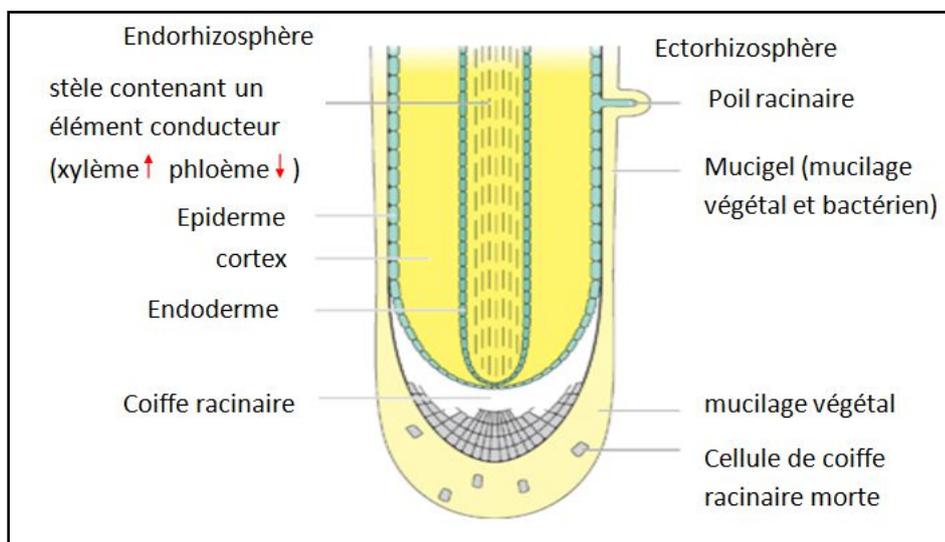


Figure 2 : Schéma des différentes parties de la rhizosphère (Lynch et Leij, 2012).

Le sol rhizosphérique est caractérisé par des populations de micro-organismes beaucoup plus importantes (bactéries, d'actinomycètes, de champignons, de protozoaires, de virus et de nématodes) (Gregory, 2007). En outre, la composition et la quantité de microorganismes dans le sol influencent la capacité d'une plante à obtenir de l'azote et d'autres nutriments (Bais et *al.*, 2006). Différents processus physiques, chimiques et biochimiques se produisent dans la rhizosphère suite à la croissance des racines, l'absorption de l'eau et des minéraux, la rhizodéposition et la respiration. Ces facteurs la distinguent de la masse de sol non-rhizosphérique.

4.1. Rhizodéposition

La rhizodéposition a été définie pour la première fois par Whipps et Lynch (1985), comme toute matière perdue des racines des plantes, y compris les exsudats solubles dans l'eau, les sécrétions de matières insolubles, les lysats, les racines fines mortes et les gaz, tels que le CO₂ et l'éthylène. En termes simples, elle est définie comme les composés organiques libérés par les racines des plantes vivantes dans leur environnement (Whipps, 1990; Nguyen, 2003) et peut également inclure les ions inorganiques (Uren, 2000).

Par ailleurs, il a été démontré que la rhizodéposition augmente avec l'âge de la plante et sa teneur en azote (Mahieu *et al.*, 2007). Par sa croissance et son activité, la racine vivante émet dans le sol des productions de plusieurs types que l'on groupe communément sous le nom de rhizodépôts. Ces derniers représentent entre 20 à 50% de la matière photosynthétisée totale, ils sont sous forme de polymères sécrétés, d'exsudats solubles, de cellules détachées et de lysats (Gobat *et al.*, 2010).

Selon Schneider et Huyghe (2015), les différents mécanismes par lesquels les rhizodépôts majeurs sont libérés dans le sol sont :

- La sénescence et la décomposition des racines et des nodosités ;
- L'exsudation de composés solubles par les racines ;
- Le renouvellement des cellules de la coiffe racinaire ;
- La sécrétion de mucilage.

4.1.1. Exsudats

L'exsudation racinaire représente la diffusion passive de solutés racinaires vers la solution du sol, et sont plus particulièrement présents en abondance au niveau des extrémités racinaires (Jones, 1998). Elle fait partie du processus de rhizodéposition qui est une source majeure de carbone organique du sol libéré par les racines des plantes (Hutsch *et al.*, 2002; Nguyen, 2003). Elle comprend la sécrétion d'ions, d'oxygène, d'enzymes, de mucilage et d'une gamme diversifiée de métabolites primaire et secondaires contenant du carbone (Uren, 2000 ; Bertin *et al.*, 2003).

La structure des communautés microbiennes associées aux racines des plantes est fortement dépendante de la quantité et de la qualité des exsudats racinaires. Leur composition est principalement déterminée par les caractéristiques du couvert végétal en

présence : composition spécifique, âge de la formation, etc. (Grayston et Campbell, 1996; Coleman et *al.*, 2000; Gransee et Wittenmayer, 2000) et des conditions environnementales (Grayston et Campbell, 1996).

L'exsudation racinaire peut augmenter ou diminuer la disponibilité des nutriments des sols en modifiant la composition chimique de ces sols ainsi que leurs processus biologiques. Ces effets sont souvent plus forts dans la rhizosphère des plantes qui les produisent, procurant un avantage concurrentiel sur les plantes voisines qui n'ont pas les mêmes capacités (Bais et *al.*, 2006).

4.2. Substances sécrétées

Les microorganismes de la rhizosphère utilisent des nutriments tels que le mucilage et les exsudats libérés par les racines des plantes. Ces nutriments influencent la diversité microbienne et fonctionnent au sein de la rhizosphère (Mendes et *al.*, 2013). Les flavonoïdes libérés par les racines, les différents acides organiques et monomères de cutine sont impliqués dans la régulation des interactions racines-microbes des plantes ainsi que de l'expression des gènes microbiens (Venturi et Keel, 2016). Il est très possible que de nombreux autres signaux chimiques produits et sécrétés par la racine soient reconnus et éventuellement déployés pour améliorer la colonisation microbienne de la racine pour un développement agricole durable. Les microorganismes bénéfiques de la rhizosphère répondent vigoureusement aux exsudats racinaires en ajustant leur mécanisme de transcription vers les caractères associés à la mobilité, la détoxification, la chimiotaxie, le métabolisme secondaire, la formation de biofilm et la dégradation des polysaccharides (Zhang et *al.*, 2015; Balsanelli et *al.*, 2016). Une fois les microorganismes bénéfiques établis dans la rhizosphère, les exsudats racinaires pourraient servir de signaux environnementaux pour améliorer la formation de biofilm à la surface de la racine (Beauregard et *al.*, 2013).

4.3. Lysats

Ce sont les produits provenant de l'autolyse des poils absorbants et des cellules corticales et épidermiques qui se détachent des racines encore fonctionnelles ainsi que des produits de digestion de la paroi cellulaire par les microorganismes envahisseurs (Dommergues, 1979).

émissions de N₂O sont généralement plus importantes en présence de plantes en croissance, qu'en sol nu (Klemedtsson et *al.*, 1987 ; Kilian et Werner, 1996).

D'autre part, les sols peuvent être classés comme riches en substrat ou déficients en substrat en termes de leur capacité à produire de l'éthylène (Lynch et Harper, 1980). Les champignons sont probablement les principaux consommateurs de substrats disponibles dans le sol, de ce fait, ils peuvent être importants dans la production d'éthylène dans le sol. Cela n'exclut pas la contribution des bactéries qui peuvent également être nécessaires pour mobiliser les substrats nécessaires à la formation d'éthylène (Drew et Lynch, 1980).

5. Les rhizobactéries

Les rhizobactéries sont définies comme des bactéries d'origine tellurique habitant la rhizosphère (Schroth et Hancock, 1982), cependant un bon nombre de celles qui colonisent l'environnement et la surface de la racine (exo-racine) pénètrent également dans le cortex racinaire (endo-racine). Nehl et *al.* (1997), ont donc inclus à la fois les ecto et les endobactéries dans le terme rhizobactéries.

5.1. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

Environ 2 à 5 % des bactéries de la rhizosphère sont des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPRs) (Antoun et Prevost, 2005). Le terme PGPR était inventé par Kloepper à la fin des années 1970 et a été défini par Kloepper et Schroth (1978), comme les bactéries du sol qui colonisent les racines des plantes en suivant les inoculations sur la semence et qui améliorent la croissance des plantes. Les PGPRs, qui vivent en association avec les racines des plantes, induisent la plus grande influence sur les plantes (Figure 4), augmentant leur productivité et leur réponse immunitaire et réduisant les maladies causées par des agents pathogènes tels que les champignons, les bactéries et les virus (Kloepper et *al.*, 2004). Sur la base de leur emplacement dans la rhizosphère, elles peuvent être classées comme PGPR extracellulaire (ePGPR) trouvées dans la rhizosphère, sur le rhizoplan ou dans l'espace entre les cellules du cortex racinaire et PGPR intracellulaire (iPGPR) qui existent à l'intérieur des cellules racinaires, généralement dans les structures nodulaires spécialisées (Gray et Smith, 2005).

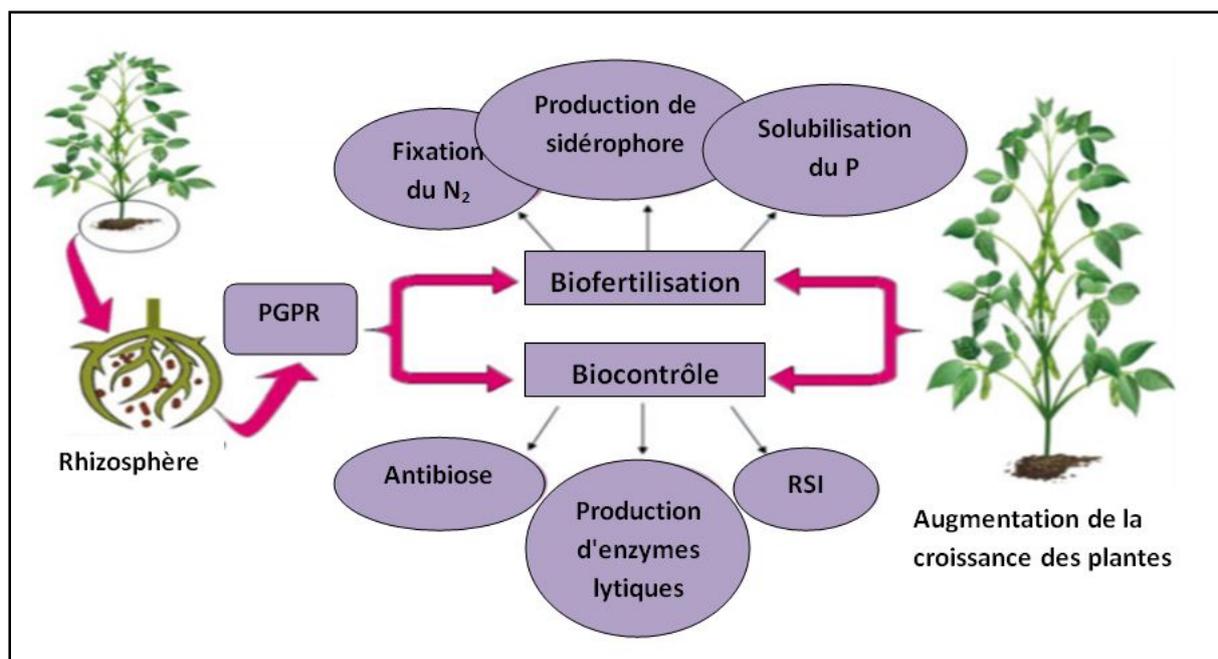


Figure 4 : Illustration schématique des mécanismes importants connus pour la promotion de la croissance des plantes par les PGPRs (Kumar et *al.*, 2011).

Les PGPRs affectent la croissance des plantes de deux manières différentes, directement ou indirectement (Figure 5) (Beneduzi et *al.*, 2012). Pour ce faire, il existe un certain nombre de mécanismes utilisés par ces PGPRs pour améliorer la croissance et le développement des plantes dans diverses conditions environnementales.

5.1.1. Effet direct

La promotion directe de la croissance des plantes par les PGPR implique soit de fournir à la plante un composé synthétisé par la bactérie, par exemple des phytohormones telles que les auxines, cytokinines et gibbérellines et la diminution de la concentration de l'éthylène; soit de faciliter l'absorption de certains nutriments ou d'augmenter leur disponibilité par: la fixation de l'azote, la solubilisation des minéraux tel que le phosphore, la minéralisation de composés organiques et la production du cyanure d'hydrogène (HCN) (Glick, 1995 ; Glick et *Ibid*, 1995 ; Glick et *al.*, 1999 ; Arora et *al.*, 2012 ; Bharwaj et *al.*, 2014).

5.1.2. Effet indirect

La promotion indirecte de la croissance des plantes se produit lorsque les PGPRs diminuent ou préviennent les effets délétères d'un ou plusieurs organismes phytopathogènes.

Cela peut se produire en produisant des substances antagonistes ou en induisant une résistance aux agents pathogènes (Glick, 1995).

La résistance systémique induite serait l'un des mécanismes par lesquels les PGPRs contrôlent les maladies des plantes par la manipulation des caractéristiques physiques et propriétés biochimiques de la plante hôte (Sivasakthi et *al.*, 2014). D'autres part, les rhizobactéries produisant des sidérophores favorisant la croissance des plantes peuvent empêcher la prolifération de microorganismes pathogènes par la séquestration de Fe^{3+} dans la zone autour de la racine (Mehnaz, 2013). Certains PGPRs peuvent également produire des enzymes qui peuvent lyser les cellules fongiques (Sivasakthi et *al.*, 2014), notamment des chitinases, déshydrogénases, β -glucanases, lipases, phosphatases, protéases, etc... (Hayat et *al.*, 2010 ; Joshi et *al.*, 2012). Ces enzymes présentent une activité antimicrobienne en attaquant les agents pathogènes (Gupta et *al.*, 2015).

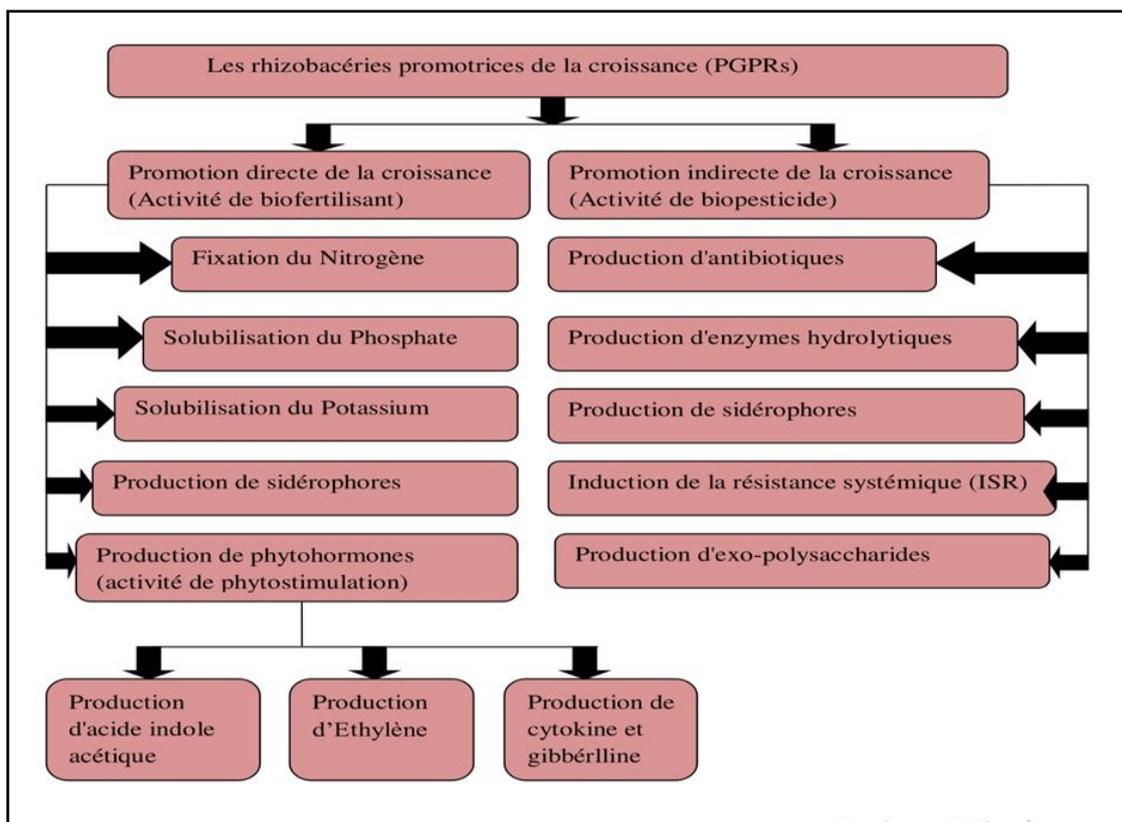


Figure 5 : Schéma représentant les effets directs et indirects des PGPR sur la croissance des plantes (Gupta et *al.*, 2015).

6. Interaction entre les microorganismes de la microflore

6.1. Commensalisme

Le commensalisme est une association biologique, théorisée dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle. Le zoologiste et parasitologue belge Pierre-Joseph van Beneden (1809-1894), donne une définition première en termes de bénéfiques, notamment dans son ouvrage *Les commensaux et les parasites dans le règne animal* (1875). C'est une relation facultative, provisoire ou définitive, bénéfique pour le commensal, mais neutre (ni bénéfique ni nuisible) pour l'hôte (Davidson et Mckey, 1993).

Il existe de nombreux exemples de commensalisme. Beaucoup concernent l'utilisation par une espèce, de produits secondaire du métabolisme d'une autre espèce. Dans d'autre cas, au lieu de profiter de la fourniture d'un métabolite utile, le commensal bénéficie de la dégradation d'un produit toxique, ou d'une modification des conditions du milieu dans un sens plus favorable (Davet, 1996).

6.2. Mutualisme

Le mutualisme est une interaction persistante et intime qui profite aux espèces partenaires (Douglas, 2015). C'est un échange réciproque ; une espèce capable d'obtenir certains avantages les confère à un partenaire, qui lui rend la faveur en lui conférant des avantages différentes (Schwartz et Hoeksema, 1998). L'interaction symbiotique est une association mutualiste dans laquelle les deux organismes sont impliqués dans l'intérêt de l'association comme par exemple la relation entre les plantes légumineuses et les bactéries fixatrices d'azote (Tajini et *al.*, 2012).

6.3. Antagonisme

Il s'agit d'une interaction entre deux espèces dans un écosystème dans lequel une espèce a un effet sur l'autre. Certains antagonistes synthétisent des enzymes telles que cellulases, chitinases, protéases et lipases qui ont le potentiel de lyser les parois cellulaires des pathogènes fongiques (Kundan et *al.*, 2015). Les rhizobactéries sont capables de réduire l'effet néfaste des microorganismes pathogènes dans la rhizosphère grâce à cette interaction.

6.4. Compétition

Selon Alexander (1964), dans un milieu où la demande en espace et en aliments dépasse leur fourniture, la compétition pour ces deux éléments apparaît comme le principal facteur déterminant la présence des espèces prédominantes dans une biocénose. Bien que l'on attribue parfois un certain intérêt à la lutte pour l'espace, les renseignements rapportés à ce sujet manquent de précision et ne peuvent suggérer que des hypothèses. Quant à la compétition nutritive, on a constaté que l'élément réduisant une population microbienne n'est pas celui qui existe à la plus faible concentration mais celui dont l'apport est inférieur à la demande de la part des microorganismes (Alexander, 1964). Plusieurs travaux ont en effet montré que la suppression de la croissance d'un germe ou l'inhibition de la germination d'une spore peut résulter de l'utilisation et de l'immobilisation par la microflore soit de l'azote soit du carbone du sol (Baker, 1968).

En général, les espèces capables d'exploiter efficacement et rapidement les ressources alimentaires disponibles sont les meilleurs compétiteurs. Mais les germes à faible pouvoir compétitif ont divers moyens de compensation pour survivre grâce aux organes de résistance ou pour se développer grâce à leur aptitude à utiliser des substrats organiques complexes non utilisables par les autres (Alexander, 1964).

6.5. Hyperparasitisme

L'hyperparasitisme, où les parasites sont eux-mêmes infectés par des parasites, est susceptible d'être un phénomène très courant dans la nature. L'hyperparasitisme peut survenir obligatoirement lorsque des organismes se sont spécialisés pour infecter d'autres parasites ou facultativement lorsque des parasites généralistes ou opportunistes infectent un certain nombre d'hôtes, dont certains sont également parasitaires. Les microbes parasites sont la source la plus probable d'hyperparasites car leur petite taille leur permet d'utiliser à la fois des microorganismes (Friedman et Crosson, 2012) et multicellulaires (Hillman et Suzuki, 2004) parasites comme hôtes.

6.6. Production de sidérophores

Les sidérophores peuvent être définis comme étant de petites molécules peptidiques contenant des chaînes latérales et des groupes fonctionnels qui peuvent fournir un ensemble de ligands de haute affinité pour coordonner les ions ferriques (Crosa et Walsh, 2002). Pour satisfaire les besoins nutritionnels en fer, les microorganismes ont développé des voies

hautement spécifiques qui utilisent des chélateurs de fer de faible poids moléculaire appelés sidérophores (Benduzi *et al.*, 2012). Ces derniers peuvent chélater l'ion ferrique avec une affinité élevée, permettant sa solubilisation et son extraction à partir de la plupart des complexes minéraux ou organiques (Wandersman et Delepelaire, 2004). Une fois le fer solubilisé, un complexe sidérophore-ferrique est formé et peut se déplacer par diffusion et être renvoyé à la surface des cellules (Andrews *et al.*, 2003).

Dans le sol, la production de sidérophores joue un rôle central dans la détermination de la capacité de différents microorganismes à améliorer le développement des plantes (Beneduzi *et al.*, 2012). Dans des conditions hautement concurrentielles, la capacité d'acquérir du fer via des sidérophores peut déterminer le résultat de la concurrence pour différentes sources de carbone qui sont disponibles à la suite de l'exsudation des racines ou de la rhizodéposition (Crowley, 2006). Bien que divers sidérophores bactériens diffèrent dans leur capacités de séquestrer le fer en général, ils privent les champignons pathogènes de cet élément essentiel car les sidérophores fongiques ont une affinité plus faible (Sivasakthi *et al.*, 2014).

6.7. Antibiose

Il s'agit d'une interaction entre des organismes dissemblables dans laquelle l'un des organismes laisse des effets néfastes sur un autre. Dans ce type d'interaction, le produit chimique libéré par un organisme pourrait endommager ou tuer un autre organisme. L'amensalisme, également appelé antibiose, conduit à la production d'une substance antimicrobienne par un microorganisme, ce qui peut être préjudiciable aux autres microorganismes. La libération d'antibiotiques est le mécanisme d'amensalisme le plus couramment utilisé par les bactéries contre leurs agents pathogènes hôtes. Ces antibiotiques sont des «composés de bas poids moléculaire» capables de détruire ou d'entraver les réactions enzymatiques et métaboliques des microorganismes pathogènes retardant ainsi leur croissance (Kundan *et al.*, 2015).

Chapitre II

Lutte chimique et lutte biologique
contre les espèces phytopathogènes

1. Généralités sur les phytopathogènes

Les maladies phytopathogènes sont des maladies causées par l'action d'agents pathogènes (bactéries, champignons, protozoaires, virus, etc...). Ces microorganismes sont généralement infectieux car ils envahissent l'hôte et s'y multiplient et sont contagieux, par leur transmission d'une plante infectée à une plante saine (Lepoivre, 2003).

En fonction de leur mode de vie sur les plantes, les microbes phytopathogènes peuvent être divisés en biotrophes, hémibiotrophes et nécrotrophes. Alors que les biotrophes se nourrissent de cellules vivantes et maintiennent activement la viabilité des cellules hôtes, les nécrotrophes tuent les cellules hôtes avant de se nourrir des tissus morts. L'hémibiotrophe adopte une phase biotrophique précoce suivie d'une phase nécrotrophique (Dou et Zhou, 2012). Le mode de vie des agents pathogènes est largement déterminé par les effecteurs, qui sont des protéines et des métabolites secondaires élaborés par les agents pathogènes qui interagissent directement avec l'hôte et augmentent la virulence (Collmer et *al.*, 2009 ; Hogenhout et *al.*, 2009). Ces agents causent d'énormes pertes agricoles chaque année et pour y remédier différentes stratégies de lutte sont utilisées.

2. Lutte chimique

Les pesticides occupent une place unique parmi les produits chimiques de synthèse que les humains rencontrent quotidiennement. Ils sont utilisés pour détruire ou atténuer tout ravageur. Ils sont principalement appliqués en agriculture pour protéger les cultures contre les insectes, nématodes, les mauvaises herbes et les maladies bactériennes ou fongiques pendant la croissance (Bolognesi et Merlo, 2011).

L'utilisation systématique de ces agents pour lutter contre les maladies des cultures a été un élément important dans l'intensification de l'agriculture moderne et a contribué à augmenter les rendements des cultures et à assurer la stabilité de la production. Les agriculteurs et les producteurs ont eu accès à une gamme de produits chimiques efficaces qui sont actifs à de faibles doses et offrent un niveau élevé de contrôle des maladies (Russell, 2005).

2.1. Fongicides

2.1.1. Définition

Les fongicides sont des agents agissant pour protéger les plantes contre l'invasion par des champignons et / ou pour éradiquer une infection fongique établie (Oliver et Hewitt, 2014). Cette classe de pesticides est largement utilisée dans l'industrie pharmaceutique, l'agriculture, dans la protection des semences pendant le stockage et la prévention de la croissance de champignons qui produisent des toxines (Thajuddin, 2011).

2.1.2. Fongicides systémiques

Les fongicides systémiques présentent soit une mobilité apoplastique (mouvement dans l'espace intercellulaire, parois cellulaires et éléments du xylème), régis par la diffusion et le taux de transpiration, ou une mobilité symplastique (mouvement à travers les plasmodesmes de la cellule) impliquant l'absorption et la distribution via le phloème. Ils agissent sur des sites biochimiques spécifiques (Oliver et Hewitt, 2014).

2.1.3. Fongicides non-systémiques

Les fongicides non systémiques ne pénètrent pas dans la plante. Ils résident sur les surfaces du feuillage et des fruits. La redistribution de la récolte (et la perte) se fait par la phase vapeur ou par l'action des précipitations. Ils sont généralement des inhibiteurs multi-sites, provoquant une réponse par la perturbation de plusieurs processus biochimiques (Oliver et Hewitt, 2014).

2.1.4. Résistance aux fongicides

La résistance aux fongicides se manifeste par l'échec de produits auparavant efficaces pour lutter contre la maladie. Le risque que la résistance se développe est clairement un paramètre important. Il définit la durabilité du produit fongicide sur plusieurs saisons. Le risque de résistance est affecté par les propriétés de l'agent pathogène, la classe des fongicides et la manière dont le fongicide est utilisé sur le terrain (Oliver et Hewitt, 2014).

Pour comprendre l'émergence de la résistance aux fongicides dans les populations de terrain d'agents pathogènes, il est nécessaire de caractériser les mécanismes conduisant à une sensibilité réduite au composé et la base génétique du caractère de résistance. Quatre

mécanismes principaux ont été impliqués dans le développement de la résistance acquise aux fongicides (Figure 9) :

- L'altération de la protéine cible empêche la liaison au fongicide (résistance au site cible), Cette altération est due à des mutations dans le gène codant, elle a été confirmée pour de nombreux fongicides à site unique, y compris les benzimidazole carbamates (BMC), les azoles, les inhibiteurs externes de la quinone (QoI) et les Inhibiteur de la succinate déshydrogénase (SDHI). (Sanglard *et al.*, 1995 ; Hiller *et al.*, 2006; Rajendran *et al.*, 2011) ;
- La surexpression de la protéine cible augmente la concentration de fongicide nécessaire à l'inhibition, cette surexpression est due à une régulation positive du gène codant, elle a été confirmée dans certains cas (Ma et Michailides, 2005 ; Cools *et al.*, 2012) mais ne semble pas être un mécanisme répandu chez les espèces phytopathogènes ;
- Les pompes d'efflux expulsent le fongicide de la cellule ;
- Dégradation du fongicide, celle-ci est due à la détoxification par des enzymes métaboliques telles que le cytochrome P450 ou la glutathion transférase. C'est un scénario couramment signalé chez les mauvaises herbes et les insectes développant une résistance aux herbicides (Powles et Yu, 2010 ; Cummins *et al.*, 2013) et aux insecticides respectivement (Puinean *et al.*, 2010).

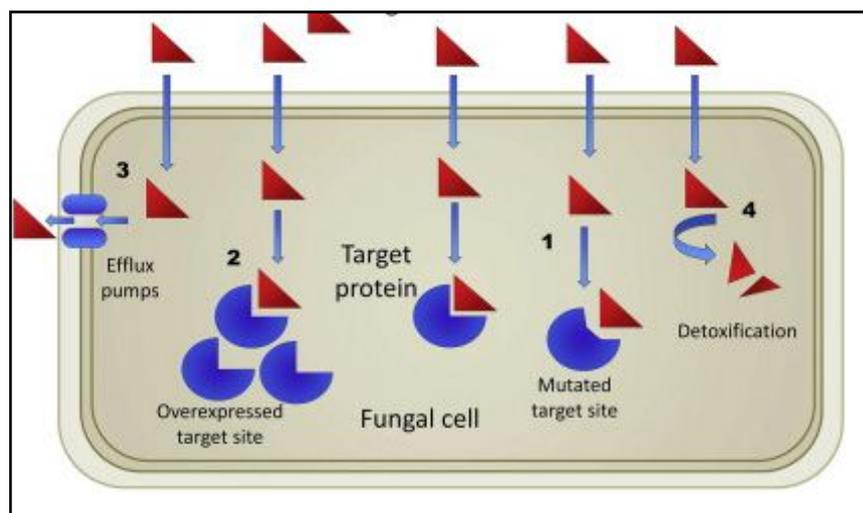


Figure 6 : Mécanismes de résistance aux fongicides à site unique (Lucas *et al.*, 2015).

1) Site cible muté. 2) Site cible surexprimé. 3) Pompes à efflux. 4) Détoxification.

2.2. Bactéricides

Les maladies bactériennes des plantes ont été difficiles à contenir car peu de bactéricides efficaces et économiques ont été développés. La streptomycine, un antibiotique aminoside, a été utilisée en agriculture depuis les années 1950 pour contrôler les bactéries phytopathogènes (Thayer et stall, 1961). Pendant de nombreuses décennies, les maladies ont également été gérées à l'aide de bactéricides à base de cuivre (Cu). Bien qu'ils n'offrent qu'une gestion partielle de la maladie, les bactéricides à base de cuivre continuent d'être la norme des producteurs pour la gestion des maladies en raison de la disponibilité minimale des alternatives (Marco et Stall, 1983; Ritchie et Dittapongpitch, 1991; Vallad et *al.*, 2010). Pour améliorer son efficacité, le cuivre est couramment associé à des fongicides à base d'éthylène-bis-dithiocarbamates (EBDC), communément appelés mancozèbe ou manèbe (Marco et Stall, 1983 ; Jones, J.B et Jones, J.P, 1985 ; Momol et *al.*, 2008). Malheureusement, en raison de la dépendance au cuivre au cours des dernières décennies, les agents pathogènes bactériens ont développé une tolérance au cuivre, rendant les bactéricides à base du cuivre inefficaces (Jones et *al.*, 1991).

2.3. Nématicides

Les nématodes parasites des plantes sont des agents pathogènes importants qui affectent une grande variété de plantes avec d'énormes pertes économiques (Chitwood et *al.*, 2002). Les méthodes courantes de lutte contre les nématodes comprennent l'application de nématicides chimiques, d'agents biologiques et de composés nématicides biologiques, tels que des composés phytochimiques de plantes et des composés de microorganismes (Kiewnick et Sikora, 2006 ; Gu et *al.*, 2007). Plusieurs nématicides chimiques sont utilisés, incluant des fumigants (1,3-dichloropropène, chloropicrin, dazomet, éthylène dibromide, métham-sodium, méthyle bromide, méthyle isothiocyanate) et de non-fumigants tels que des organophosphates (Ebufos, Ethoprophos, Fenamiphos, Fensulfothion, Isazofos, Terbufos, Thionazin) et des carbamates (Aldicarb, Aldoxycarb, Carbofuran, Cleothocarb, Oxamyl) (Saadi, 2019). Cependant, leur utilisation est fréquemment déconseillée en raison de leur forte toxicité pour l'homme et l'animal, leurs effets néfastes sur l'environnement et l'émergence de souches résistantes (Caboni et *al.*, 2012).

2.4. Insecticides

2.4.1. Définition

Sont des substances actives ou des préparations phytosanitaires utilisées pour lutter contre les insectes (leurs larves et/ou œufs) affectant les cultures agricoles, parasitant le bétail, ainsi que pour éradiquer les ravageurs transmettant des maladies infectieuses dangereuses (Zhu et Liu, 2008).

2.4.2. Résistance aux insecticides

L'application fréquente d'insecticides a entraîné la résurgence de ravageurs et l'apparition d'espèces de ravageurs résistantes. La résistance aux insecticides est le changement héréditaire de la sensibilité d'une population de ravageurs qui se traduit par l'échec répété d'un produit (insecticides) à atteindre le niveau de contrôle attendu lorsqu'il est utilisé conformément au niveau de recommandation pour cette espèce de ravageur (Zhu et Liu, 2008). Selon Liu (2012), trois mécanismes majeurs interviendraient dans la résistance aux insecticides :

- la désintoxication des insecticides par altération des activités d'enzymes comme l'estérase, les oxydases ou la glutathion S-transférases (GST) qui empêche l'insecticide d'atteindre son site d'action (Vontas et *al.*, 2001; Jackson et *al.*, 2012) ;
- L'insensibilité des protéines cibles de l'insecticide (Hemingway et *al.*, 2004 ; Li et *al.*, 2007), en raison de laquelle l'insecticide ne se lie plus à sa cible (Narahashi, 1988 ; Brogdon et McAllister, 1998) ;
- La réduction de l'absorption d'insecticide due à la diminution de la perméabilité de la cuticule de l'insecte (Ahmad et *al.*, 2006 ; Zhang et *al.*, 2008).

2.5. Herbicides

Au cours des 65 dernières années, les herbicides ont révolutionné la lutte contre les mauvaises herbes (y compris parasites, annuelles et vivaces) (Westwood et *al.*, 2018). En effet, ces derniers sont capables de concurrencer un grand nombre de cultures importantes, entraînant de graves pertes de rendement dans le monde entier (Trisuwan et *al.*, 2014).

En ce qui concerne la lutte contre ces mauvaises herbes, l'amicarbazone (4-amino-N- (1, 1-diméthyléthyl) -4, 5-dihydro-3- (1-méthyléthyl) -5-oxo-1H-1, 2, 4 -triazole-1-carboxamide) mérite d'être mentionnés. L'amicarbazone provient de l'herbicide triazolinone avec des

applications importantes dans la dominance des mauvaises herbes dans les champs de maïs et de sucre. Il agit comme un inhibiteur de la photosynthèse qui conduit à la chlorose, à un retard de croissance, à une nécrose tissulaire et éventuellement à l'éradication des mauvaises herbes (Dayan et *al.*, 2009).

2.6. Stimulateurs de défenses naturelles des plantes

Les plantes répondent aux agressions biotiques (invasion microbienne, insectes ravageurs, herbivores) et abiotiques (froid, gel, sécheresse, etc.) par la synthèse d'une variété de molécules organiques ayant la capacité d'agir de façon directe (biochimique) ou indirecte (structurale) sur l'envahisseur microbien (Klarzynski et Fritig, 2001; Benhamou, 2009).

Ainsi, on retrouve chez les plantes deux types de résistance : la résistance passive, impliquant des barrières préformées ou constitutives dont la plante s'est dotée à la suite d'une adaptation climatique (couche cuticulaire cireuse, parois cellulaires rigides ...), et la résistance active, impliquant des barrières nouvellement formées en réponse au stress basé sur la reconnaissance spécifique de molécules dérivées de pathogènes (Tableau 2).

Tableau II : Les trois types de résistance active chez les plantes (Benhamou et Rey, 2012)

Types de résistance	Rôle
Résistance locale acquise (RLA)	Résistance qui s'exprime au site de pénétration de l'agent pathogène et qui ne s'étend pas dans les tissus non infectés.
Résistance systémique acquise (RSA) Type de résistance induite également par les SDN	Résistance qui s'exprime à distance du site de pénétration de l'agent pathogène dans les tissus non infectés de la plante. Ce type de résistance nécessite la diffusion d'un message pour alerter les cellules saines du danger.
Résistance systémique induite (RSI)	Résistance induite spécifiquement par des rhizobactéries bénéfiques.

De nouvelles stratégies de protection des plantes émergentes basées sur l'exploitation de la capacité des plantes à développer des réponses immunitaires efficaces sont largement explorées (Ramamoorthy et *al.*, 2001 ; Heil et Bostock, 2002; Bektas et Eulgem, 2015). Ces stratégies reposent sur l'utilisation de stimulateurs de défense des plantes qui déclenchent les défenses des plantes avant ou après l'attaque des agents pathogènes.

Les agents inducteurs de résistance chez les plantes sont de nature diverse et peuvent aussi bien inclure des facteurs physiques que des facteurs biologiques, microbiens ou de synthèse (Eder et Cosio, 1994). Ces éliciteurs, aussi appelés stimulateurs des défenses naturelles (SDN) ou, encore plus récemment, stimulateurs des défenses des plantes (SDP), ont un large spectre d'action sur diverses maladies. Ils agissent en déclenchant une hyper-réaction locale et/ou une résistance systémique acquise (SAR). Ceci met la plante dans un état de veille pendant laquelle elle pourra mobiliser plus rapidement et efficacement ses défenses contre un grand nombre d'agresseurs et pour une période relativement longue, d'où l'expression souvent employée de « vaccin des plantes » (Blanchard et Limache, 2005).

La société Novartis a mis sur le marché le bion (benzothiadiazole, nom abrégé : BTH), un analogue structural de l'acide salicylique qui présente l'avantage d'être moins toxique en application externe et d'être mieux transporté et distribué dans les plantes que l'acide salicylique lui-même. Des études ont montré le potentiel de cette substance à induire une résistance locale et une résistance systémique pour un certain nombre de couples plante-parasite (Friedrich et *al.*, 1996; Godard et *al.*, 1999). Le BTH a été développé comme un puissant activateur de SAR qui ne possède pas seulement des propriétés antimicrobiennes, mais possède également la capacité d'augmenter la résistance des cultures aux maladies en activant les voies de transduction du signal SAR chez plusieurs espèces végétales (Thakur et Sohal, 2013).

2.7. Inconvénients de la lutte chimique

L'un des inconvénients majeurs de la lutte chimique est la résistance aux pesticides (Wang et *al.*, 2003). Les études de suivi biologique montrent clairement que les agriculteurs sont plus exposés aux effets aigus et chroniques sur la santé associés aux pesticides en raison de leur exposition professionnelle (Tariq et *al.*, 2007). Chaque année, des milliers d'agriculteurs, en particulier dans les pays en développement, sont affectés par les pesticides, principalement ceux qui vivent à proximité des fermes. Néanmoins, l'utilisation de pesticides a également créé des préoccupations concernant leurs effets sur l'environnement et les résidus

potentiellement toxiques ou cancérigènes restant dans la chaîne alimentaire (Mahindru, 2009). En effet ces résidus sont connus pour persister pendant des années dans le sol et se propager dans l'air et l'eau aussi (Figure 10). Ceux-ci restent même à la surface des fruits et légumes.

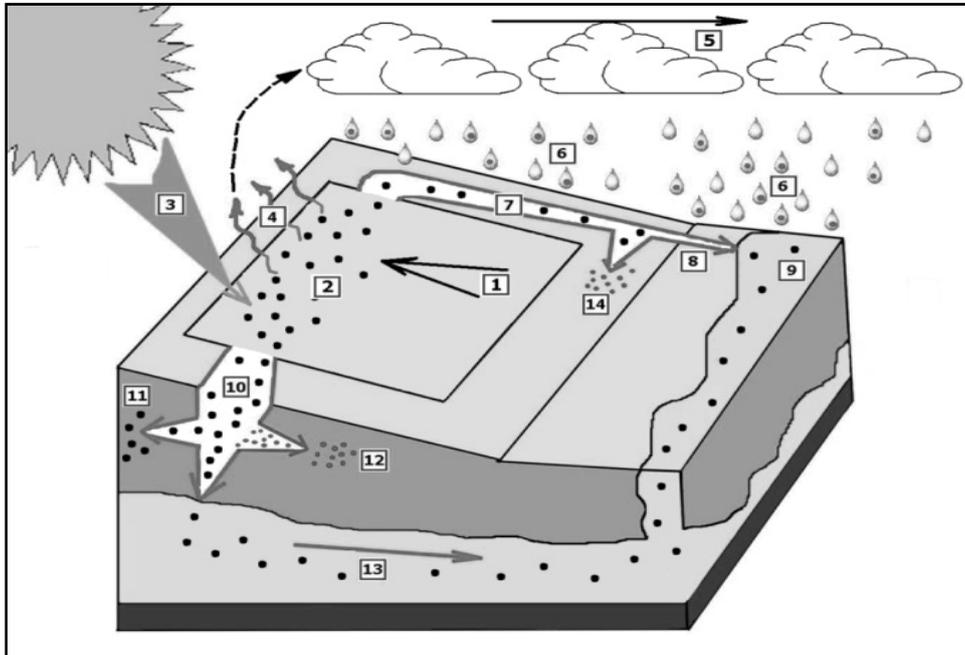


Figure 7 : Le mouvement des pesticides dans le cycle hydrologique (Lushachaket *al.*, 2018).

1 - application de pesticides; 2 - absorption par la culture; 3 - dégradation par la lumière ultraviolette; 4 - évaporation (vaporisée à l'atmosphère); 5 - transports à courte et longue distance; 6 - dépôt par les précipitations; 7 - ruissellement; 8 - ruissellement de surface vers les lacs et rivières; 9 - eaux polluées; 10 - infiltration; 11 - adhérence aux particules du sol; 12 - biodégradation (dégradée par oxydation bactérienne ou hydrolyse chimique); 13 - lessivage (rejet des eaux souterraines dans les cours d'eau); 14 - pollution du territoire environnant.

3. Lutte biologique

3.1. Définition

La lutte biologique peut être définie au sens large comme l'utilisation des microorganismes bénéfiques ou de leurs sous-produits ou—extraits de plantes dans l'élimination d'agents pathogènes (Johnson, 2010). Les définitions publiées de la lutte

biologique diffèrent selon la cible, le nombre, le type et source d'agents biologiques ; le degré et le moment de l'intervention humaine. Ainsi, selon Garrett (1965), le contrôle biologique implique la réduction de la maladie par l'intermédiaire d'un ou plusieurs organismes vivants autres que l'hôte ou l'homme. En phytopathologie, le terme «biocontrôle» s'applique à l'utilisation d'antagonistes microbiens pour supprimer les activités et les populations d'un ou plusieurs agents pathogènes des plantes (Pal et Gardener, 2006).

3.2. Mécanismes d'action des microorganismes antagonistes

L'activité de biocontrôle s'exerce soit directement par l'antagonisme des agents pathogènes du sol ou indirectement en provoquant une résistance d'origine végétale (Pozo et Azcon-Aguilar, 2007 ; Jamalizadeh et *al.*, 2011). L'antagonisme direct résulte de contact physique et / ou un haut degré de sélectivité pour le pathogène par le(s) mécanisme(s) exprimé(s) par les agents de lutte biologique alors que les antagonismes indirects résultent d'activités qui n'impliquent pas de cibler un pathogène par les agents de lutte biologique. La stimulation des voies de défense de l'hôte végétal par des agents de lutte biologique non pathogènes est la forme la plus indirecte d'antagonisme (Singh, 2014).

Selon Siddiqui (2005), la promotion indirecte de la croissance des plantes se produit lorsque les PGPRs atténuent ou préviennent les effets délétères d'un autre organisme phytopathogène en :

- produisant des antibiotiques qui tuent le pathogène ;
- produisant des sidérophores qui limitent le fer disponible pour le pathogène ;
- induisant une résistance systémique chez les plantes.

3.2.1. Antibiose

Il a été démontré que les antibiotiques produits par les microorganismes sont particulièrement efficaces pour éliminer les agents pathogènes des plantes et les maladies qu'ils provoquent (Pal et Gardener, 2006). Pour être efficaces, les antibiotiques doivent être produits en quantités suffisantes à proximité de l'agent pathogène entraînant un effet de lutte biologique (Weller et *al.*, 2007 ; Mavrodi et *al.*, 2012). Un composé antibiotique inhibe la croissance et le développement d'agents pathogènes par divers mécanismes, y compris l'inhibition de la synthèse de la paroi cellulaire, la destruction et l'altération des structures de la membrane cellulaire des agents pathogènes et en bloquant ou empêchant la formation de complexes d'initiation sur la petite sous-unité du ribosome en cours de synthèse protéique.

De nombreux genres bactériens tels que *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Burkholderia*, *Pantoea*, *Lysobacter* et *Enterobacter* sont principalement impliqués dans la production d'antibiotiques et la suppression des maladies fongiques de plantes cultivées (Dukare et al., 2020). Un exemple bien connu d'antibiotique est la pyrrolnitrine, un produit naturel produit par certains *Pseudomonas* spp. Ce composé a fourni le modèle chimique pour le développement du fludioxonil, un fongicide à large spectre utilisé pour le traitement des semences, les pulvérisations foliaires ou les arrosages du sol (Gardener et Fravel, 2002). On peut aussi citer la gramicidine sécrétée par *Brevibacillus brevis* qui inhibe la germination et la croissance mycélienne de *Botrytis cinerea* (Edwards et Seddon, 2001).

3.2.2. Compétition

La compétition pour les nutriments (par exemple, glucides, azote, oxygène) et l'espace est souvent suggérée comme mécanisme d'action potentiel dans les systèmes de contrôle biologique (Spadaro et al., 2010). Les effets de la concurrence montrent qu'il existe de nombreuses possibilités de contrôle biologique tel que :

- la réduction du potentiel d'inoculum par la concurrence des nutriments ;
- l'augmentation de la concurrence saprotrophique pour les ressources initiales lors de la colonisation du substrat ;
- la réduction de la quantité d'agent pathogène dans les phases de survie dormante ou de croissance pathogène (Spurr, 1994).

On pense généralement que les microbes non pathogènes associés aux plantes les plus abondants protègent la plante par une colonisation rapide et limitent par conséquent les substrats disponibles de sorte qu'aucun n'est disponible pour la croissance des agents pathogènes (Pal et Gardener, 2006). En utilisant cette approche de compétition, le contrôle des agents pathogènes du sol tels que *Fusarium* et *Pythium* qui infectent par contact mycélien, a été atteint avec une plus grande efficacité par rapport à d'autres agents pathogènes qui germent directement sur les surfaces des plantes (Singh, 2014).

3.2.3. Parasitisme

Le parasitisme direct par l'antagoniste sur les propagules de l'agent pathogène joue un rôle important dans les systèmes de lutte biologique, en particulier dans les maladies du sol et moins dans les maladies foliaires (Bonaterra et *al.*, 2003). Les enzymes chitinolytiques ont été envisagées dans le contrôle biologique des agents pathogènes après récolte en raison de leur capacité à dégrader les parois cellulaires fongiques, dont le composant principal est la chitine (Saravanakumar et *al.*, 2008). Comme exemple, la chitinase produite par *S. plymuthica*, *Serratia marcescens*, *Paenibacillus* sp. et *Streptomyce* ssp. s'est avérée inhibiteur contre *Botrytis cinerea*, *Sclerotium rolfsii*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (Ordentlich et *al.*, 1988 ; Frankowski et *al.*, 2001). Des preuves génétiques pour le rôle de ces enzymes en biocontrôle ont été obtenu où le gène ChiA de *S. marcescens* a été inséré dans *Escherichia coli* et la bactérie transgénique résultante a réduit l'incidence de la maladie du mildiou sur l'haricot causée par *Sclerotium rolfsii* (Shapira et *al.*, 1989).

3.2.4. Induction des systèmes de résistance de la plante hôte

La résistance induite est un état de capacité défensive améliorée développé par une plante lorsqu'elle est stimulée de manière appropriée (Van Loon et *al.*, 1998). Ce type de résistance est souvent appelé résistance systémique induite (RSI) et a été démontré dans de nombreuses espèces végétales (Siddiqui, 2005). L'RSI est médiatisé par l'acide jasmonique (AJ) et / ou l'éthylène (ET), qui sont produits suite à l'application de certaines rhizobactéries non pathogènes (Singh, 2014). Ces dernières sont plus spécifiquement des PGPRs. En plus de leur capacité à stimuler la croissance végétale (Kloepper et Schroth, 1981), de nombreuses études ont montré que certaines souches de ces bactéries (en particulier des *Pseudomonas* spp. avaient la capacité de réduire l'impact de plusieurs maladies racinaires chez une multitude de plantes cultivées (Kloepper, 1992; Paulitz et *al.*, 1992). Le premier à démontrer ceci était Scheffer (1983), lorsqu'il a fait un prétraitement de l'orme (*Ulmus americana* L.) avec des souches de *P. fluorescens*, le résultat était une réduction importante des symptômes causés par le champignon *Ophiostoma aulmi*. Plus tard, un certain nombre de souches de microorganismes colonisateurs de racines ont été identifiées comme éliciteurs des défenses de l'hôte végétal. Certaines souches de *Pseudomonas* sp. et *Trichoderma* sp. sont connus pour induire fortement les défenses des plantes hôtes et sont donc utilisées comme agents de lutte biologique (Harman et *al.*, 2004 ; Haas et ; Défago, 2005).

Bien que les mécanismes par lesquels ces rhizobactéries contribuent à réduire l'incidence des maladies racinaires soient encore mal connus, plusieurs hypothèses incluant la compétition pour les nutriments (Lemanceau, 1989), l'antibiose, la production d'enzymes hydrolytiques des parois fongiques et la sécrétion de facteurs antifongiques (Weller, 1988), ont été émises. En effet, lors de l'inoculation, les souches de PGPRs produisent de nombreux composés tels que l'acide salicylique, sidérophores, lipopolysaccharides, 2,3-butanediol et d'autres substances volatiles qui fonctionnent comme des éliciteurs chimiques pour l'induction des systèmes de résistance RSA et RSI dans les plantes infectées par des agents pathogènes (Ryu et al., 2005). Selon Weller (1988), les microorganismes rhizosphériques peuvent fournir une défense de première ligne contre les attaques d'agents pathogènes et sont idéaux pour une utilisation comme agents de lutte biologique.

3.2.5. Diminution de l'agressivité du pathogène

Actuellement, il y a peu de consensus sur les changements qui surviennent après l'invasion d'agents phytopathogènes. Après l'établissement, l'agressivité des pathogènes pourrait diminuer en raison de facteurs biotiques et abiotiques (Wan et Liew, 2020). Comme c'est le cas de *Bacillus pumilus* et *Pseudomonas fluorescens* qui exercent un effet indirect contre *B. cinerea* limitant ainsi son pouvoir pathogène grâce à une combinaison des métabolites antifongiques et une altération du pH de la phyllosphère. En effet, les deux antagonistes augmentent le pH du milieu de 6 à 8,5 (Swadling et Jeffries, 1998). D'autres part, en présence de l'agent de lutte biologique *Trichoderma harzianum* T39 l'activité des enzymes cutinolytiques et pectolytiques sécrétées par le pathogène *B. cinerea* a été réduite (Kapat et al., 1998). De plus, une protéase à sérine issue de T39 a été isolée et est responsable de la dégradation des enzymes de pathogénicité (Elad et Kapat, 1999).

2.2.6. Modification des propriétés de surface des feuilles de la plante

Dans les parties aériennes de la plante, le premier contact entre les plantes et les champignons a lieu dans la cuticule et pour cette raison, cette structure joue un rôle régulateur important lors de ces interactions (Aragon et al., 2017). En tant que barrière physique, l'une des principales fonctions de la cuticule est de réguler les stress abiotiques et biotiques. Ainsi, les changements dans la perméabilité des cuticules entraînent une sensibilité élevée à différents stress abiotiques, tels que la sécheresse et les traitements herbicides, principalement parce que les molécules peuvent être libérées plus rapidement de l'apoplaste et / ou peuvent pénétrer rapidement dans la cellule végétale (Nawrath et al., 2013).

Les composants cuticulaires sont aussi importants pour les agents pathogènes que pour les plantes, pour l'initiation du processus de pré-invasion et d'infection et pour l'activation de la réponse immunitaire innée, respectivement. Les cires épicuticulaires et intracuticulaires font de la cuticule végétale une interface hautement hydrophobe, repoussant l'eau, les solutions aqueuses, les mucilages polaires et les microorganismes à revêtement polaire (Müller et Riederer, 2005; Nawrath et al., 2013). Il est important de mentionner que des changements dans la composition des cires cuticulaires peuvent être un facteur important dans la détermination de la taille d'une population bactérienne, qu'il s'agisse d'un micro-organisme bénéfique ou pathogène (Aragon et al., 2017).

D'autres part, plusieurs métabolites secondaires présents sur la surface des feuilles exercent des propriétés antimicrobiennes et empêchent ainsi la colonisation par des microorganismes (Talley et al., 2002). Parmi ces métabolites on trouve les biosurfactants qui sont largement produits par des bactéries, des levures et des champignons, notamment *Pseudomonas* spp., *Acinetobacter* spp., *Bacillus* spp., et *Candida* sp. (Sachdev et Cameotra, 2013). Les biosurfactants réduisent la tension superficielle des surfaces végétales hydrophobes telles que la cuticule des feuilles ou agissent comme agents mouillants modifiant ainsi la viscosité de la surface (Lindow & Brandl, 2003; Neu, 1996).

3.3. Produits commercialisés

Divers microorganismes sont explorés et utilisés comme agents de biocontrôle BCA ou biopesticides (Figure 8) (Tableau III). Les BCAs populaires comprennent *Trichoderma* spp., *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus* spp., *Ampelomyces quisqualis*, *Agrobacterium radiobacter*, *Fusarium* non pathogène, *Coniothyrium* et *Aspergillus niger* atoxigène (Singh et al., 2007 ; Keswani et al., 2014, 2015; Mishra et al., 2015) . Cependant, comparées aux autres bactéries *Bacillus* spp. et *Pseudomonas* spp. sont largement utilisés dans la suppression biologique des maladies (Dukare et al., 2020).

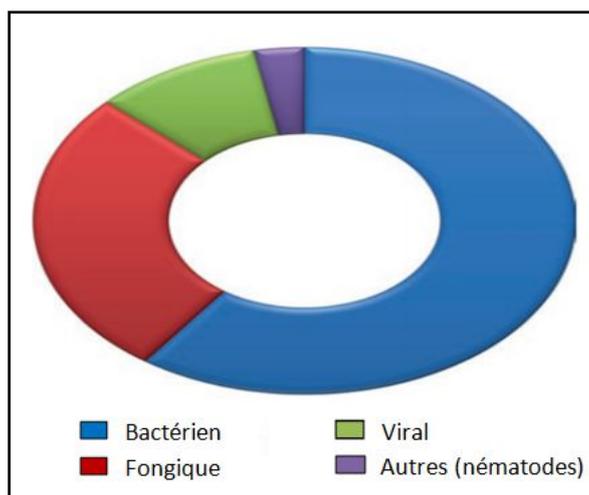


Figure 8 : Part du marché mondial de divers types de biopesticides (Anonyme, 2010).

Tableau III : Gestion des phytopathogènes / maladies des cultures de légumineuses par divers agents de lutte biologique (Singh, 2014).

Culture	Maladie	Pathogène	Agents de lutte biologique possibles
Pois d'Angole (<i>Cajanus cajan</i>)	Syndrome de flétrissement	<i>Fusarium udum</i>	<i>Trichoderma viride</i> , <i>T. hamatum</i> , <i>T. harzianum</i> ,
	Maladie transmise par les semences	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vinae</i>	<i>T. koningii</i> , <i>Bacillus subtilis</i> <i>T. viride</i> , <i>T. harzianum</i>
Pois chiche (<i>Cicer arietinum</i>)	Syndrome de flétrissement	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>ciceri</i>	<i>T. viride</i> , <i>T. harzianum</i> ,
	Pourriture des racines	<i>Rhizoctonia solani</i> / <i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>T. virens</i> , <i>B. subtilis</i> <i>Aspergillus niger</i>
	Pourriture du collier	<i>Sclerotium rolfsii</i>	<i>AN27</i> , <i>T. viride</i> ,
	Moisissure grise	<i>Botrytis cinera</i>	<i>T. harzianum</i> <i>T. viride</i> ,
	Pourriture de la tige	<i>S. sclerotiorum</i>	<i>T. harzianum</i> , <i>P. fluorescens</i>

			<i>Trichoderma</i> sp. <i>T. harzianum</i>
Niébé (<i>Vigna unguiculata</i>)	Syndrome de flétrissement	de	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>ciceris</i>
	Pourriture et flétrissement charbon	et du	<i>M. phaseolina</i> , <i>F. oxysporum</i> , f. sp. <i>tracheiphilum</i>
Soja (<i>Glycine max</i>)	Pourriture des racines sèches	des	<i>M. phaseolina</i>
Haricot mungo (<i>Vigna radiata</i>)	Pourriture des racines	des	<i>M. phaseolina</i>
			<i>T. viride</i> , <i>T. harzianum</i> , <i>T. koningii</i> , <i>T. pseudokoningii</i>
			<i>T. viride</i> , <i>T. harzianum</i>
			<i>T. harzianum</i> , <i>T. viride</i>

3.3.1. Biopesticides à base de bactéries

Plusieurs espèces bactériennes ayant un potentiel de contrôle biologique ont été formulées et sont disponibles dans le commerce (Tableau 4). Les bactéries sont généralement dans de l'eau non chlorée et appliqué comme pulvérisations sur les boutures et les tiges ou comme trempage du sol.

Tableau 4 : Biopesticides à base de bactéries (Keswani et *al.*, 2016)

Agent de biocontrôle	Nom commercial	Pathogène cible	Formulation	Application
<i>Pseudomonas syringae</i> ESC 11	BioSave11	<i>B. cinerea</i> , <i>Penicillium</i> spp., <i>Mucor piriformis</i> , <i>Geotrichum candidum</i>	Poudre mouillable	Application post-récolte sur les fruits sous forme de trempage, trempage ou pulvérisation
<i>P. fluorescens</i> A506	Blight Ban A 506	Gel, <i>Erwinia amylovora</i>	Poudre mouillable	Trempage ou pulvérisation
<i>B. subtilis</i>	Epic II	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Alternaria</i> spp., <i>Aspergillus</i> spp.	Poudre sèche	Ajouté à un lisier, mélangé avec un fongicide chimique
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	GalltrolA13	Maladie de la galle du collet <i>A. tumefaciens</i>	Boîtes de Pétri avec culture pure cultivée sur gélose	Trempage des racines
<i>A. radiobacter</i>	Nogall, Diegall 16	<i>A. tumefaciens</i>	Plaques lavées, suspension de cultures	Trempage de racines

3.3.2. Biopesticides à base de champignons

Plusieurs champignons antagonistes et leurs produits sont également utilisés en tant qu'agents de biocontrôle. Ces antagonistes sont actuellement disponibles sous différents types de formulations sur les marchés et utilisés avec succès contre divers espèces phytopathogènes (Tableau 5).

Tableau 5 : Biopesticides à base de champignons(Keswani et *al.*, 2016)

Organisme	Nom du produit	Pathogène	Formulation	Application
<i>Coniothyrium minitans</i>	Contans	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> , <i>S. minor</i>		pulvérisation
<i>Gliocladium virens</i>	SoilGard	<i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Pythium</i> spp.	Granule	les granules sont incorporées dans le sol ou dans les milieux de culture hors sol avant les semis
<i>Trichoderma harzianum</i>	Trichodex	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Colletotrichum</i> spp., <i>Plasmopara viticola</i>	Poudre mouillable	pulvérisation
<i>T. harzianum</i> NBRI-1055	Sardar Eco Green Biofungicide	<i>Pythium</i> sp., <i>R. solani</i> , <i>S. rolfsii</i>	Poudre mouillable	pulvérisation

Chapitre III

Méthodes d'étude des espèces antagonistes

1. Généralités

Pendant des décennies, les scientifiques ont isolé les bactéries des environnements naturels en compilant et en modulant différents paramètres de croissance, à partir de besoins nutritionnels (y compris différentes sources de carbone, fer, azote et oligo-éléments) à la température, la durée et le pH d'incubation (Overmann et *al.*, 2017). Cependant, un défi majeur associé à la culture des bactéries du sol est la difficulté à imiter les conditions de croissance *in vivo* lors de la culture *in vitro* (Dror et *al.*, 2020). Plusieurs approches disponibles pour étudier l'abondance, la composition et la diversité des groupes d'organismes du sol peut être divisée en trois catégories : (1) méthodes morphologiques, (2) biochimiques et (3) moléculaires (Geisen et *al.*, 2019).

Les méthodes basées sur l'isolement des microorganismes ne sélectionnent que des taxons à croissance rapide, qui peuvent représenter aussi peu que 1% de la diversité totale comme illustré pour les bactéries (Amann et *al.*, 1995). Néanmoins, les microorganismes cultivables peuvent être difficiles à identifier morphologiquement. Pour les bactéries, l'identification peut être effectuée en utilisant un modèle de caractéristiques morphologiques et physiologiques (Whitman et *al.*, 2012).

Environ 17% des taxons fongiques décrits sont cultivables, bien que l'on estime que > 95% de la diversité fongique reste inconnue (Bridge et Spooner, 2001; Hawksworth et Lucking, 2017). Les champignons du sol formant des sporocarpes peuvent être identifiés en utilisant parties visibles du champignon (Andrew et *al.*, 2019). De plus, de nombreux champignons présentent des structures morphologiques distinctes entre les stades sexuel et asexué (téléomorphe vs anamorphe), ajoutant à la confusion des taxonomie fongique basée sur la morphologie (Geiser et *al.*, 2007).

2. Mise en évidence de l'antagonisme

2.1. Méthodes de diffusion

Les méthodes de diffusion sont utilisées dans les laboratoires de recherche en microbiologie pour cribler des extraits, des fractions ou des substances pures pour leur pouvoir antimicrobien ou pour étudier l'antagonisme entre les microorganismes. Parmi ces méthodes, les plus courantes sont répertoriées ci-dessous.

2.1.1. Méthode de diffusion sur puits d'agar

Cette méthode est souvent utilisée pour mettre en évidence l'antagonisme entre les microorganismes (Jiménez-Esquilin et Roane, 2005 ; Elleuch et *al.*, 2010). Il s'agit de réaliser une culture en gélose de la souche d'intérêt sur son milieu de culture par des stries serrées sur la surface de la plaque. Après incubation, une parcelle de gélose ou un cylindre est découpé de manière aseptique avec un foreur de liège stérile et déposé sur la surface de gélose d'une autre plaque préalablement inoculée par le microorganisme à tester. Les substances bioactives diffusent du disque vers le milieu gélosé. Puis, l'activité antimicrobienne des molécules microbiennes sécrétées est détectée par l'apparition de la zone d'inhibition autour du puit d'agar (Figure 9) (Balouiri et *al.*, 2016).

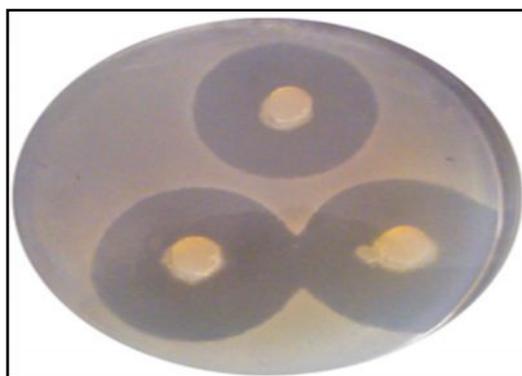


Figure 9 : Méthode de diffusion en puit d'agar de *Bacillus* sp. contre *Candida albicans*.

2.1.2. Méthode des stries croisées

La méthode des stries croisées est utilisée pour dépister rapidement l'antagonisme des microorganismes (Lertcanawanichakul et Sawangnop, 2008). La souche microbienne d'intérêt estensemencée par une seule strie au centre de la plaque d'agar. Après une période d'incubation en fonction de la souche microbienne, la plaque estensemencée avec les microorganismes testés par simple strie perpendiculaire à la strie centrale. Après une incubation supplémentaire, les interactions antimicrobiennes sont analysées en observant la taille de la zone d'inhibition (Balouiri et *al.*, 2016).

2.2. Méthodes de confrontation

2.2.1. Confrontation directe

Cette technique consiste à placer, dans la même boîte de Pétri contenant un milieu PDA, deux pastilles gélosées (6 mm de diamètre), l'une portant l'antagoniste à tester et l'autre l'agent pathogène. Ces pastilles sont repiquées en même temps et sont distantes de 3 cm selon l'axe de la boîte (Figure 10). L'incubation est réalisée à deux températures. Dans les cultures témoins, la pastille de l'antagoniste est remplacée par un fragment de milieu PDA (Hassine *et al.*, 2013).

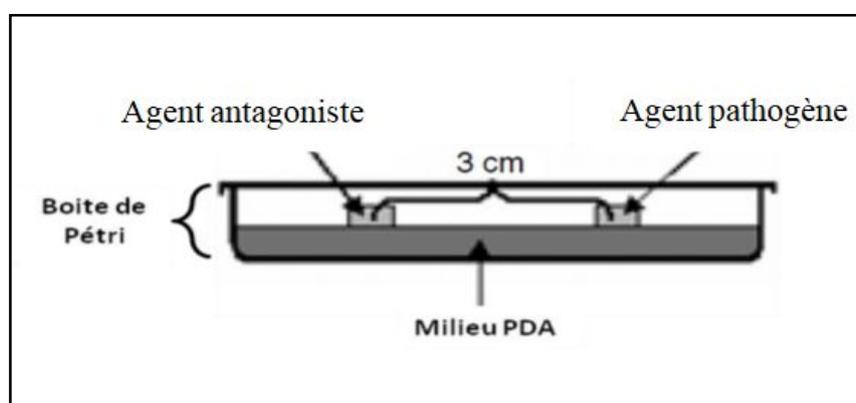


Figure 10 : Schéma représentant la méthode de confrontation directe.

L'évolution de l'inhibition exercée par l'agent pathogène est estimée par un pourcentage %, calculé selon la formule proposée par Sy en 1976 (Vincent, 1990) :

$$IC\% = (DT - DPA / DT) \times 100$$

DT : croissance diamétrale du témoin.

DPA : croissance diamétrale du pathogène en présence de l'antagoniste.

IC% : inhibition de la croissance.

2.2.2. Confrontation indirecte

Cette méthode consiste à repiquer l'antagoniste et le pathogène dans deux boîtes séparées. Par la suite, un assemblage est réalisé par superposition des deux boîtes: l'antagoniste à tester en bas et le pathogène en haut (Figure 11). Les deux boîtes sont scellées par des couches de parafilm afin d'éviter toute déperdition des substances volatiles. L'agent pathogène est ainsi exposé à l'influence des substances volatiles émises par le microorganisme antagoniste. Les conditions de culture sont identiques à celles de la confrontation par contact direct sur milieu de culture. Dans les cultures témoins, la boîte du bas contient uniquement le milieu PDA sans repiquage d'antagonistes (Hassine et *al.*, 2013).

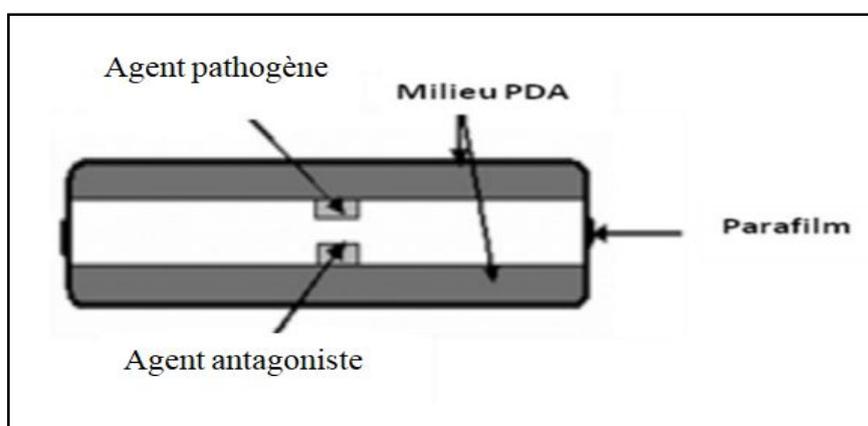


Figure 11 : Schéma représentant la méthode de confrontation indirecte.

L'évolution de l'inhibition exercée par l'agent pathogène est estimée par un pourcentage %, calculé selon la formule suivante (Hibar et *al.*, 2005):

$$I\% = (1 - C_n / C_o) \times 100$$

C_n : diamètre moyen de colonies en présence de l'antagoniste.

C_o : diamètre moyen des colonies témoins.

$I\%$: pourcentage d'inhibition.

Conclusion

A l'état initial de tout programme de gestion pour lutter contre les organismes pathogènes plusieurs stratégies de lutte peuvent être préconisées, y compris la lutte chimique et biologique. Les maladies des plantes sont considérées comme une contrainte biotique importante, ce qui entraîne des pertes de récoltes importantes dans le monde entier. Ainsi, le mode de gestion des sols utilisé pour y remédier influe sur l'abondance et la diversité de la microfaune du sol, par conséquent la lutte biologique et l'utilisation de produits de biocontrôle sont privilégiés à l'encontre des interventions chimiques qui sont à employer en dernier recours et de façon raisonnable.

D'un autre côté, la gestion intégrée des maladies (GIM), qui combine les stratégies de contrôle biologique, physique et chimique de manière holistique plutôt que d'utiliser une stratégie à un seul composant s'est avérée plus efficace et durable. Récemment, un réseau de "lutte biologique intégrée" a été créé le 22/09/2020 en Algérie à l'université de Batna 2 "Chahid Mostefa Benboulaïd", première manifestation du genre, ce réseau vise à trouver un traitement efficace pour réduire l'utilisation des pesticides dans la lutte contre les maladies des plantes en recourant à des méthodes biologiques saines pour préserver l'environnement*.

*<http://www.aps.dz/regions/85037-batna-creation-du-reseau-de-lutte-biologique-integree-en-algerie>.

Références bibliographiques

(A)

Ahmad M., Denholm I. & Bromilow R.H. (2006) Delayed cuticular penetration and enhanced metabolism of deltamethrin in pyrethroid-resistant strains of *Helicoverpa armigera* from China and Pakistan. *Pest Manag Sci.* 62 : 805-10.

Albino U. B. & Andrade G. (2006) Evaluation of the functional group of microorganisms as bioindicators on the rhizosphere microcosm. *Handbook of Microbial Biofertilizers.* (Vol. 29).

Alderman S.C., Coats D.D. & Crowe F.J. (1996) Impact of ergot on Kentucky bluegrass grown for seed in northeastern Oregon. *Plant Dis.* 80 : 853-855.

Alexander M. (1964) Biochemical ecology of soil microorganisms. *Annual Reviews in Microbiology.* 18(1) : 217-250.

Alexander M. (1977) Introduction to soil microbiology (2d ed).

Amann R. I., Ludwig, W. & Schleifer K. H. (1995) Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiological reviews.* 59(1) : 143-169.

Andrew C., Büntgen U., Egli S., Senn-Irlet B., Grytnes J. A., Heilmann-Clausen J., ... & Hoiland K. (2019) Open-source data reveal how collections-based fungal diversity is sensitive to global change. *Applications in plant sciences.* 7(3).

Andrews S. C., Robinson A. K. & Rodriguez-Quinones F. (2003) Bacterial iron homeostasis. *FEMS microbiology reviews.* 27(2-3) : 215-237.

Anonyme (CPL Business Consultants). (2010) The 2010 worldwide biopesticides market summary. Wallingford : CAB International Centre. (Vol. 1).

Antoun H. & Prévost D. (2005) Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In : *PGPR Biocontrol and biofertilization.* 1-38p.

Aragon W., Reina-Pinto J. J. & Serrano M. (2017) The intimate talk between plants and microorganisms at the leaf surface. *Journal of Experimental Botany.* 68(19) : 5339-5350.

Arora N. K., Tewari S., Singh S., Lal N. & Maheshwari D. K. (2012) PGPR for protection of plant health under saline conditions. In : Bacteria in agrobiologie : Stress management. 239-258p.

(B)

Bais H. P., Weir T. L., Perry L. G., Gilroy S. & Vivanco J. M. (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57 : 233-266.

Baker R. (1968) Mechanisms of biological control of soil-borne pathogens. *Annual Review of Phytopathology.* 6(1) : 263-294.

Balouiri M., Sadiki M. & Ibsouda S. K. (2016) Methods for in vitro evaluating antimicrobial activity: A review. *Journal of pharmaceutical analysis.* 6(2) : 71-79.

Balsanelli E., Tadra-Sfeir M. Z., Faoro H., Pankiewicz V. C., de Baura V. A., Pedrosa F. O. & Monteiro, R. A. (2016) Molecular adaptations of *Herbaspirillum seropedicae* during colonization of the maize rhizosphere. *Environmental microbiology.* 18(8) : 2343-2356.

Beauregard P. B., Chai Y., Vlamakis H., Losick R. & Kolter R. (2013) *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 110(17) : 1621-1630.

Bektas Y. & Eulgem T. (2015) Synthetic plant defense elicitors. *Frontiers in plant science.* 5 : 804.

Beneduzi A., Ambrosini A. & Passaglia L. M. (2012) Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) : Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genetics and molecular biology.* 35(4) : 1044-1051.

Benhamou N. & Rey P. (2012) Stimulateurs des défenses naturelles des plantes : Une nouvelle stratégie phytosanitaire dans un contexte d'écoproduction durable. I. Principes de la résistance induite. *Phytoprotection.* 92(1) : 1-23.

Benhamou N. (2009) La résistance chez les plantes : Principes de la stratégie défensive et applications agronomiques.

- Bertin C., Yang X., & Weston L. A. (2003)** The role of root exudates and allelo chemicals in the rhizosphere. *Plant and soil*. 256(1) : 67-83.
- Bhardwaj D., Ansari M. W., Sahoo R. K. & Tuteja, N. (2014)** Biofertilizers function as key player in sustainable agriculture by improving soil fertility, plant tolerance and crop productivity. *Microbial cell factories*. 13(1) : 66.
- Blanchard A. & Limache F. (2005)** Les stimulateurs des défenses naturelles des plantes (SDN).
- Bolognesi C, Merlo FD. (2011)** Pesticides: human health effects. In : *Encyclopedia of environmental health*. Burlington: Elsevier. 438-453p.
- Bonaterra A., Mari M., Casalini L. & Montesinos E. (2003)** Biological control of *Monilinia laxa* and *Rhizopus stolonifer* in postharvest of stone fruit by *Pantoea agglomerans* EPS125 and putative mechanisms of antagonism. *International journal of food microbiology*. 84(1) : 93-104.
- Bridge P., & Spooner B. (2001)** Soil fungi : Diversity and detection. *Plant and soil*. 232(1-2) : 147-154.
- Brogdon WG., McAllister JC. (1998)** Insecticide resistance and vector control. *Emerg Infect Diseases*. 4(4) : 605-13.

(C)

- Caboni P., Ntalli NG., Aissani N., Cavoski I. & Angioni A. (2012)** Nematicidal activity of (E, E)-2,4-decadienal and (E)-2-decenal from *Ailanthus altissima* against *Meloidogyne javanica*. *J Agric Food Chem*. 60 : 1146-1151.
- Chatterjee M., Bhattacharya R., & Bhattacharyya R. (2016)** Shaping the Other Sides : Exploring the Physical Architecture of Rhizosphere. In *Plant-Microbe Interaction : An Approach to Sustainable Agriculture*. 25-35p.
- Chaussod R., Breuil M. C., Echairi A., Nouaïm R., Nowak V. & Ranjard L. (1996)** La qualité biologique des sols. Evaluation et implications, Etude et gestion des sols. 3 : 261-278.
- Chenu C. (1989)** Influence of a fungal polysaccharide, sclero glucan, on clay microstructures. *Soil Biology and Biochemistry*. 21(2) : 299-305.

Chitwood DJ. (2002) Phytochemical based strategies for nematode control. *Annu Rev Phytopathol.* 40 : 221-249.

Coleman M. D., Dickson R. E. & Isebrands J. G. (2000) Contrasting fine-root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations. *Plant and Soil.* 225(1-2) : 129-139.

Collmer A., Schneider D.J. & Lindeberg M. (2009) Lifestyles of the effector rich: genome-enabled characterization of bacterial plant pathogens. *Plant Physiol.* 150, 1623-1630.

Conrad R. (1996) Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 60(4) : 609-640.

Cools H. J., Bayon C., Atkins S., Lucas J. A. & Fraaije B. A. (2012) Overexpression of the sterol 14 α -demethylase gene (MgCYP51) in *Mycosphaerella graminicola* isolates confers a novel azole fungicide sensitivity phenotype. *Pest management science.* 68(7) : 1034-1040.

Crosa J. H. & Walsh C. T. (2002) Genetics and assembly line enzymology of siderophores biosynthesis in bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 66(2) : 223-249.

Crowley D. E. (2006) Microbial siderophores in the plant rhizosphere. In : *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms.* 169-198p.

Cummins I., Wortley, D. J., Sabbadin F., He Z., Coxon C. R., Straker H. E., Sellars J. D., Knight K., Edwards L. & Hughes D. (2013) Key role for a glutathione transferase in multiple-herbicide resistance in grass weeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 110(15) : 5812-5817.

(D)

Dang Y., Sun D., Woodard T. L., Wang L.-Y., Nevin K. P. & Holmes D. E. (2017) Stimulation of the anaerobic digestion of the dry organic fraction of municipal solid waste (OFMSW) with carbon-based conductive materials. *Bioresource technology.* 238 : 30-38.

Davet P. (1996) *Vie microbienne du sol et production végétale.* Editions Quae.

Davidson D. W. (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera research.* 2 : 13-83.

Dayan FE., Trindade MLB. & Velini ED. (2009) Amicarbazone, a New Photosystem II Inhibitor. *Weed Sci.* 57(6) : 579-83.

Dexter A. R. (1988) Advances in characterization of soil structure. *Soil and tillage research.* 11(3-4) : 199-238.

Dommergues Y. (1979) La fixation d'azote dans la rhizosphère des céréales à paille. *Cahiers-ORSTOM, Série Biologie.* 3-7p.

Dou D. & Zhou J. M. (2012) Phytopathogen effectors subverting host immunity: different foes, similar battleground. *Cell host & microbe,* 12(4) : 484-495.

Douglas A. E. (2015) The special case of symbioses : Mutualisms with persistent contact. In : *Mutualism* (Judith L, Bronstein). 20-34p.

Drechsel P., Heffer P., Magen H., Mikkelsen R., Singh H. & Wichelns D. (2015) Managing water and nutrients to ensure global food security, while sustaining ecosystem services. In : *Managing water and fertilizer for sustainable agricultural intensification*, 1st edn, Paris. 1-7p.

Drew M. C. & Lynch J. (1980) Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Review of Phytopathology.* 18(1) : 37-66.

Dror B., Jurkevitch E. & Cytryn E. (2020) State-of-the-art methodologies to identify antimicrobial secondary metabolites in soil bacterial communities-A review. *Soil Biology and Biochemistry.* 107838p.

Dukare A., Kamble U. & Koulagi R. (2020) Biological Management of Agricultural Crops Diseases Using Microbial Biocontrol Agents. *Discovery Publishing House Pvt. Ltd., New Delhi (India).* 54-67p.

(E)

Eder J. & Cosio E. G. (1994) Elicitors of plant defense responses. In : *International review of cytology.* 148 : 1-36.

Edwards S. G. & Seddon B. (2001) Mode of antagonism of *Brevibacillus brevis* against *Botrytis cinerea* in vitro. *Journal of applied Microbiology.* 91(4) : 652-659.

Elad Y. & Kapa A. (1999) The role of *Trichoderma harzianum* protease in the biocontrol of *Botrytis cinerea*. European Journal of Plant Pathology. 105(2) : 177-189.

Elleuch L., Shaaban M., Smaoui S., Mellouli L., Karray-Rebai I., Fguira L. F. B., ... & Laatsch H. (2010) Bioactive secondary metabolites from a new terrestrial *Streptomyces* sp. TN262. Applied biochemistry and biotechnology. 162(2) : 579-593.

Ettema C. H., & Wardle D. A. (2002) Spatial soil ecology. Trends in ecology & evolution. 17(4) : 177-183.

(F)

Faugier A. (2010) Diversité bactérienne des sols : Accès aux populations à effectifs minoritaires" the rare biosphere". Thèse de doctorat.

Frankowski J., Lorito M., Scala F., Schmid R., Berg G. & Bahl H. (2001) Purification and properties of two chitinolytic enzymes of *Serratia plymuthica* HRO-C48. Archives of microbiology. 176(6) : 421-426.

Friedman C. S. & Crosson L. M. (2012) Putative phage hyperparasite in the rickettsial pathogen of abalone, "*Candidatus Xenohalotis californiensis*". Microbiological Ecology. 64(4) : 1064-1072.

Friedrich L., Lawton K., Ruess W., Masner P., Specker N., Rella M. G., Meier B., Dincher S., Staub T. & Ukne S. (1996) A benzothiadiazole derivative induces systemic acquired resistance in tobacco. The Plant Journal. 10(1) : 61-70.

(G)

Gardener B. B. M. & Fravel D. R. (2002) Biological control of plant pathogens : Research, commercialization, and application in the USA. Plant Health Progress. 3(1) : 17.

Garrett S. D. (1965) Toward biological control of soil-borne plant pathogens. Ecology of soil-borne plant pathogens. 4-17p.

- Geisen S., Briones M. J., Gan H., Behan-Pelletier V. M., Friman V. P., de Groot G. A., ... & Wall D. H. (2019)** A methodological framework to embrace soil biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*. 136 : 107536.
- Geiser D. M., Klich M. A., Frisvad J. C., Peterson S. W., Varga J. & Samson R. A. (2007)** The current status of species recognition and identification in *Aspergillus*. *Studies in mycology*. 59 : 1-10.
- Glick B. & Ibdid R. (1995)** Genotyping of antifungal compounds producing PGPR *Pseudomonas*. *Canadian Journal of Microbiology*. 41 : 107-109.
- Glick B. R. (1995)** The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian journal of microbiology*. 41(2) : 109-117.
- Glick B. R., Karaturovic D. M. & Newell P. C. (1995)** A novel procedure for rapid isolation of plant growth promoting pseudomonads. *Canadian journal of microbiology*. 41(6) : 533-536.
- Gobat J.M., Aragno M. & Matthey W. (2010)** Le sol vivant : Bases de pédologie, biologie des sols. PPUR Presses polytechniques. (Vol. 14).
- Godard J.F., Ziadi S., Monot C., Le Corre D. & Silué D. (1999)** Benzothiadiazole (BTH) induces resistance in cauliflower (*Brassica oleracea* var *botrytis*) to downy mildew of crucifers caused by *Peronospora parasitica*. *Crop Protection*. 18(6) : 397-405.
- Granse A. & Wittenmayer L. (2000)** Qualitative and quantitative analysis of water-soluble roote xudates in relation to plant species and development. *Journal of plant nutrition and soil science*. 163(4) : 381-385.
- Gray E. J. & Smith D. L. (2005)** Intracellular and extracellular PGPR : Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soilbiology and biochemistry*. 37(3) : 395-412.
- Grayston S. J. & Campbell C. D. (1996)** Functional biodiversity of microbial communities in the rhizospheres of hybrid larch (*Larix eurolepis*) and Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*. 16(11-12) : 1031–1038.

Gregory P. (2007) Plant roots. Wiley Online Library.

Gu YQ., Mo MH., Zhou JP., Zou CS., Zhang KQ. (2007) Evaluation and identification of potential organic nematicidal volatiles from soil bacteria. *Soil Biol Biochem.* 39 : 2567–2575.

Gupta G., Parihar S. S., Ahirwar N. K., Snehi S. K. & Singh V. (2015) Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) : Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *J Microb. Biochem. Technol.* 7(2) : 96-102.

(H)

Haas D. & Défago G. (2005) Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature reviews microbiology.* 3(4) : 307-319.

Harman G. E., Howell C. R., Viterbo A., Chet I. & Lorito M. (2004) *Trichoderma* species- Opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature reviews microbiology.* 2(1) : 43-56.

Hassine M., Abdallah R., Khiareddine H., Jannet H. & Remadi M. (2013) Effet des températures d'incubation et des méthodes de confrontation sur le pouvoir inhibiteur exercé par *Penicillium* sp. et *Gliocladium* spp. sur *Botrytis cinerea*. *Tunis J Med Plants Nat Prod.* 9 : 41-51.

Hawksworth D. L. & Lücking R. (2017) Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *The fungal kingdom.* 79-95p.

Hayat R., Ali S., Amara U., Khalid R. & Ahmed I. (2010) Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion : A review. *Annals of Microbiology.* 60(4) : 579-598.

Heil M. & BOSTOCK R. M. (2002) Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in the context of induced plant defences. *Annals of botany.* 89(5) : 503-512.

Hemingway J., Hawkes NJ., McCarroll L. & Ranson H. (2004) The molecular basis of insecticide resistance in mosquitoes. *Insect Biochem Mol Biol.* 34(7) : 653-65.

Hibar K., Daami-Remadi M., Khiareddine H. and El Mahjoub M. (2005) Effet inhibiteur *in vitro* et *in vivo* du *Trichoderma harzianum* sur *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment.* 9 : 163-171.

Hiller D., Sanglard D. & Morschhäuser J. (2006) Overexpression of the MDR1 gene is sufficient to confer increased resistance to toxic compounds in *Candida albicans*. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 50(4) : 1365-1371.

Hillman B. I. & Suzuki N. (2004) Viruses in the chestnut blight fungus. *Adv. Virus Res.* 63(642) : 423-472.

Hogenhout S.A., Van der Hoorn R.A., Terauchi R. & Kamoun S. (2009) Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms. *Mol. Plant Microbe Interact.* 22, 115-122.

Hütsch B. W., Augustin J. & Merbach W. (2002) Plant rhizodéposition-An important source for carbon turnover in soils. *Journal of plant nutrition and soil science*. 165(4) : 397-407.

(J)

Jackson C.J., Oakeshott J.G., Sanchez-Hernandez J.C. & Wheelock C.E. (2012) Carboxylesterases in the Metabolism and Toxicity of Pesticides. In: Satoh T, Gupta RC, eds. *Anticholinesterase Pesticides*. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc. 57-75p.

Jamalizadeh M., Etebarian H. R., Aminian H. & Alizadeh A. (2011) A review of mechanisms of action of biological control organisms against post-harvest fruit spoilage. *EPPO Bulletin*. 41(1) : 65-71.

Jiménez-Esquilin A. E. & Roane T. M. (2005) Antifungal activities of actinomycete strains associated with high-altitude sagebrush rhizosphere. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 32(8) : 378-381.

Johnson K.B. (2010) Pathogen refuge: a key to understanding biological control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48 : 141-160.

Jones D. L. (1998) Organicacids in the rhizosphere-a critical review. *Plant and soil*. 205(1) : 25-44.

Jones J. B. & Jones J. P. (1985) The effect of bactericides, tank mixing time and spray schedule on bacterial leaf spot of tomato. In *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*. 98 : 244-247.

Jones J. B., Woltz S. S., Jones J. P. & Portier K. L. (1991) Population dynamics of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* on tomato leaflets treated with copper bactericides. *Phytopathology*. 81 : 714-719.

Joshi M., Srivastava R., Sharma A. K. & Prakash A. (2012) Screening of resistant varieties and antagonistic *Fusarium oxysporum* for biocontrol of *Fusarium* wilt of chilli. *J Plant PatholMicrob*. 3(134) : 2.

Jouany C., Chenu C. & Chassin P. (1992) Détermination de la mouillabilité des constituants du sol à partir de mesures d'angles de contact : Revue bibliographique. *Science du sol*. 30(1) : 33-47.

(K)

Kannan V., Bastas K. & Devi R. (2015) Scientific and economic impact of plant pathogenic bacteria. In : *Sustainable Approaches to Controlling Plant Pathogenic Bacteria*. Boca Raton, FL: CRC Press. 369-392p.

Kapat A., Zimand G. & Elad Y. (1998) Effect of two isolates of *Trichoderma harzianum* on the activity of hydrolytic enzymes produced by *Botrytis cinerea*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 52(2) : 127-137.

Kay B. D. (1990) Rates of change of soil structure under different cropping systems. In : *Advances in soil science*. 12 : 1-52.

Kazman Z., Shainberg I. & Gal M. (1983) Effect of low levels of exchangeable sodium and applied phosphogypsum on the infiltration rate of various soils 1. *Soil Science*. 135(3) : 184-192.

Keswani C. (2015) Ecofriendly management of plant diseases by biosynthesized secondary metabolites of *Trichoderma* spp. *J Brief Idea*.

Keswani Chetan, Bisen K., Singh V., Sarma B. K. & Singh H. B. (2016) Formulation technology of biocontrol agents : Present status and future prospects. In : *Bioformulations for sustainable agriculture*. 35-52p.

- Keswani, Chetan, Mishra S., Sarma B. K., Singh S. P. & Singh, H. B. (2014)** Unraveling the efficient applications of secondary metabolites of various *Trichoderma* spp. Applied microbiology and biotechnology. 98(2) : 533-544.
- Kiewnick S. & Sikora R. (2006)** Evaluation of *Paecilomyces lilacinus* strain 251 for the biological control of the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla* Chitwood. Nematology. 8 : 69-78.
- Kilian S. & Werner D. (1996)** Enhanced denitrification in plots of N₂-fixing faba beans compared to plots of a non-fixing legume and non-legumes. Biology and fertility of soils. 21(1-2) : 77-83.
- Klarzynski O. & Fritig B. (2001)** Stimulation des défenses naturelles des plantes. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie. 324(10) : 953-963.
- Klemedtsson L., Svensson B. H. & Rosswall T. (1987)** Dinitrogen and nitrous oxide produced by denitrification and nitrification in soil with and without barley plants. Plant and soil. 99(2-3) : 303-319.
- Kloepper J. W. & Schroth M. N. (1981)** Plant growth-promoting rhizobacteria and plant growth under gnotobiotic conditions. Phytopathology. 71(6) : 642-644.
- Kloepper J. W. (1978)** Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. Proc. of the 4th Internat. Conf. on Plant Pathogenic Bacter, Station de Pathologie Vegetale et Phytobacteriologie, INRA, Angers, France. 2 : 879-882.
- Kloepper J. W., Ryu C.M. & Zhang S. (2004)** Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. Phytopathology. 94(11) : 1259-1266.
- Kloepper J.W. (1992)** Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. Soil microbial ecology.
- Knietsch A., Waschkowitz T., Bowien S., Henne A. & Daniel R. (2003)** Metagenomes of complex microbial consortia derived from different soils as sources for novel genes conferring formation of carbonyls from short-chain polyols on *Escherichia coli*. Journal of molecular microbiology and biotechnology. 5(1) : 46-56.

Kumar A., Prakash A. & Johri B. N. (2011) *Bacillus* as PGPR in crop ecosystem. In : Bacteria in agrobiolology : crop ecosystems. 37-59p.

Kundan R., Pant G., Jadon N. & Agrawal P. K. (2015) Plant growth promoting rhizobacteria : Mechanism and current prospective. J Fertil Pestic. 6(2) : 9.

(L)

Lal R., Hansen D. O., Uphoff N., Slack S. (2003) Food security and environmental quality in the developing world. CRC Press, Boca Raton. 464p.

Le Bissonnais Y. (1989) Analyse des processus de microfissuration des agrégats à l'humectation. Science du sol. 27(2) : 187-199.

Le Bissonnais Y. L. (1996) Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility : I. Theory and methodology. European Journal of soil science. 47(4) : 425-437.

Lemanceau P. (1989) Role of competition for carbon and iron in mechanisms of soil suppressiveness to *Fusarium* wilts. In Vascular wilt diseases of plants. 385-396p.

Lepoivre P. (2003) Les bactéries phytopathogènes. In : Phytopathologie. Lepoivre (Eds). De Boek, Bruxelles.

Lertcanawanichakul, M., & Sawangnop, S. (2008) A comparison of two methods used for measuring the antagonistic activity of *Bacillus* species. Walailak Journal of Science and Technology (WJST). 5(2) : 161-171.

Li X.C., Schuler M.A., Berenbaum M.R. (2007) Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. Annu Rev Entomol. 52 : 231-53.

Lindow S. E. & Brandl M. T. (2003) Microbiology of the phyllosphere. Applied and environmental microbiology. 69(4) : 1875-1883.

Liu N. (2012) In : Pyrethroid resistance in insects: genes, mechanisms, and regulation, insecticides - advances in integrated pest management. Perveen F, editor. 457-68p.

Lucas J. A. Hawkins N. J. & Fraaije B. A. (2015) The evolution of fungicide resistance. In : Advances in applied microbiology. 90 : 29-92.

Lushchak V. I., Matviishyn T. M., Husa, V. V., Storey J. M. & Storey, K. B. (2018) Pesticide toxicity: a mechanistic approach. EXCLI journal. 17 : 1101.

Lynch J. M & de Leij, Frans (2012) Rhizosphere. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

Lynch J. M. & Harper S. H. T. (1980) Role of substrates and anoxia in the accumulation of soil ethylene. Soil Biology and Biochemistry. 12(4) : 363-367.

(M)

Ma Z. & Michailides T. J. (2005) Advances in understanding molecular mechanisms of fungicide resistance and molecular detection of resistant genotypes in phytopathogenic fungi. Crop Protection. 24(10) : 853-863.

Mahieu S., Fustec J., Faure M. L., Corre-Hellou G. & Crozat Y. (2007) Comparison of two 15 N labeling methods for assessing nitrogen rhizodeposition of pea. Plant and soil. 295(1-2) : 193-205.

Mahindru S. N. (2009) Food contaminants-Origin, propagation & analysis. APH Publishing.

Mansfield J., Genin S., Magori S., Citovsky V., Sriariyanum M., Ronald P., et al. (2012) Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. Mol. Plant Pathol. 13 : 614-629.

Marco G.M., Stall R.E. (1983) Control of Bacterial Spot of Pepper Initiated by Strains of Xanthomonas Campestris Pv. Vesicatoria That Differ in Sensitivity to Copper. Plant Dis, 67 : 779-781.

Mavrodi D. V., Mavrodi O. V., Parejko J. A., Bonsall R. F., Kwak Y.S., Paulitz T. C., Thomashow L. S. & Weller D. M. (2012) Accumulation of the antibiotic phenazine-1-carboxylic acid in the rhizosphere of dryland cereals. Applied and Environmental Microbiology. 78(3) : 804-812.

Meena R. S. & Lal R. (2018) Legumes and sustainable use of soils. In : Legumes for Soil Health and Sustainable Management. 1-31p.

Mehnaz S., Saleem R. S. Z., Yameen B., Pianet I., Schnakenburg G., Pietraszkiewicz H., Valeriote F., Josten M., Sahl H.G. & Franzblau S. G. (2013) Lahorenoicacids A–C, ortho-dialkyl-substituted aromatic acids from the biocontrol strain *Pseudomonas aurantiaca* PB-St2. Journal of natural products. 76(2) : 135-141.

Mendes R., Garbeva P. & Raaijmakers J. M. (2013) The rhizosphere microbiome : Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. FEMS microbiology reviews. 37(5) : 634–663.

Mishra S., Singh A., Keswani C., Saxena A., Sarma B. K. & Singh H. B. (2015) Harnessing plant-microbe interactions for enhanced protection against phytopathogens. In Plant Microbes Symbiosis : Applied Facets. 111-125p.

Momol T., Jones J., Olson S., Obradovic A., Balogh B. & King P. (2008) Integrated management of bacterial spot on tomato in Florida. Online publication. University of Florida.

Müller C. & Riederer M. (2005) Plant surface properties in chemical ecology. Journal of chemical ecology. 31(11) : 2621-2651.

(N)

Narahashi T. (1988) Molecular and cellular approaches to neurotoxicology: past, present and future. In : Lunt GG, editor. Neurotox '88: molecular basis of drug and pesticide action. New York: Elsevier. 563-82p.

Nawrath C., Schreiber L., Franke R. B., Geldner N., Reina-Pinto J. J. & Kunst L. (2013) Apoplastic diffusion barriers in Arabidopsis. The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists. (Vol. 11).

Nehl D. B., Allen S. J. & Brown J. F. (1997) Deleterious rhizosphere bacteria : An integrating perspective. Applied Soil Ecology. 5(1) : 1-20.

Neu T. R. (1996) Significance of bacterial surface-active compounds in interaction of bacteria with interfaces. *Microbiological reviews*. 60(1) : 151.

Nguyen C. (2003) Rhizodeposition of organic C by plants : Mechanisms and controls.

Niewczas J. & Witkowska-Walczak B. (2005) The soil aggregate stability index (ASI) and its extreme values. *Soil and Tillage Research*. 80(1-2) : 69-78.

(O)

Oades J. M. (1993) The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. In : *Soil Structure/soil biotainter relationships*. 377-400p.

Oliver R. P. & Hewitt H. G. (2014) Fungicides in crop protection (2d ed).

Ordentlich A., Elad Y. & Chet I. (1988) The role of chitinase of *Serratia marcescens* in biocontrol of *Sclerotium rolfsii*. *Phytopathology*. 78(1) : 84-88.

Overmann J., Abt B. & Sikorski J. (2017) Present and future of culturing bacteria. *Annual review of microbiology*. 71 : 711-730.

(P)

Pal K. K. & Gardener B. M. (2006) Biological control of plant pathogens.

Paulitz T. C., Zhou T. & Rankin L. (1992) Selection of rhizosphere bacteria for biological control of *Pythium aphanidermatum* on hydroponically grown cucumber. *Biological control*. 2(3) : 226-237.

Powles S. B. & Yu Q. (2010) Evolution in action : Plants resistant to herbicides. *Annual review of plant biology*. 61 : 317-347.

Pozo M. J. & Azcón-Aguilar C. (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current opinion in plant biology*. 10(4) : 393-398.

Puinean A. M., Foster S. P., Oliphant L., Denholm I., Field L. M., Millar N. S., Williamson M. S. & Bass C. (2010) Amplification of a cytochrome P450 gene is associated with resistance to neonicotinoid insecticides in the aphid *Myzus persicae*. *PLoS Genet.* 6(6).

(R)

Rajendran R., Mowat E., McCulloch E., Lappin D. F., Jones B., Lang S., Majithiya J. B., Warn P., Williams C. & Ramage G. (2011) Azole resistance of *Aspergillus fumigatus* biofilms is partly associated with efflux pump activity. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy.* 55(5) : 2092-2097.

Ramamoorthy V., Viswanathan R., Raguchander T., Prakasam V. & Samiyappan R. (2001) Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases. *Crop protection.* 20(1) : 1-11.

Riou V. (2018) Les bactéries du sol. *Bulletin Sol et Agronomie des Chambres d'agriculture des Pays de la Loire (SOLAG).* (N° 3).

Ritchie D. F. & Dittapongpitch V. (1991) Copper-and streptomycin-resistant strains and host differentiated races of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* in North Carolina. *Plant Dis.* 75 : 733-736.

Rosenzweig W. D. & Stotzky G. (1979) Influence of environmental factors on antagonism of fungi by bacteria in soil : Clay minerals and pH. *Appl. Environ. Microbiol.* 38(6) : 1120-1126.

Russell P. E. (2005) A century of fungicide evolution. *The Journal of Agricultural Science.* 143(1) : 11-25.

Ryu C. M., Hu C. H., Locy R. D. & Kloepper J. W. (2005) Study of mechanisms for plant growth promotion elicited by rhizobacteria in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil.* 268(1) : 285-292.

(S)

Saadi I. (2019) Essai d'identification des sources de resistance a des populations de *Ditylenchus dipsaci* chez quelques varietes locales de *Vicia fabal* en algerie . Thèse en vue de l'obtention du Doctorat de l'université Mohamed Kheider-Biskra.

Sachdev D. P. & Cameotra S. S. (2013) Biosurfactants in agriculture. Applied microbiology and biotechnology. 97(3) : 1005-1016.

Sanglard D., Kuchler K., Ischer F., Pagani J. L., Monod M. & Bille J. (1995) Mechanisms of resistance to azole antifungal agents in *Candida albicans* isolates from AIDS patients involve specific multidrug transporters. Antimicrobial agents and chemotherapy. 39(11) : 2378-2386.

Saravanakumar D., Ciavorella A., Spadaro D., Garibaldi A. & Gullino M. L. (2008) *Metschnikowia pulcherrima* strain MACH1 outcompetes *Botrytis cinerea*, *Alternaria alternata* and *Penicillium expansum* in apples through iron depletion. Postharvest Biology and Technology. 49(1) : 121-128.

Scheffer R. J. (1983) Biological control of Dutch elm disease by *Pseudomonas* species. Annals of Applied Biology. 103(1) : 21-30.

Schloss P. D. & Handelsman J. (2003) Biotechnological prospects from metagenomics. Current opinion in biotechnology. 14(3) : 303-310.

Schneider A. & Huyghe C. (2015) Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires. Editions Quae.

Schroth M. N. & Hancock J. G. (1982) Disease-suppressive soil and root-colonizing bacteria. Science. 216(4553) : 1376-1381.

Schwartz M. W. & Hoeksema J. D. (1998) Specialization and resource trade : Biological markets as a model of mutualisms. Ecology. 79(3) : 1029-1038.

Seitz L.M., Sauer D.B., Mohr H.E. & Aldis D.F. (1982) Fungal growth and dry matter loss during bin storage of high-moisture corn. Cereal Chem. 59 : 9-14.

- Shapira R., Ordentlich A., Chet I. & Oppenheim A. B. (1989)** Control of plant diseases by chitinase expressed from cloned DNA in *Escherichia coli*. *Phytopathology*. 79(11) : 1246-1249.
- Siddiqui Z. A. (2005)** PGPR : Prospective biocontrol agents of plant pathogens. In : PGPR biocontrol and biofertilization . 111-142p.
- Singh H. B. (2014)** Management of plant pathogens with microorganisms. *Proc Indian Natl Sci Acad*. 80(2) : 443-454.
- Singh H. B., Ahmad A., Srivastava S. & Nautiyal C. S. (2007)** A synergistic composition useful as bioinoculant.
- Sivasakthi S., Usharani, G. & Saranraj P. (2014)** Biocontrol potentiality of plant growth promoting bacteria (PGPR)-*Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* : A review. *African journal of agricultural research*. 9(16) : 1265-1277.
- Smith J. L., & Paul E. A. (1990)** The significance of soil microbial biomass estimations. *Soil biochemistry*. 6 : 357-396.
- Spadaro D., Ciavorella A., Dianpeng Z., Garibaldi A. & Gullino M. L. (2010)** Effect of culture media and pH on the biomass production and biocontrol efficacy of a *Metschnikowia pulcherrima* strain to be used as a biofungicide for postharvest disease control. *Canadian journal of microbiology*. 56(2) : 128-137.
- Spurr Jr H. W. (1994)** The microbial ecology of fruit and vegetable surfaces : Its relationship to postharvest biocontrol. *Biological control of postharvest diseases-theory and practice*.
- Stengel P. (1990)** Caractérisation de l'état structural du sol. Objectifs et méthodes. *Les Colloques de l'INRA*. 53 : 15-36.
- Stern R., Ben-Hur M. & Shainberg I. (1991)** Clay mineralogy effect on rain infiltration, seal formation and soil losses. *Soil Science*. 152(6) : 455-462.
- Swadling I. R. & Jeffries P. (1998)** Antagonistic properties of two bacterial biocontrol agents of grey mould disease. *Biocontrol Science and Technology*. 8(3) : 439-448.

(T)

Tajini F., Trabelsi M. & Drevon J.J. (2012) Comparison between the reference *Rhizobium* CIAT899 and the native *Rhizobium* et 112a3 for some nitrogen fixation parameters in common bean *Phaseolus vulgaris* L. under water stress.

Talley S. M., Coley P. D. & Kursar T. A. (2002) Antifungal leaf-surface metabolites correlate with fungal abundance in sagebrush populations. *Journal of Chemical Ecology*. 28(11) : 2141-2168.

Tariq M. I., Afzal S., Hussain I. & Sultana N. (2007) Pesticides exposure in Pakistan : A review. *Environment international*. 33(8) : 1107-1122.

Thajuddin N. (2011) Fungicides : Beneficial and Harmful Aspects. BoD–Books on Demand.

Thakur M. & Sohal B. S. (2013) Role of elicitors in inducing resistance in plants against pathogen infection : A review. *International Scholarly Research Notices*.

Thayer PL, Stall RE. (1961) A survey of *Xanthomonas vesicatoria* resistance to streptomycin. *Proc. Fla. Hortic. Soc.* 75 : 163-65.

Trisuwan K., Rukachaisirikul V., Borwornwiriyan K., Phongpaichit S., Sakayaroj J. (2014) Benzopyranone, Benzophenone, and Xanthone Derivatives from the Soil Fungus *Penicillium citrinum* PSU-RSPG95. *Tetrahedron Lett.* 55 : 1336-1338.

(U)

Uren N. C. (2000) Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants. In : *The rhizosphere*. CRC Press. 35-56p.

(V)

Vallad G. E., Pernezny K. L., Balogh B., Wen A., Figueiredo J. F. L., Jones J. B., ... & Olson S. (2010) Comparison of kasugamycin to traditional bactericides for the management of bacterial spot on tomato. *HortScience*. 45(12) :1834-1840.

Van Loon L. C., Bakker P. & Pieterse C. M. J. (1998) Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. Annual review of phytopathology. 36(1) : 453-483.

Venturi V. & Keel C. (2016) Signaling in the rhizosphere. Trends in plant science. 21(3) : 187-198.

Vincent J.M. & Budge S.P. (1990) Screening for sclerotial mycoparasites of *Sclerotinia sclerotiorum*. Mycological Research. 94 : 607- 612.

(W)

Wan J. S. & Liew E. C. (2020) Genus-level change in aggressiveness with continuous invasions : A phylogenetically-informed Bayesian quantile regression. Biological Invasions. 1-16p.

Wandersman C. & Delepelaire P. (2004) Bacterial iron sources: From siderophores to hemophores. Annu. Rev. Microbiol. 58 : 611-647.

Wang H., Hwang S. F., Chang K. F., Turnbull G. D. & Howard R. J. (2003) Suppression of important pea diseases by bacterial antagonists. BioControl. 48(4) : 447-460.

Warembourg F. R. (1975) Le dégagement de CO₂ dans la rhizosphère des plantes. Bulletin de la Société Botanique de France. 122(2) : 77-87.

Weller D. M. (1988) Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. Annual review of phytopathology. 26(1) : 379-407.

Weller D. M., Landa B. B., Mavrodi O. V., Schroeder K. L., De La Fuente L., Blouin Bankhead S., Allende Molar R., Bonsall R. F., Mavrodi D. V. & Thomashow L. S. (2007) Role of 2, 4-diacetylphloroglucinol-producing fluorescent *Pseudomonas* spp. In the defense of plant roots. Plant biology. 9(1) : 4-20.

Westwood J.H., Charudattan R., Duke S.O., Fennimore S.A., Marrone P., Slaughter D.C., Swanton C., Zollinger R. (2018) Weed Management in 2050: Perspectives on the Future of Weed Science. Weed Sci. 66 : 275-285.

Whipps J. M. & Lynch J. M. (1985) Energy losses by the plant in rhizodeposition. Plant products and the new technology.

Whipps J. M. (1990) Carboneconomy. The rhizosphere. 59-97p.

White R. E. (2006) Principles and Practice of Soil Science The soil as a Natural Resource, Black well Publishing, Malden, 4th Edn. (Vol. 32)

Whitman W. B., Goodfellow M. & Kämpfer P. (2012) Bergey's manual of systematic bacteriology: The *Actinobacteria*. (Vol. 5)

Wieland G., Neumann R. & Backhaus H. (2001) Variation of microbial communities in soil, rhizosphere, and rhizoplane in response to cropspecies, soil type, and crop development. Appl. Environ. Microbiol. 67(12) : 5849-5854.

Wischmeier W. H. & Mannering J. V. (1969) Relation of soil properties to its erodibility. Soil Science Society of America Journal. 33(1) : 131-137.

(Y)

Yang C.H. & Crowley D. E. (2000) Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status. Appl. Environ. Microbiol. 66(1) : 345-351.

(Z)

Zak D. R., Holmes W. E., White D. C., Peacock A. D. & Tilman D. (2003) Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function : Are there any links? Ecology. 84(8) : 2042-2050.

Zhang J, Goyer C, Pelletier Y. (2008) Environmental stresses induce the expression of putative glycine-rich insect cuticular protein genes in adult *Leptinotarsa decemlineata* (Say) Insect Mol Biol. 17 : 209-16.

Zhang N., Yang D., Wang D., Miao Y., Shao J., Zhou X., Xu Z., Li Q., Feng H. & Li S. (2015) Whole transcriptomic analysis of the plant-beneficial rhizobacterium *Bacillus*

amyloliquefaciens SQR9 during enhanced biofilm formation regulated by maize root exudates. BMC genomics. 16(1) : 685.

Zhu F, Liu N. (2008) Differential expression of CYP6A5 and CYP6A5v2 in pyrethroid-resistant house flies, *Musca domestica*. Arch Insect Biochem Physiol. 34 : 147-61.

***<http://www.aps.dz/regions/85037-batna-creation-du-reseau-de-lutte-biologique-integree-en-algerie>.**

Résumé

Le sol rhizosphérique est caractérisé par des populations de microorganismes beaucoup plus importantes (bactéries, actinomycètes, champignons, protozoaires, virus et nématodes) ; l'effet rhizosphère est le processus dynamique résultant d'interactions entre la plante hôte, le sol, les microorganismes telluriques et différentes caractéristiques du milieu. L'extension des cultures intensives a mis l'accent sur la gravité des maladies phytopathogènes car celles-ci affectent négativement les approvisionnements alimentaires mondiaux. Pour faire face à cela, différentes stratégies de lutte ont été mises en place tel que la lutte chimique. Bien que l'utilisation des pesticides soient la stratégie de lutte la plus utilisée, ses effets néfastes sur l'environnement ont encouragé les scientifiques à développer des stratégies alternatives plus durables mettant en œuvre des microorganismes exerçant un effet antagonistes en tant qu'agents de contrôle biologique.

Mots clés : antagonisme, biocontrôle, microorganisme, phytopathogènes, rhizosphère.

Abstract

The rhizospheric soil is characterized by much larger populations of microorganisms (bacteria, actinomycetes, fungi, protozoa, viruses and nematodes); the rhizosphere effect is the dynamic process resulting from interactions between the host plant, the soil, soil microorganisms and different characteristics of the environment. Crop expansion intensifies an emphasis on the severity of plant pathogenic diseases as they negatively affect the global food supply. To deal with this, different control strategies have been implemented such as chemical control. Although the use of pesticides is the most widely used control strategy, its harmful effects on the environment have encouraged scientists to develop alternative, more sustainable strategies involving antagonistic microorganisms as biological control agents.

Keywords : antagonism, biocontrol, microorganism, phytopathogenes, rhizosphere.

