



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



Université des Frères Mentouri Constantine
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

جامعة الاخوة منتوري قسنطينة
كلية علوم الطبيعة والحياة

Département : Microbiologie

قسم : ميكروبيولوجيا

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Ecologie et Environnement

Spécialité : *Ecologie Microbienne*

Intitulé :

L'effet PGPR chez les rhizobiums nodulant les légumineuses ainsi
que chez les non rhizobiums

Le : 21/09/2021

Présenté par : Ahmari Nada

Mesrane Inès

Zaimi Oumnia

Jury d'évaluation :

Présidente du jury : Mme. ALATOU R. (Professeure- UFM Constantine 1).

Rapporteuse : Mme. GACI M. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

Examinatrice : Mme. ARABET D. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

***Année universitaire
2020- 2021***

Remerciements

Nous commençons d'abord par remercier dieu le tout -puissant et miséricordieux de nous avoir donné la force et le courage de terminer nos études et d'atteindre ce stade.

Nous souhaitons exprimer notre gratitude à Madame Gaci Meriem (Maitre de Conférences à UFM Constantine 1), d'avoir bien voulu diriger notre mémoire. Nous la remercions pour ses orientations, ses conseils prodigués, sa patience, sa disponibilité et sa persévérance dans le suivi, sans lesquels nous n'aurions pas pu mener à bien ce travail.

Nous remercions très sincèrement Madame Alatou Radia (Professeure à UFM Constantine 1) d'avoir accepté de présider le jury et Madame Arabet Dallel (Maître de Conférences à UFM Constantine 1) d'avoir accepté d'examiner notre travail.

Nous adressons également nos plus vifs remerciements, à tous les enseignants, qui nous ont donné la base de la Biologie.

Enfin, merci du fond du cœur à toute personne ayant participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Dédicaces

En signe de respect et d'appréciation, je tiens à dédier ce modeste travail :

À ma chère maman Farida, celle qui a le paradis sous ses pieds, et celle qui a été toujours là pour moi dans les moments les plus difficiles de ma vie. Que Dieu la garde pour moi.

À mon cher papa Abdelhafid, l'homme qui a illuminé mon chemin avec ses conseils, celui qui m'a élevé sur la vertu et la morale et m'a comblé de sa bonté et tendresse, celui qui a été un bouclier de sécurité contre les vices du temps, celui qui porte le poids de la vie afin que je ne me sente pas privée. Que Dieu te donne santé et longue vie.

À mon frère Kheireddine, à mes sœurs Manal et Rayan je leur offre un fruit à chaque saison de récolte, et ils me procurent une joie qui transperce le cœur et dessinent un doux sourire sur mes lèvres.

À ma belle-sœur Khadija.

À mes neveux Assil et Djoud.

À mes chères cousines Amina et Fatima.

À mes chères copines Nihed, Imen, Batoul, Asma, Oumnia et Zayneb.

Je dédie ce travail également à tous ceux qui m'ont encouragé et aidé à réaliser ce travail de près ou de loin et qui ont participé à ma réussite.

Inès

Comme marque de reconnaissance, je dédie ce travail :

À mes très chers parents Zaimi Zine ALabidine et Benhafed Saliha, source inépuisable de tendresse, de patience et de sacrifices. Quoique je puisse dire et écrire, je ne pourrais exprimer ma grande affection et ma profonde reconnaissance. En témoignage de tant d'années de sacrifices, de sollicitudes, d'encouragement et de prières, pourriez-vous trouver dans ce travail le fruit de toutes vos peines et tous vos efforts. En ce jour, j'espère réaliser l'un de vos rêves.

À ma chère sœur Ilham et mes chers frères Mouhamed et Moukîm eddin merci de m'avoir encouragé et d'avoir cru en moi.

À mon cher et adorable mari Medjani Nassim. Aucun mot ne peut exprimer mon amour pour toi. Depuis que je t'ai connu, tu n'as pas arrêté de me faire vivre les meilleurs moments de ma vie mais aussi de me soutenir dans les pires. Ton amour pour moi m'a rendu plus forte et a fait de moi la femme la plus heureuse au monde.

À mes beaux-parents Lakhder et Leila, que dieu repose son âme.

*À toute ma grande famille pour son soutien.
Et enfin à tous mes amis, tous ceux que j'aime et tous ceux qui m'aiment*

Oumnia

Je dédie ce modeste travail :

*À mes chers parents « **Wahbi et Habiba** », ma source de vie, d'amour et d'affection. Vous n'avez jamais cessé de sacrifier pour me voir réussir et m'avez donné le courage, la puissance et le soutien tout au long de ma vie. Votre amour à fait de moi ce que je suis aujourd'hui.*

*À mon oncle " **Omar Belaribi**" pour l'encouragement et l'aide qu'il m'a toujours accordé*

*À mes très chers sœurs et mon frère « **Ines, Malek, Loudjaine et Abd Elmouhaimane** »,*

*À mon beau-frère " **feteh eddine** ". Merci d'être là pour moi, vous étiez et vous resterez toujours ma source de force, de joie et de bonheur.*

*À ma petite nièce " **Menna** " notre petit rayon de soleil qui éclaire notre vie*

*À toute ma famille « **AHMARI et BELARIBI** »*

*À mes chères trinômes **Ines et Oumnia** pour leur soutien moral, leur patience et leur compréhension*

*À mes adorables « **Ikram, Besma, Darine et Kfawla** » pour l'encouragement et l'aide qu'elles m'ont toujours accordé. J'ai partagé avec vous des moments inoubliables. Merci d'être là pour moi.*

J'ai vraiment l'honneur de vous avoir dans ma vie et je tiens à vous remercier de tout mon cœur.

Nada

Résumé

La rhizosphère est une zone du sol pénétrée par les racines qui est riche en éléments nutritifs permettant la croissance des microorganismes. Parmi ces microorganismes, « le rhizobium » qui forme une association symbiotique avec les légumineuses. Cette association conduit à la formation d'un petit organe spécialisé appelé « nodule » sur les racines ou parfois sur les tiges des légumineuses. Au sein du nodule, les bactéries peuvent fixer l'azote atmosphérique grâce à leur activité nitrogénase, et le transférer aux plantes sous une forme assimilable. Les rhizobactéries sont définies comme des bactéries présentes dans la rhizosphère connues sous le terme de PGPR « *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* ». Elles interviennent directement ou indirectement dans la croissance des plantes selon plusieurs mécanismes. Ce mémoire est une revue bibliographique des recherches menées sur l'effet PGPR chez les rhizobiums nodulant les légumineuses ainsi que chez les non rhizobiums. Les mécanismes directs sont ceux qui se produisent à l'intérieur de la plante et affectent directement son métabolisme en améliorant la biodisponibilité des éléments nutritifs (azote, phosphate, potassium) et synthétisant des phytohormones (auxine, cytokinine...). De plus, ils permettent l'élongation racinaire grâce à l'activation de l'1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC). Tandis que les mécanismes indirects sont généralement ceux qui se produisent en dehors de la plante. Ils permettent l'inhibition des pathogènes par l'antagonisme en produisant les antibiotiques et les enzymes lytiques, ils augmentent la résistance des plantes contre les agents pathogènes par l'activation de la résistance systémique induite (RSI), Ainsi qu'ils contrôlent la croissance des pathogènes par la compétition pour les éléments nutritifs (compétitions pour le fer...).

Mots clés : Rhizosphère, Plantes, PGPR, Mécanismes directs, Mécanismes indirects.

Abstract

The rhizosphere is an area of the soil penetrated by roots that is rich in nutrients for the growth of microorganisms. Among these microorganisms "the rhizobium", which forms a symbiotic association with legumes. This association leads to the formation of a small specialized organ called a "nodule" on the roots or sometimes on the stems of legumes. Within the nodule, bacteria can fix atmospheric nitrogen through their nitrogenase activity and transfer it to plants in an assimilable form. Rhizobacteria are defined as bacteria present in the rhizosphere known by the term PGPR "Plant Growth Promoting Rhizobacteria". They participate directly or indirectly in the growth of plants according to several mechanisms. This dissertation is a bibliographic review of researches conducted on the PGPR effect on rhizobia nodulating legumes as well as in non-rhizobia. The direct mechanisms are those which occur inside the plant and directly affect its metabolism by improving the bioavailability of nutrients (nitrogen, phosphate, potassium) and synthesizing phytohormones (auxin, cytokinin, etc.). In addition, they allow roots growth through the activation of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC). While the indirect mechanisms are generally those which occur outside the plant. They allow the inhibition of pathogens by antagonism by producing antibiotics and lytic enzymes, they increase the resistance of plants against pathogens by activating induced systemic resistance (ISR), as well as controlling growth pathogens through competition for nutrients (competition for iron, etc.).

Keywords: Rhizosphere, Plants, PGPR, Direct mechanisms, Indirect mechanisms.

ملخص

الريزوسفير هي مساحة من التربة تخترقها الجذور غنية بالمغذيات لنمو الكائنات الحية الدقيقة. من بين هذه الكائنات "الريزوبيوم"، الذي يشكل علاقة تكافلية مع البقوليات. يؤدي هذا الارتباط إلى تكوين عضو متخصص صغير يسمى "عقدة" على الجذور أو أحياناً على سيقان البقوليات. داخل العقدة، يمكن للبكتيريا تثبيت نيتروجين الغلاف الجوي من خلال نشاط النيتروجيناز الخاص بها ونقله إلى النباتات في شكل قابل للاستيعاب. تُعرّف البكتيريا الجذرية على أنها بكتيريا موجودة في منطقة الجذور المعروفة بمصطلح "PGPR البكتيريا الجذرية المعززة لنمو النبات". تتدخل بشكل مباشر أو غير مباشر في نمو النباتات وفقاً لعدة آليات. هذه المذكرة عبارة عن مراجعة بيليوغرافية للبحوث التي تم إجراؤها حول تأثير PGPR عند الريزوبيا على البقوليات وعند غير الريزوبيا. الآليات المباشرة هي تلك التي تحدث داخل النبتة وتؤثر بشكل مباشر على عملية التمثيل الغذائي من خلال تحسين التوافر البيولوجي للعناصر الغذائية (النيتروجين والفوسفات والبوتاسيوم) وتوليف الهرمونات النباتية (أوكسين، سيتوكينين، إلخ). بالإضافة إلى ذلك، فإنها تسمح باستطالة الجذر من خلال تنشيط I-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) في حين أن الآليات غير المباشرة هي تلك التي تحدث بشكل عام خارج النبتة. أنها تسمح بتنشيط الكائنات المسببات للأمراض عن طريق إنتاج المضادات الحيوية والإنزيمات المحللة، وتزيد من مقاومة النباتات ضد مسببات الأمراض عن طريق تنشيط المقاومة الجهازية المستحثة، وكذلك السيطرة على نمو الكائنات المسببة للأمراض من خلال التنافس على العناصر الغذائية (التنافس على الحديد، إلخ).

الكلمات المفتاحية: الريزوسفير، النباتات، PGPR، الآليات المباشرة، الآليات غير المباشرة.

Liste des abréviations

ABA	Acide ABscissique
ACC	1-AminoCyclopropane-1-Carboxylate
AIA	Acide Indole Acétique
APX	Ascorbate PeroXydase
ARA	Activité Réductrice de l'Acétylène
BNF	<i>Biological Nitrogen Fixation</i>
CAT	Catalase
CMCases	Carboxy Méthyl Cellulase.
COV	Composés Organiques Volatils
GR	Glutathion Réductase
HCN	CyaNure d'Hydrogène
LPS	LipoPolySaccharide
NPR	Nodule Promoting Rhizobacteria
OA	Oxilic Acide
ONU	Organisation des Nation Unies
PGPB	Plant Growth Promoting Bacteria
PGPR	Plant Growth Promoting Rhizobacteria
pH	potentiel d'Hydrogène
PHPR	Plant Health-Promoting Rhizobacteria
POX	PerOXydase
PR	Pathogenesis Related
ROS	Reactive Oxygen Species
RSA	Résistance Systémique Acquise
RSI	Résistance Systémique Induite
SOD	Super Oxyde Dismutase

Liste des figures

Figure 01.	Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère	5
Figure 02.	Les interactions au sein de la rhizosphère impliquant la plante et les microorganismes	7
Figure 03.	Schéma montrant que les PGPR affectent directement et indirectement la croissance des plantes.....	14
Figure 04.	Rôle de l'AIA dans l'amélioration de la croissance végétale.....	19
Figure 05.	La phytohormone éthylène affecte un grand nombre de processus dans la croissance et le développement d'une plante	21
Figure 06.	Fonctions biologiques des sidérophores	23
Figure 07.	Mécanisme d'action de l'ACC désaminase sur la production de l'éthylène par la plante sous stress abiotiques	26
Figure 08.	Les différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les rhizobactéries	34

Liste des tableaux

Tableau 01. Classification de Rovira des différentes catégories de rhizodépôts selon leur composition biochimique et leur mode de libération	4
Tableau 02. Termes adoptés pour classer les mécanismes par lesquels les PGPR stimulent la croissance des plantes	15

Table des matières

Remerciements

Dédicaces

Résumé

Abstract

ملخص

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

Table des matières

Introduction 1

Chapitre 1 : Généralités

1	Généralités sur la rhizosphère	3
1.1	Rhizosphère	3
1.1.1	Historique	3
1.1.2	Définition.....	3
1.1.3	Structure et fonction de la rhizosphère	4
1.1.4	Agents influençant sur la rhizosphère	5
1.1.5	Microorganismes bénéfiques associés à la rhizosphère.....	6
2	Communauté rhizosphérique.....	9
2.1	Légumineuse	9
2.1.1	Définition.....	9
2.1.2	Classification des légumineuses	9
2.1.3	Importance et rôle des légumineuses.....	10
2.2	Rhizobium	10
2.2.1	Définition.....	10
2.2.2	Caractères des rhizobiums	11
2.2.3	Symbiose rhizobium-légumineuses.....	11
2.3	Les PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria).....	12

2.3.1	Définition.....	12
2.3.2	Rôle des PGPR	13

Chapitre 2 :Effets directs des PGPR

1	Fixation biologique de l'azote	16
2	Solubilisation du phosphate.....	17
3	Production de phytohormones.....	18
3.1	Auxine	18
3.2	Acide indole-acétique.....	19
3.3	Cytokinine.....	20
3.4	L'acide gibbérellique.....	20
3.5	Ethylène	21
4	Production des sidérophores.....	22
4.1	Définition	22
4.2	Classification des sidérophores.....	22
4.3	Rôles des sidérophores.....	23
5	Solubilisation du potassium.....	24
6	Production d'ACC désaminase.....	24
7	Production de l'enzyme oxalate-oxydase.....	25

Chapitre 3: Effets indirects des PGPR

1	Production d'enzymes lytiques	27
2	Production des antibiotiques	28
3	Résistance aux stress abiotiques	29
4	Production du cyanure d'hydrogène	30
5	Résistance systémique induite.....	31
6	Production des composés organiques volatils.....	34
7	Compétition	35
7.1	Compétition de fer et de sidérophores	35
7.2	Compétition pour l'espace et les nutriments.....	36
	Conclusion.....	38
	Références bibliographiques.....	39

Introduction

L'écosystème tellurique est un important réservoir d'une communauté microbienne complexe et diversifiée, il est responsable d'un ensemble de biotransformation et de transfert des éléments qui se déroule dans la rhizosphère (Kirdi, 2011, Cherif, 2014).

La rhizosphère est un environnement écologique remarquable colonisé par de nombreux microorganismes. Il existe plusieurs associations entre les plantes et les microorganismes (Cherif, 2014). Parmi ces interactions "la symbiose Rhizobium-Légumineuse", c'est une interaction hautement spécifique entre la plante et la bactérie. À la suite de mécanismes complexes de reconnaissance entre les deux organismes, via un dialogue moléculaire notamment, la bactérie induit la formation d'un organe spécialisé appelé « nodule » sur les racines et parfois sur les tiges de la légumineuse. Cet organe permet la fixation de l'azote via le complexe nitrogénase en ammonium. Cette association symbiotique est très diverse et implique de nombreuses espèces chez les deux partenaires. De même, il y a des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes « *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* » (PGPR) desquelles la plante bénéficie de ses effets directs et / ou indirects (Perret *et al.*, 2000, Gibson *et al.*, 2008).

Ce PGPR a un mécanisme direct via la fixation de l'azote, la minéralisation des composés organiques, la dissolution des nutriments minéraux et la production d'hormones végétales pour favoriser l'absorption des nutriments par les plantes ou augmenter l'utilisation des nutriments. Il est très important dans une approche durable et respectueuse de l'environnement pour atteindre une fertilité des sols durable et une croissance indirecte des plantes. Cette approche conduit au développement intensif des PGPR pour réduire la demande de produits agrochimiques, notamment d'engrais et de pesticides, pour améliorer la fertilité des sols, protéger la plante et d'inhiber les phytopathogènes grâce à divers mécanismes indirects, notamment la production d'antibiotiques, la compétition, CyaNure d'Hydrogène (HCN), de sidérophores et d'enzymes lytiques (Rehman *et al.*, 2020).

Ce travail est une revue bibliographique des données actuelles de l'activité PGP qui favorise la croissance et le développement des plantes dans diverses conditions environnementales et modifie l'ensemble de la communauté microbienne de la rhizosphère en produisant diverses substances.

Le premier chapitre donne un aperçu sur la rhizosphère et sa composition rhizosphérique diversifiée (légumineuse, rhizobium...). Le deuxième chapitre donne un aperçu sur les effets directs des PGPR qui se produisent à l'intérieur de la plante. Par contre,

le troisième chapitre donne un aperçu sur les effets indirects des PGPR qui se produisent à l'extérieur de la plante.

Chapitre 1

Généralités

1 Généralités sur la rhizosphère

1.1 Rhizosphère

1.1.1 Historique

En 1904, Lorenz Hiltner bactériologiste du sol et professeur d'agronomie au Collège technique de Munich, a montré le rôle critique des activités microbiennes dans « la rhizosphère » dans la nutrition et la santé générale des plantes. Le terme rhizosphère semble se définir lui-même, mais il n'y a pas d'harmonie totale entre les microbiologistes du sol et les spécialistes des plantes quant à la signification spécifique précise ; Rhizo, ou rhiza (du mot grec) égalant racine est assez simple, mais sphère à de nombreuses expressions, du corps rond à l'environnement social. Cette première utilisation du terme était en référence à la région d'activité bactérienne la plus intense autour des racines des légumineuses. Hiltner a affirmé : « la nutrition des plantes en général dépend certainement de la composition de la flore du sol » (Curl et Truelove, 2012).

1.1.2 Définition

La rhizosphère est l'un des écosystèmes les plus complexes. C'est une niche écologique entre des différents micro-organismes et diverses racines à proximité. Deux éléments essentiels existent pour la croissance des plantes : la présence de lumière et la disponibilité en eau et en nutriments dans le sol. Son volume est variable selon le développement racinaire : il représente entre 0,1 et 1 % du sol global des écosystèmes forestiers et près de 100 % des premiers centimètres des sols prairiaux (Bazot, 2005).

On conclue en général que le rhizoplan qui est la liaison racine/sol et le sol rhizosphérique situé au voisinage direct de la racine et soumis à son influence. La plante y utilise l'eau et les éléments minéraux nécessaires à son développement et à sa croissance, conduisant aussi des modifications importantes du potentiel de l'eau et des concentrations ioniques du sol rhizosphérique (Selami, 2015).

1.1.3 La rhizodéposition

1.1.3.1 Définition

La rhizodéposition est un terme qui détermine l'ensemble des matières organiques issus de la racine. C'est un processus particulièrement actif et, pour reconstituer la réserve organique d'un sol, la présence de prairies est plus efficace que l'enfouissement de résidus végétaux aériens. Il est en outre évalué qu'un à deux différents carbone alloué par la plante

à ses racines est exsudé et métabolisé par les microorganismes rhizosphériques, ce qui représente un flux de carbone correspondant à 10-50 % de ce que la plante photosynthétise, suivant les espèces et les conditions de l'environnement (Cleyet-Marel et Hinsinger, 2000).

1.1.3.2 Composition de la rhizodéposition

Les composés libérés par rhizodéposition sont très diversifiés, indiquant ainsi les capacités de biosynthèse de la plante. La classification des rhizodépôts établie par Rovira (1969) les regroupe en quatre classes en fonction de leur composition (Tableau 1). La rhizodéposition constituent différents substances organiques, certains libérés de façon active (sécrétions, mucilages) d'autres de façon passive (exsudats, lysats, mucigel) (Bazot, 2005).

Tableau 1. Classification de Rovira des différentes catégories de rhizodépôts selon leur composition biochimique et leur mode de libération (Bazot, 2005).

Types de rhizodépôts	
Les exsudats	Composés hydrosolubles de faible poids moléculaire, libérés passivement par les racines vers la solution du sol selon un gradient de concentration. Représentés principalement par des sucres (glucose, fructose, maltose...) des acides aminés, carboxyliques et phénoliques et en moins grande proportion par des vitamines, des régulateurs de croissance, des enzymes et des nucléotides.
Les sécrétions	Composés de poids moléculaire variable, libérés par transport actif. Ce sont notamment des glucides.
Les mucilages	Composés de poids moléculaire élevé. Libérés principalement au niveau des apex voire même des poils absorbants. Représentés par des sucres polymérisés et des protéines.
Le mucigel	Mélange complexe de mucilage, de débris racinaires, bactériens et de particules minérales

1.1.4 Structure et fonction de la rhizosphère

On indique sous le nom de rhizosphère les racines et la zone de sol entourant les racines et étant sous l'influence du métabolisme de la plante (Figure 1). La rhizosphère se

décompose en trois zones : l'endorhizosphère (tissus racinaires), le rhizoplan (surface des racines) et l'ectorhizosphère (sol adhérent aux racines ou sol rhizosphérique) (Lepinay, 2013).

1- **Le rhizoplan** considéré comme une liaison entre racine et sol, c'est la surface de la racine composée des hyphes mycéliens et des colonies bactériennes fortement adhérentes (Maougal, 2014).

2- **L'endorhizosphère** qui signifie l'intérieur de la racine y compris le cortex racinaire, l'épiderme et les poils racinaires) (Balandreau et Knowles, 1978). Il aborde le passage graduel du sol à l'intérieur de la racine : c'est la pénétration des champignons et bactéries dans les cellules du parenchyme cortical de la plante, utilisant ses exsudats sans causer de mort cellulaire (Maougal, 2014).

3- **L'ectorhizosphère** c'est le sol associé à la partie racinaire de la plante (Maougal, 2014).

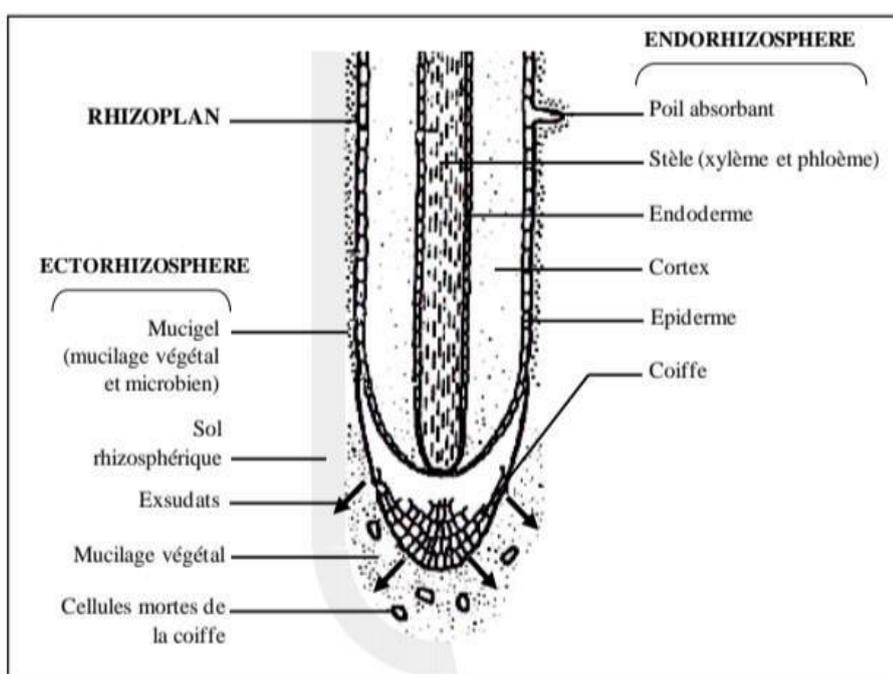


Figure 1. Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère (Lynch, 1983).

1.1.5 Agents influençant sur la rhizosphère

Par leur métabolisme, les micro-organismes composent des éléments biosynthétiques essentiels à leur reproduction. Les substrats disponibles et les conditions de biosynthèse dans un écosystème donné peuvent diversifier selon plusieurs facteurs spécifiques à un biotope. Les facteurs écologiques altérant un écosystème microbien donné sont nombreux et agissent

simultanément. Dans le cas où la biocénose est soumise à des conditions de pH, température, pression osmotique extrême, la sélection s'opère en éliminant quelques individus de la population, affectant par conséquent sa structure (Martins, 2012).

1.1.5.1 pH

La gamme de pH où les micro-organismes ont une croissance optimale est variable selon le type de micro-organisme. L'influence du pH a été vérifiée dans des écosystèmes telluriques ou aquatiques (Chamier, 1987). Sur la pellicule des plantes et des fruits, ce paramètre est plus difficile à mesurer, dû au fait que cet environnement n'est pas sous forme liquide. Cependant, l'excrétion de protons par la plante modifie la composition du milieu externe. De plus, les exsudats pelliculaires ont certainement une activité ionique, ce qui peut en partie déterminer le potentiel hydrogène de la surface extérieure (de Vos *et al.*, 1986). Tous ces mécanismes influent donc sur le pH, et par conséquent sur la croissance des microorganismes dans cet environnement (Martins, 2012).

1.1.5.2 Activité de l'eau

L'effet de l'humidité sur le développement des populations repose sur des principes liés à la quantité d'eau qui peut être apportée à un milieu (Zamora *et al.*, 2006). La disponibilité de cette eau c'est le facteur fondamental pour une croissance microbienne (Martins, 2012).

1.1.5.3 Température

C'est un facteur essentiel dans le développement et la survie des micro-organismes et a été reconnu comme une variable environnemental importante qui agit sur la structure des populations (Pettersson et Bååth, 2003, Bell *et al.*, 2009).

1.1.5.4 Humidité

Les résultats de plusieurs recherches dans différents écosystèmes ont démontré que l'humidité peut augmenter la diversité microbienne (Leyden *et al.*, 1987).

1.1.6 Microorganismes bénéfiques associés à la rhizosphère

Les microorganismes se multiplient malgré des conditions extrêmes qui sembleraient rédhibitoires pour tout organisme, et dans l'ensemble de ses habitats, ils jouent un rôle important dans l'équilibre des cycles biogéochimiques. Cependant, s'il y a un habitat qui a particulièrement été étudié et où les microorganismes jouent un rôle fondamental pour

l'Homme, c'est la rhizosphère. Il a été montré que des interactions se créent entre des communautés de microorganismes et entre les microbes et la plante (Figure 2) (Durand, 2017).

Dans la figure 2, le cadre orange regroupe les phénomènes liés au génotype de la plante : métabolisme des racines, fonctionnement du système immunitaire, et à la composition des exsudats qui influent sur la structure de la communauté de microorganismes de la rhizosphère. Le cadre bleu représente les interactions microbes-microbes, il regroupe les activités des microorganismes variables en fonction des souches qui vont avoir un rôle antimicrobien ou probiotique et donc respectivement inhiber ou améliorer la croissance des autres microorganismes. Finalement, le cadre violet présente les services apportés collectivement par les microorganismes de la rhizosphère : transformation de l'architecture des systèmes racinaires, améliorer l'accumulation de la nutrition et activer les systèmes immunitaires par «*induced systemic resistance/suppression*» (Durand, 2017).

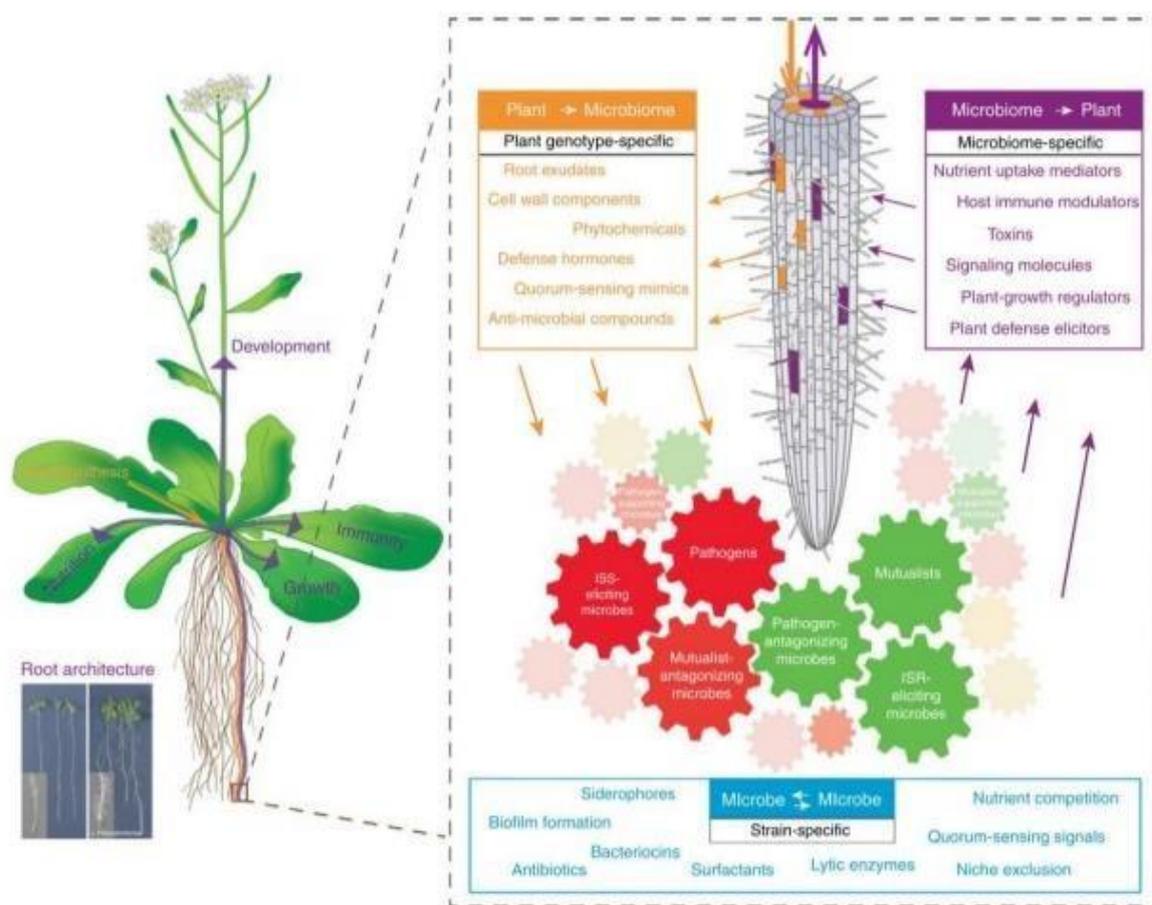


Figure 2. Les interactions au sein de la rhizosphère impliquant la plante et les microorganismes (Pieterse *et al.*, 2016).

Ainsi, les microorganismes colonisant la rhizosphère sont classés, selon les relations qu'ils établissent avec les plantes qui leurs fournissent l'habitat, en trois catégories : les agents pathogènes, les organismes commensaux, et ceux qui sont bénéfiques à la croissance de la plante. Pour les microorganismes bénéfiques on distingue deux grands groupes : ceux établissant une symbiose avec la plante hôte et ceux non symbiotiques vivant librement dans le sol (Mantelin et Touraine, 2004). Les bactéries symbiotiques, impliquent généralement la formation des structures spécialisées comme les nodules sur les racines de la plante hôte, font partie de ce premier groupe et sont qualifiées de « *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* » symbiotique (PGPR) (Penrose et Glick, 2003, Durand, 2017).

Le second groupe présente des bactéries vivant librement dans le sol, à proximité des racines où ils sont mentionnés sous le terme « rhizobactérie » (Vessey, 2003). Ce sont des hétérotrophes typiques qui ont besoin des composés organiques comme source d'énergie. Ils utilisent en effet de nombreux substrats provenant de la plante : les cellules corticales et épidermes des racines qui se détachent, les polysaccharides du mucilage racinaire, les sucres et les acides aminés et organiques des exsudats racinaires. Les rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes, connues sous le terme de PGPR (Beauchamp, 1993). Ces PGPR ont un rôle important dans l'amélioration de la croissance des plantes grâce à leurs modes d'action qui favorisent la croissance des plantes :

- la tolérance au stress abiotique des plantes.
- la fixation des nutriments pour une absorption facile par la plante.
- les régulateurs de croissance des plantes.
- la production de sidérophores.
- la production de composés organiques volatils.
- la production d'enzymes de protection comme la chitinase et l'ACC-déaminase pour la prévention des maladies des plantes (Vejan *et al.*, 2016).

D'autres bactéries « *Plant Growth-Promoting Bacteria* » dites PGPB endophytes sont des bactéries commensales, endophytes non-pathogènes, originaires des communautés de bactéries épiphytes de la rhizosphère et de la phyllosphère stimulant la croissance des plantes, même en absence d'agent pathogène (Durand, 2017).

2 Communauté rhizosphérique

2.1 Légumineuse

2.1.1 Définition

Les légumineuses, caractérisées par un fruit en forme de gousse, représentées par 770 genres et près de 20 000 espèces réparties sur une aire géographique diversifiée (Domergue, 2017). Les légumineuses se distinguent des autres familles botaniques par leur capacité à fixer l'azote atmosphérique (N₂) grâce à l'association symbiotique de ces plantes avec des bactéries rhizosphériques, appelées rhizobiums, abritées dans des nodosités présentes sur leurs racines (Graham et Vance, 2003, Cholez et Magrini, 2014).

Deux principaux types de légumineuses qui jouent un rôle historique important dans la naissance de l'agriculture :

- **Les légumineuses à graines** sont des espèces domestiques dans le croissant fertile. Elles sont utilisées dans les rations alimentaires, qu'il s'agisse des fèves, de la lentille ou du pois. Elles sont caractérisées à la fois par une forte densité énergétique et nutritionnelle. Ces aliments apportent des fibres, des protéines, des hydrates de carbone, des vitamines du groupe B, du fer, du cuivre, du magnésium, du manganèse, du zinc et du phosphore (Duc *et al.*, 2010).
- **Les légumineuses fourragères** sont destinées à l'alimentation animale : luzerne, sainfoin, lotier, trèfle blanc, trèfle violet... Ces plantes peuvent être cultivées seules au sein des prairies artificielles (luzerne ou trèfle) ou en association avec d'autres espèces au sein de prairies permanentes ou temporaires (Cholez et Magrini, 2014).

2.1.2 Classification des légumineuses

Les légumineuses sont des plantes Eudicotylédones appartenant à l'ordre des *Fabales*, la famille des Fabacées (Zhu *et al.*, 2005) qui sont divisées en six sous-familles: *Caesalpinioideae*, *Papilionoideae*, *Dialioideae*, *Duparquetioideae*, *Detarioideae*, *Cercidoideae* (LPWG, 2017).

Les *Papilionoideae* regroupent la plus grande et la plus diversifiée sous-famille avec plus de 12 000 espèces de légumineuses tropicales et tempérées, dont celles présentant un intérêt agronomique majeur comme *Glycine max* (Soja), *Phaseolus vulgaris* (Haricot), *Arachis hypogaea* (Arachide) ou *Medicago sativa* (luzerne) (Zhu *et al.*, 2005).

2.1.3 Importance et rôle des légumineuses

Les légumineuses ou *Leguminosae* se classent au second rang économique après les *Poaceae*. Pour une sensibilisation de leur importance au plan nutritionnel, ainsi qu'agroécologique en faveur d'un maintien d'une agriculture durable et d'une biodiversité face au changement climatique, 2016 a été désignée par l'Organisation des Nations Unies (ONU) comme étant l'année internationale des légumineuses (Domergue, 2017). L'importance des légumineuses découle principalement :

- En agriculture, les légumineuses sont soit cultivées pour leurs graines riches en protéines (Fève, fèverole, soja ...) qui sont utilisées en alimentation humaine et animale, soit pour leur appareil végétatif (luzerne, trèfles, sainfoin) utilisé comme ressource fourragère, soit pour l'industrie agroalimentaire (Cavaillès, 2009).
- En industrie agroalimentaire, certaines légumineuses peuvent être transformées en farine, utilisée pour faire du pain, des beignets, chips etc., ou même utilisées sous forme liquide pour produire des laits, yaourts, et les préparations pour nourrissons (García *et al.*, 1998).

2.2 Rhizobium

2.2.1 Définition

Le terme rhizobium vient du grec Rhiza = racine et bios = vie, il provient de la première appellation au XIXème siècle du premier genre bactérien vivant dans le sol. Les rhizobiums sont des bactéries du sol qui aboutissent à la formation des nodules au niveau des racines et la fixation d'azote atmosphérique. Ils se trouvent dans l'environnement sous deux formes : symbiotique, dans les nodules racinaires des légumineuses, et saprophyte dans l'environnement du sol. À l'intérieur de la racine, ces bactéries se différencient en bactéroïdes fixateurs d'azote. Le rôle principal de rhizobium dans une symbiose est de réduire l'azote en ammoniac directement assimilable par la plante avec la participation d'un complexe enzymatique de nitrogénase (Gawryjolek *et al.*, 2021). Ainsi, les rhizobia (ou rhizobiums) sont utilisés comme engrais biologiques et en tant qu'inoculant dans l'agriculture (Van Kessel et Hartley, 2000). Le terme rhizobium désigne communément les bactéries fixatrices d'azote, symbiotes des légumineuses, alors que “ *Rhizobium* ” est un genre bactérien (Domergue, 2017).

Les rhizobiums appartiennent à la famille des *Rhizobiaceae* comprenant plus de 100 espèces, dont 15 genres appartenant à la classe des alpha-protéobactéries (*Rhizobium*, *Ensifer* (syn. *Sinorhizobium*), *Allorhizobium*, *Pararhizobium*, *Neorhizobium*, *Shinella*, *Mesorhizobium*, *Aminobacter*, *Phyllobacterium*, *Ochrobactrum*, *Methylobacterium*, *Microvirga*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium* et *Devosia*) et trois genres appartenant à la classe des bêta-protéobactéries qui sont *Paraburkholderia*, *Cupriavidus* et *Trinickia* (Andrews et Andrews, 2017, Estrada-de Los Santos *et al.*, 2018).

2.2.2 Caractères des rhizobiums

2.2.2.1 Caractérisation symbiotique

Les critères symbiotiques indiquent la capacité infective, efficiente et compétitive d'une souche donnée. Les caractères symbiotiques sont la base unique de la caractérisation des rhizobiums. L'infectivité d'un rhizobium c'est la capacité de noduler une ou plusieurs légumineuses hôtes de façon spécifique. Elle peut être facilement évaluée par le dénombrement des nodosités formées. L'efficience est la capacité de réduire efficacement l'azote atmosphérique en ammonium. Il y a différentes techniques d'estimation de l'efficience telle que la méthode Kjeldahl, la méthode de l'Activité Réductrice de l'Acétylène (ARA) (Cheriet, 2016).

2.2.2.2 Caractérisation phénotypique

Ce sont des bactéries Gram négatifs, mobiles, non sporulantes, apparaissent en forme de bâtonnet. Ce sont des microorganismes aérobies de petite taille dont la température de croissance optimale est de 28°C et le pH optimal est de 6 à 7 (Miloud, 2018).

2.2.3 Symbiose rhizobium-légumineuses

L'azote est le principal substrat qui limite la croissance végétale, certaines plantes ont réussi à s'affranchir de cette limitation en établissant des relations symbiotiques avec des microorganismes, capables de fixer l'azote atmosphérique via un complexe enzymatique, la nitrogénase qui catalyse la réduction de l'azote atmosphérique en ions ammonium (NH_4^+) assimilables par la plante. La symbiose rhizobium-légumineuse construit une source importante d'ammoniac dans la biosphère. Les espèces de rhizobium ont été étudiées et appliquées comme biofertilisants depuis des décennies dans les légumineuses et les non-légumineuses, en raison de leur potentiel en tant que fixateur d'azote et promoteur de la croissance des plantes dans lequel la plante fournit l'énergie, et le micro-organisme l'azote

assimilable (NH_3) à partir de l'azote atmosphérique (N_2). Elle rapporte autant d'azote que l'industrie mondiale des engrais. Face à une indépendance galopante en engrais azotés pour l'agriculture dite durable. La rotation des cultures avec les légumineuses est indispensable pour économiser les fertilisants chimiques, très coûteux en énergie fossile et contribuant à l'effet de serre via l'émission de grandes quantités d'oxyde nitrique. En effet, les légumineuses cultivées en association avec leurs symbiotes fixent 40 à 60 Mt (Meitnérium) d'azote par an, alors que 3 à 5 Mt d'azote sont fixées par les légumineuses des écosystèmes naturels (Graham et Vance, 2003).

Les facteurs Nod, produits par les rhizobiums en réponse à la présence d'une plante hôte, sont des molécules diffusibles synthétisées et sécrétées spécifiquement au cours de l'établissement de la symbiose. Ces molécules sont de nature lipo-chito-oligosaccharidique. Chaque espèce de rhizobium produit une famille de facteurs Nod spécifiques qui diffère des facteurs Nod d'une autre espèce. Les gènes responsables de la synthèse des facteurs Nod se répartissent en trois classes : (1) les gènes de régulation de la synthèse *nodD*, (2) les trois gènes communs *nodA*, *nodB*, et *nodC* et (3) les gènes spécifiques tels que *nodE*, *nodF*, *nodH*, *noeE* ou *nolL* (Cullimore, 2001).

2.3 Les PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*)

2.3.1 Définition

Le terme PGPR a été introduit pour la première fois à la fin des années 1970 par Kloepper et Schroth. Il est également connu sous les noms de *Nodule Promoting Rhizobacteria* (NPR) les rhizobactéries favorisant les nodules (Bazot, 2005) et *Plant Health-Promoting Rhizobacteria* (PHPR) rhizobactéries favorisant la santé des plantes (Singh, 2018). Les PGPR sont définies comme des bactéries présentes dans la rhizosphère (Benmati, 2014). Sur la base de l'interaction, ils pourraient être distingués en deux types : symbiotique et libre. Le premier type est dû au fait qu'ils vivent à l'intérieur des parties de la plante et ont une source directe d'interaction concernant l'échange de métabolites, tandis que le second vit à l'extérieur. Certaines bactéries symbiotiques résident dans les espaces intercellulaires de la plante tandis que d'autres peuvent s'engager dans une interaction mutualiste comme un moyen de pénétrer à l'intérieur de la cellule végétale (Singh, 2018).

2.3.2 Rôle des PGPR

Les PGPR offrent des applications intéressantes en agriculture, telles que la biofertilisation et la lutte biologique par les biopesticides (Tableau 2), ainsi que des applications en phytoremédiation et d'autres applications environnementales, telles que le reboisement pour améliorer les sols stériles ou chimiquement contaminés (Bashan *et al.*, 2004, Lugtenberg et Kamilova, 2009, Weyens *et al.*, 2009). Leurs effets positifs sur les plantes se font par des mécanismes d'action directs ou indirects (Beauchamp, 1993, Glick, 1995). Somers *et al.* (2004) ont classé les PGPR en biofertilisants (augmentant la disponibilité des éléments nutritifs des plantes), phytostimulateurs (promotion de la croissance par la production des phytohormones), rhizoremédiateurs (dégradent les polluants organiques) et en biopesticides (biocontrôle des agents phytopathogènes (Kirdi, 2011).

Le mécanisme PGP est traditionnellement divisé en mécanisme direct et mécanisme indirect (Figure 3). La différence entre les deux n'est pas toujours évidente. Les mécanismes indirects se produisent à l'extérieur de la plante et les mécanismes directs sont ceux qui se produisent à l'intérieur de la plante et métabolisent directement la plante (Goswami *et al.*, 2016).

En raison des effets directs et indirects des PGPR sur les plantes hôtes, ils se sont avérés être des candidats idéaux pour la formulation et la commercialisation d'inoculants biologiques et de produits microbiens phytoprotecteurs. Cependant, le mode d'action et le mécanisme de PGPR diffèrent selon le type de plante hôte. En outre, certains autres facteurs affectent également le rôle des PGPR, à savoir des facteurs biologiques tels que le génotype de la plante, le stade de développement, le mécanisme de défense de la plante et l'existence d'autres membres de la communauté microbienne et des facteurs abiotiques tels que le type, la composition et l'historique de la gestion du sol et les conditions environnementales générales (Basu *et al.*, 2021).

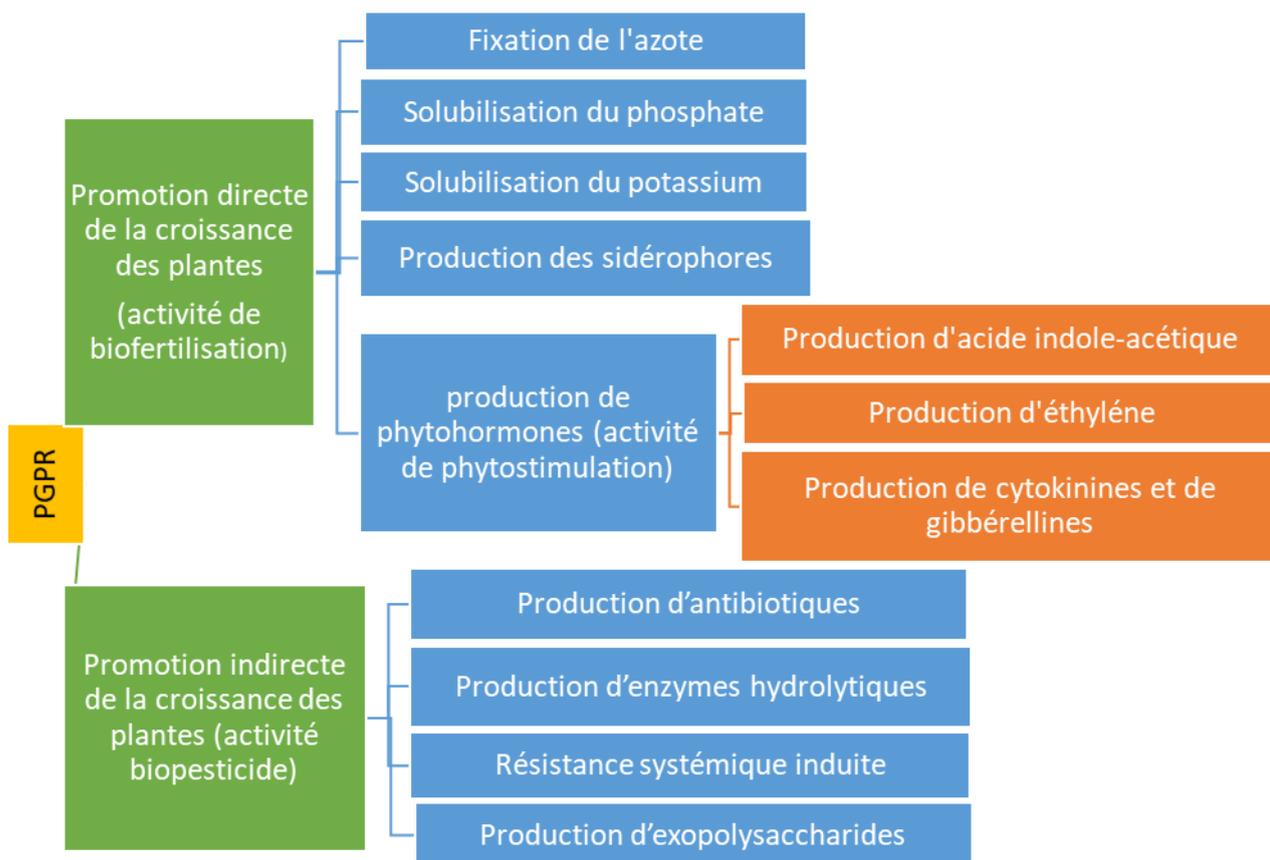


Figure 3. Schéma montrant que les PGPR affectent directement et indirectement la croissance des plantes (Gupta *et al.*, 2015).

Tableau 2. Termes adoptés pour classer les mécanismes par lesquels les PGPR stimulent la croissance des plantes (Riaz *et al.*, 2021).

Termes	Définitions	Mécanismes
Biofertilisant	Une substance contenant des microorganismes, quand elle est appliquée à la semence, la surface de la plante ou au sol, elle colonise la rhizosphère et stimule la croissance végétale par l'amélioration de la nutrition ou la disponibilité des nutriments essentiels à la plante.	<ul style="list-style-type: none"> -Fixation biologique de l'azote. -Solubilisation du phosphore insoluble.
Biopesticide	Microorganismes améliorant la croissance des plantes par le contrôle des agents phytopathogène, principalement par la production des antibiotiques et des métabolites antifongiques.	<ul style="list-style-type: none"> - Production des antibiotiques (sidérophores, HCN, métabolites antifongiques). - Production des enzymes qui dégradent les parois cellulaires des champignons. - Compétitivité à l'encontre des agents phytopathogènes, principalement par la production des antibiotiques et des métabolites antifongiques. - Résistance systémique acquise et induite.

Chapitre 2

Effets directs des PGPR

Les mécanismes directs des PGPR incluent ceux qui affectent l'équilibre des régulateurs de croissance des plantes, soit parce que les microorganismes eux-mêmes libèrent les régulateurs de croissance intégrés dans la plante, soit parce que les microorganismes agissent comme un puits d'hormones libérées par les plantes, qui induisent le métabolisme des plantes, conduisant à une amélioration de sa capacité d'adaptation (Goswami *et al.*, 2016).

Le mode d'action direct du PGPR comprend :

- L'amélioration de la nutrition des plantes et/ou la stimulation de la croissance et du développement en fournissant des phytonutriments (tels que de l'azote fixé ou des minéraux solubles dans le sol comme P, K, Zn, Fe et d'autres nutriments minéraux essentiels).
- Réguler le niveau d'hormones végétales (telles que l'auxine, la cytokinine, la gibbérelline, l'acide abscissique et l'éthylène) pour réguler les plantes (Basu *et al.*, 2021).

1 Fixation biologique de l'azote

L'azote (N) est nécessaire à la synthèse des acides nucléiques, des enzymes, des protéines et de la chlorophylle. C'est un élément important de la croissance des plantes. Bien que 78 % de l'atmosphère soit de l'azote, cette forme gazeuse n'est pas directement assimilable par les plantes. Actuellement, divers engrais industriels à base d'azote sont utilisés pour améliorer la productivité agricole. Cependant, les enjeux économiques, environnementaux et d'énergies renouvelables ont déterminé l'utilisation d'alternatives biologiques. La fixation biologique de l'azote « *Biological Nitrogen fixation* » (BNF) est un processus qui utilise un système enzymatique complexe pour convertir l'azote atmosphérique en azote (tel que l'ammoniac) qui peut être utilisé par les plantes grâce à une série de réactions chimiques entre les procaryotes et les plantes. La BNF représente environ 65 % de l'azote actuellement utilisé en agriculture. Les légumineuses peuvent produire de la BNF et répondre à leurs propres besoins en azote. La majeure partie de l'azote fixé par les légumineuses est récoltée sous forme de grains, tandis que le sol et les cultures ultérieures bénéficient également de l'azote sous forme de résidus de racines et de pousses. La plantation de légumineuses réduit considérablement la demande d'azote provenant de sources externes. Cependant, l'efficacité de la fixation de l'azote des légumineuses varie en fonction du

génotype de l'hôte, de l'efficacité des rhizobiums, des conditions du sol et des facteurs climatiques (Gopalakrishnan *et al.*, 2015). De nombreux types de bactéries se sont avérés liés à la rhizosphère des plantes et contribuent à favoriser la croissance des plantes. La sélection et la propagation des bactéries dans les exsudats racinaires sont effectuées par les plantes. La concentration de bactéries est fonction de la disponibilité des différents types de substances organiques et de leurs concentrations spécifiques. Le choix dépend également de la capacité des microorganismes à utiliser la matière organique comme source de nutriments. Ils ont un mécanisme efficace et spécifique pour l'absorption des nutriments et le décomposent en des formes qui peuvent en faire une source de nutriments. Les bactéries à la surface des racines sont souvent appelées rhizoplane et ont tendance à être plus efficaces que les autres bactéries. Cette interaction mutualiste est le résultat d'une coévolution, le matériel inoculé de microorganismes doit être vérifié pour leur préadaptation. Ils sont également considérés comme un substitut aux engrais chimiques, aux suppléments et aux pesticides, tout en s'avérant efficaces pour réduire les coûts (Singh, 2018).

2 Solubilisation du phosphate

En plus de l'azote, le phosphore (P) reste l'une des principales causes de la réduction de la croissance des plantes. Cela est dû à la forme sous laquelle le P existe. Sa concentration dépend de la matière mère. Les concentrations vont de 140 ppm dans les roches carbonatées à plus de 1000 ppm dans les matériaux volcaniques. Bien que le matériel parental ait un effet de contrôle important sur l'état du P du sol des écosystèmes terrestres, la disponibilité du P dans les plantes est affecté par le pH, le compactage, l'aération, l'humidité, la température, la texture du sol et la matière organique, les résidus de culture, l'étendue des racines des plantes et les sécrétions des exsudats racinaires et les exsudats des microorganismes du sol disponibles. Environ 50% du phosphate dans le sol est sous forme insoluble. Ils existent dans les sols calcaires sous forme de phosphate de calcium. Les phosphates inorganiques existent avec différents éléments tels que les composés d'aluminium ou de fer. Les microorganismes du sol aident à libérer le P pour les plantes qui n'absorbent que le P soluble, tel que le P monobasique (H_2PO_4) et dibasique ($\text{H}_2\text{PO}_4^{2-}$). De manière générale, les microorganismes aident les plantes en utilisant et en transformant différentes formes de P organique (comme le phosphate d'aluminium, le phosphate naturel, etc.) présents dans le sol. Sous une forme inorganique facilement absorbée par les plantes, il peut ensuite être utilisé de manière à favoriser le développement. L'un des mécanismes courants de dissolution du phosphate

implique la sécrétion d'acides organiques, qui sont formés en utilisant les sucres présents dans les exsudats racinaires. Ces acides sécrétés agissent comme de bons agents chélateurs et éliminent les cations Ca^{2+} , puis libèrent le phosphate de divers composés phosphatés présents dans le sol. De plus, ils sont également connus pour leur environnement à faible pH, qui est l'une des caractéristiques de leurs diverses sécrétions (Gopalakrishnan *et al.*, 2015, Singh, 2018).

Les rhizobiums, y compris *R. leguminosarum*, *R. meliloti*, *Mesorhizobium mediterraneum*, *Bradyrhizobium* sp et *B. japonicum* sont les solubilisateurs potentiels du P. Ces bactéries synthétisent des acides organiques de faible poids moléculaire qui agissent sur le P inorganique. Il a été observé que certaines souches bactériennes ont à la fois des capacités de solubilisation et de minéralisation. L'importance de cette capacité de solubilisation du P dans l'amélioration de la croissance des plantes a été démontrée dans les pois chiches et l'orge par *M. mediterraneum* (Singh, 2018).

3 Production de phytohormones

Les phytohormones sont des molécules produites naturellement par les plantes et ont pour effet de stimuler ou d'inhiber la croissance des plantes. Les phytohormones coordonnent les activités métaboliques liées à la croissance des microorganismes dans différents tissus végétaux. Les modifications au niveau des organes, des cellules et des molécules des systèmes racinaires et des tissus végétaux sont déclenchées par les microorganismes bénéfiques et nuisibles de la rhizosphère, par le biais de modifications des équilibres phytohormonaux. De nombreux PGPR existant dans la rhizosphère sécrètent des hormones absorbées par les racines des plantes ou manipulent l'équilibre hormonal des plantes, ce qui régule la croissance des racines et des parties aériennes des plantes et la réponse des plantes au stress. À cet égard, les hormones impliquées comprennent principalement l'auxine, la cytokinine, l'éthylène et une petite quantité de gibbérelline et d'acide indole-acétique (AIA) (Grover *et al.*, 2020).

3.1 Auxine

L'auxine est une phytohormone importante, essentielle au développement et à la croissance des plantes (Tsukanova *et al.*, 2017). C'est l'une des molécules cruciales, régulant directement ou indirectement la plupart des processus végétaux. L'auxine la plus active et la

plus connue dans les plantes est l'acide indole-3-acétique (AIA) (Vejan *et al.*, 2016). Les méristèmes, les jeunes primordiums, les tissus vasculaires et les organes reproducteurs produisent de l'AIA. Elle est ensuite transportée dans la plante par deux voies : une voie passive, dans le phloème avec le flux de sève, et une voie active et directionnelle. Ce deuxième processus est appelé transport polaire d'auxine polaire ; dans les tiges, il se produit de l'apex de la pousse vers la base de la plante (Bohn-Courseau, 2010).

3.2 Acide indole-acétique

L'AIA est l'une des phytohormones les plus importantes produites par les plantes et les PGPR. Elle joue un rôle vital dans les réponses des cellules végétales, notamment la division cellulaire, l'expression des gènes, l'organogenèse, la formation de pigments, le développement des racines, la germination des graines, la résistance des plantes au stress, la réponse tropicale et la photosynthèse (Figure 4). L'AIA peut être utilisée à la fois comme inhibiteur et comme stimulateur. La quantité d'AIA requise pour favoriser la croissance des plantes est fortement influencée par les types de plantes et de bactéries (Rehman *et al.*, 2020).

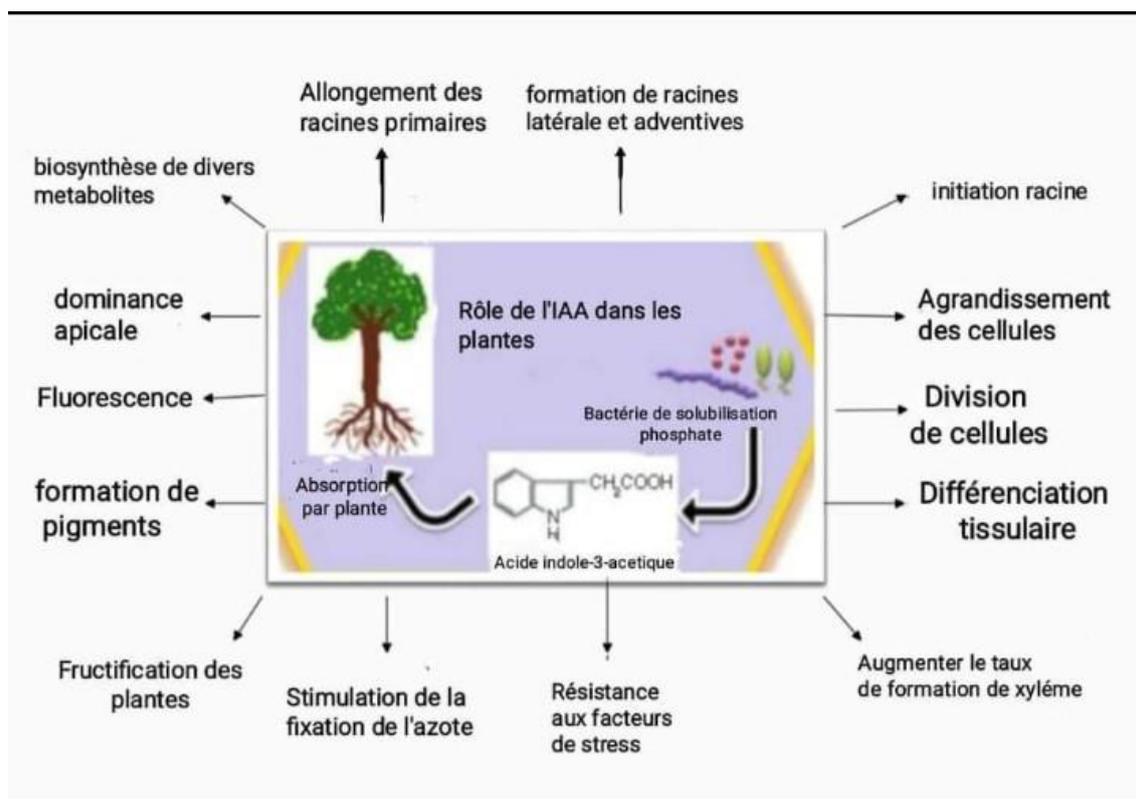


Figure 4. Rôle de l'AIA dans l'amélioration de la croissance végétale (Moustaine *et al.*, 2017).

Diverses espèces bactériennes ont la capacité de produire de l'AIA. Environ 80 % des bactéries qui colonisent la rhizosphère le synthétisent, et la productivité des bactéries Gram-positives est très faible (Loper et Schroth, 1986). Toutefois, l'amélioration de la croissance des plantes par la colonisation racinaire avec des espèces de *Bacillus* et *Paenibacillus* productrices d'AIA est bien connu (Kloepper *et al.*, 2004, Idris *et al.*, 2007).

La biosynthèse de l'AIA est affectée par de nombreux facteurs environnementaux. En particulier, dans des conditions de pH élevé et la présence d'une plus grande quantité de tryptophane, sa production augmente (Spaepen *et al.*, 2009). L'AIA est généralement produit par les PGPR en utilisant des substrats abondants sécrétés par les racines des plantes en tant que métabolites secondaires (Cherif, 2014).

3.3 Cytokinine

En régulant la division et la différenciation cellulaires, elle joue un rôle important dans le développement des plantes et agit régulièrement en synergie avec d'autres phytohormones. L'équilibre entre les niveaux d'auxine et de cytokinine est considéré comme le principal régulateur de l'organogenèse végétale et de la structure racinaire. La cytokinine a un effet inhibiteur sur la croissance des racines. En effet, elle favorise la différenciation cellulaire dans le méristème de la pointe des racines et régule la ramification des racines. Elle peut également réguler les fonctions des racines, y compris le transport des nutriments et l'absorption des protéines. Divers PGPR synthétisent des cytokinines, entraînant une augmentation de la production d'exsudats des racines par la plante, augmentant ainsi l'interaction entre les PGPR et les plantes (Grover *et al.*, 2020).

3.4 L'acide gibbérellique

Le rôle de la gibbérelline se manifeste principalement dans l'allongement cellulaire au niveau du méristème, induisant l'élongation de la tige et la croissance des racines. Les bactéries peuvent produire de la gibbérelline en tant que métabolite secondaire et participer à la voie de signalisation de l'interaction plante-bactérie. Elle gibbérelline aide à stimuler la croissance aérienne et racinaire et à maintenir la structure de la plante. De nombreux PGPR sont connus pour produire de la gibbérelline pour favoriser la croissance des racines et des parties aériennes, augmentant ainsi la vigueur des semis, d'où un meilleur rendement alimentaire (Grover *et al.*, 2020).

3.5 Éthylène

C'est une autre phytohormone connue qui peut réguler de nombreux processus tels que la maturation des fruits, la sénescence des feuilles (Figure 5). De plus, des concentrations élevées d'éthylène peuvent provoquer une défoliation et des processus cellulaires, en inhibant ainsi la croissance des racines et des tiges et la sénescence prématurée, ce qui peut entraîner une baisse des performances de la culture. Les plantes synthétisent le 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC), qui est un précurseur de l'éthylène en réponse à l'exposition à divers types de stress environnementaux, tels que le froid, la sécheresse, les inondations, les infections par des agents pathogènes et la présence des métaux lourds. Les niveaux élevés d'éthylène produit sous stress, empêchent certains processus tels que l'élongation des racines ou la fixation de l'azote chez les légumineuses, et entraînent une augmentation de la production d'éthylène (Vejan *et al.*, 2016).

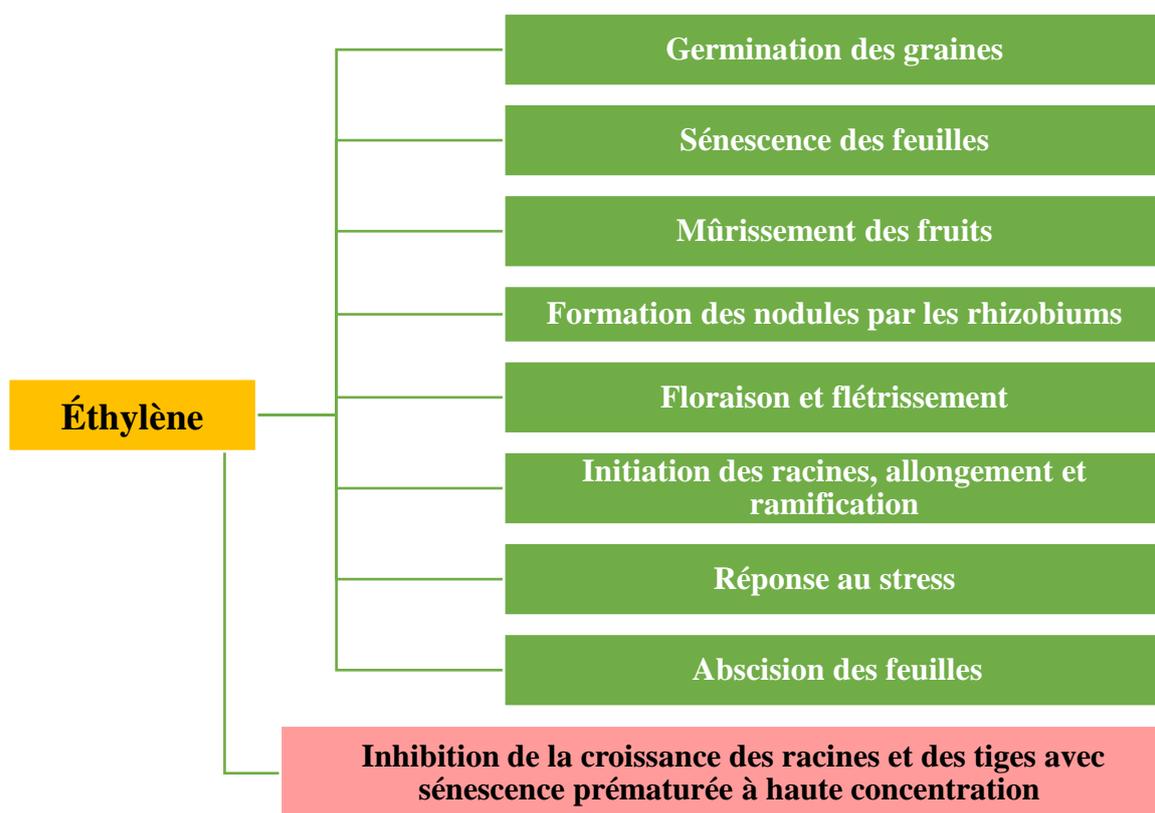


Figure 5. La phytohormone éthylène affecte un grand nombre de processus dans la croissance et le développement d'une plante (Vejan *et al.*, 2016).

4 Production des sidérophores

4.1 Définition

Le mot sidérophore vient du grec, signifiant sideros : fer et phore : porteur. Les sidérophores sont des métabolites secondaires de faible poids moléculaire, compris entre 200 et 2000 Daltons (Neilands, 1995). Ils sont utilisés pour solubiliser les ions ferriques par les microorganismes aérobies. Comme les bactéries, certains champignons, mais aussi les organismes supérieurs (certaines plantes monocotylédones) répondent aux conditions de carence en fer (Ratledge et Dover, 2000). Les quelques exceptions sont les bactéries anaérobies et certaines levures telles que *Saccharomyces cerevisiae*, *Candida albicans* et *Cryptococcus neoformans* (Neilands, 1987, Lesuisse et Labbe, 1989, Howard, 1999). Cependant, ces levures peuvent utiliser des sidérophores produits par d'autres organismes (Neilands, 1987). Les sidérophores sont très importants pour la croissance et la survie des bactéries dans le sol et l'environnement aquatique (Figure 6) (Guerinot, 1994). Dans la rhizosphère, on estime que la concentration de sidérophores varie de quelques micromoles à quelques milli molaires (Hersman *et al.*, 1995). Les sidérophores sont également importants pour la virulence (Ratledge et Dover, 2000).

Le fer est l'un des composants importants de la croissance et du développement des plantes, en particulier la respiration, la fixation de l'azote et la photosynthèse. Bien qu'il existe à la surface de la terre en grand nombre, les plantes l'obtiennent rarement. Dans la nature il existe sous forme de Fe^{3+} qui est hautement insoluble, il ne peut donc pas être absorbé par les plantes. Pour résoudre ce problème, les PGPR sécrètent des sidérophores (Vejan *et al.*, 2016). L'utilisation du sidérophore est l'un des systèmes les plus efficaces chez les bactéries pour l'acquisition du fer (Mezaache, 2012).

4.2 Classification des sidérophores

Plus de 500 composés de structures chimiques différentes ont été définis en tant que sidérophores. Ils sont toujours caractérisés par un, deux ou trois groupes chélatants bidentés et sont généralement oxygénés, ce qui est essentiel pour la formation de complexes octaédriques hexacoordonnés très stables entre les sidérophores et le fer ferrique, qui permettront de capter le fer. D'autre part, les propriétés des groupes chimiques qui chélatent le fer sont très limitées de sorte que les sidérophores peuvent être classés en fonction de leurs

groupes fonctionnels utilisés comme ligands du fer (Winkelmann, 2002, Miethke et Marahiel, 2007). Ces groupements peuvent être : catécholates, hydroxamate, carboxylate ou phénolates. Plus rarement, des hydroxyacides tels que la rhizobiatine ont été trouvés. De fait de la forte oxygénation des groupes chélatants, le Fe^{3+} est plus oxophile que le Fe^{2+} , reste la forme de fer pour laquelle le sidérophore a généralement la plus grande affinité. Mais sont plus fréquemment mixtes (Mezaache, 2012).

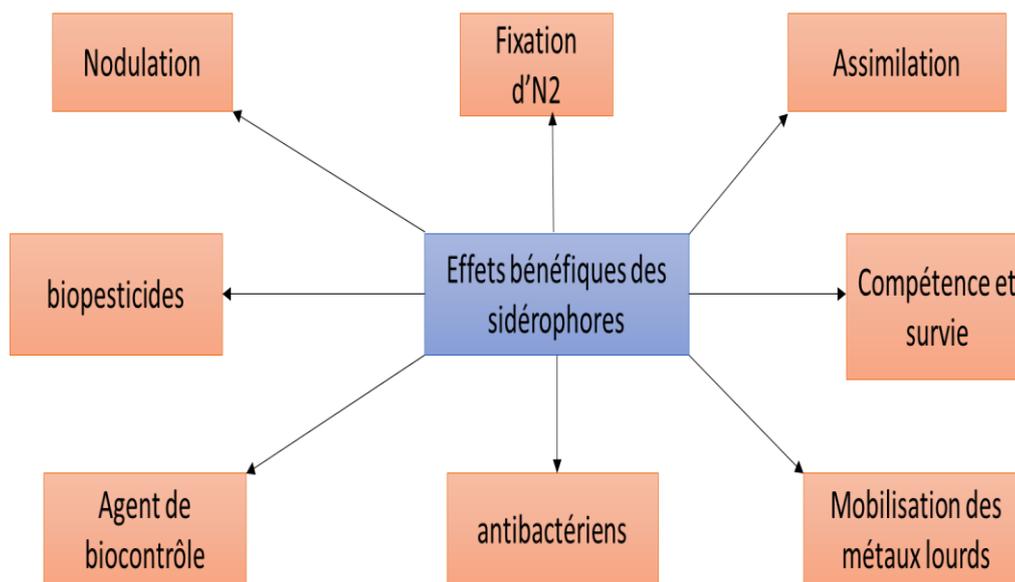


Figure 6. Fonctions biologiques des sidérophores (Moustaine *et al.*, 2017).

4.3 Rôles des sidérophores

Les sidérophores font l'objet d'applications thérapeutiques agronomiques et environnementales dont voici quelques exemples :

Si la surcharge en fer n'est pas traitée, un excès de fer entraînera une augmentation de la formation de radicaux libres, ce qui entraînera des dommages irréversibles aux organes. Certaines pathologies, comme la β -thalassémie ou la drépanocytose, sont traitées par des transfusions régulières induisant à terme une surcharge en fer (Ackrill *et al.*, 1988). Dans ce cas, trois méthodes principales ont été rapportées dans la littérature. La première stratégie utilise des chélateurs ou des métaux antagonistes, qui entrent en compétition avec les sidérophores endogènes pour la chélation du fer. La seconde stratégie utilise des inhibiteurs contre diverses protéines impliquées dans le transport du fer. Enfin, la stratégie dite du «

cheval de Troie » utilise les sidérophores comme vecteur pour favoriser le transport des antibiotiques par les voies de transport sidérophore-dépendantes (Meliani, 2012).

5 Solubilisation du potassium

Le potassium (K) existe dans le sol sous quatre formes, à savoir l'ion K (K^+) dans la solution du sol, en tant que cation échangeable, étroitement retenu à la surface des minéraux argileux et de la matière organique, étroitement retenu ou fixé par les minéraux micacés altérés et existe dans le réseau de certains minéraux contenant K^+ . Cependant, la concentration du K est affectée par l'altération du sol, l'historique des cultures et l'utilisation d'engrais (Kumar et Dubey, 2012).

Le K est le troisième macronutriment essentiel à la croissance des plantes. La concentration du K soluble dans le sol est généralement très faible et plus de 90 % existe sous forme de roches et de silicates minéraux insolubles. En raison d'une application déséquilibrée d'engrais, la carence en K est devenue l'un des principaux facteurs restrictifs dans la production agricole. Sans suffisamment de K, les racines des plantes se rabougriront, se développeront lentement, auront de petites graines et produiront de faibles rendements. Cela se concentre sur la recherche de sources primaires alternatives de K pour que les plantes absorbent et maintiennent le K dans le sol pour soutenir la production agricole. Les rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes peuvent dissoudre la roche de K en produisant et en sécrétant des acides organiques, parmi lesquelles : *Acidithiobacillus ferrooxidans*, *Bacillus edaphicus*, *B. mucilaginosus*, *Burkholderia*, *Paenibacillus* sp et *Pseudomonas*. Ces bactéries libèrent le K sous une forme accessible à partir de minéraux potassiques. Par conséquent, l'utilisation de rhésus pour dissoudre le K afin de promouvoir les plantes en tant qu'engrais biologiques pour l'amélioration agricole peut réduire l'utilisation de pesticides et promouvoir la production agricole écologique (Gupta *et al.*, 2015).

6 Production d'ACC désaminase

Le 1-AminoCyclopropane-1-Carboxylate (ACC) est le précurseur de l'éthylène, une phytohormone bien connue. Une partie de l'ACC est sécrétée dans la rhizosphère et réabsorbée par les racines, où elle est convertie en éthylène. Cette accumulation d'éthylène entraînera une spirale descendante, car une mauvaise croissance des racines réduira la

capacité d'obtenir de l'eau et des nutriments, ce qui à son tour entraînera un stress supplémentaire. Par conséquent, le PGPR, doté de la capacité de dégrader l'ACC de la rhizosphère peut aider à briser ce cercle vicieux et à restaurer un système racinaire sain, ce qui est nécessaire pour faire face à la pression environnementale. Le mécanisme principal des rhizobactéries pour détruire l'éthylène est réalisé par une enzyme appelée 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase. Cette enzyme joue un rôle bien connu dans la régulation de l'hormone végétale éthylène, et joue donc un rôle important dans la croissance et le développement des plantes, sa présence a été largement signalée chez de nombreuses espèces microbiennes (bactéries Gram négatives et Gram positives, endophytes et champignons). Elle est largement étudiée chez de nombreuses espèces bactériennes comme *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Rhizobium* isolés de la rhizosphère de différents sols ou de différentes plantes. L'ACC désaminase peut réduire ou prévenir certains effets nocifs des niveaux élevés d'éthylène. L'ACC désaminase agit sur l'ACC et la dégrade en α -cétobutyrate et en ammonium. L'éthylène est surproduit en réponse aux stress abiotiques et biotiques, provoquant l'inhibition de la croissance des racines, inhibant ainsi la croissance globale des plantes (Figure 7). La synthèse d'éthylène est stimulée par divers facteurs/stress environnementaux qui entravent la croissance des plantes. Ces PGPR ACC désaminase accélèrent la croissance des plantes en régulant la production accélérée d'éthylène en réponse à une variété de stress abiotiques et biotiques, tels que la salinité, l'engorgement, la température, la pathogénicité et les polluants (Kumar et Dubey, 2012).

7 Production de l'enzyme oxalate-oxydase

Le champignon *Sclerotium sclerotium* peut survivre plus de quatre ans, ce qui rend très difficile la gestion des cultures contre l'infection par le champignon de la moisissure blanche. Les premiers stades de l'infection impliquent la production et l'accumulation de grandes quantités d'acide oxalique (AO), qui semble être l'un des déterminants importants de la pathogénicité. Indépendamment de la présence d'agents pathogènes, une fois que l'AO est produit et accumulé, il jouera un rôle clé dans l'apparition des symptômes de maladies similaires. Maxwell et Lumsden (1970) ont découvert que l'AO produit par *S. sclerotiorum* agit en synergie avec les enzymes pectinolytiques et cellulolytiques pour détruire les tissus de l'hôte. L'utilisation de bactéries productrices d'oxydase oxalique pour lutter contre *S. sclerotiorum* est une nouvelle méthode de lutte biologique. Les PGPR qui produisent cette

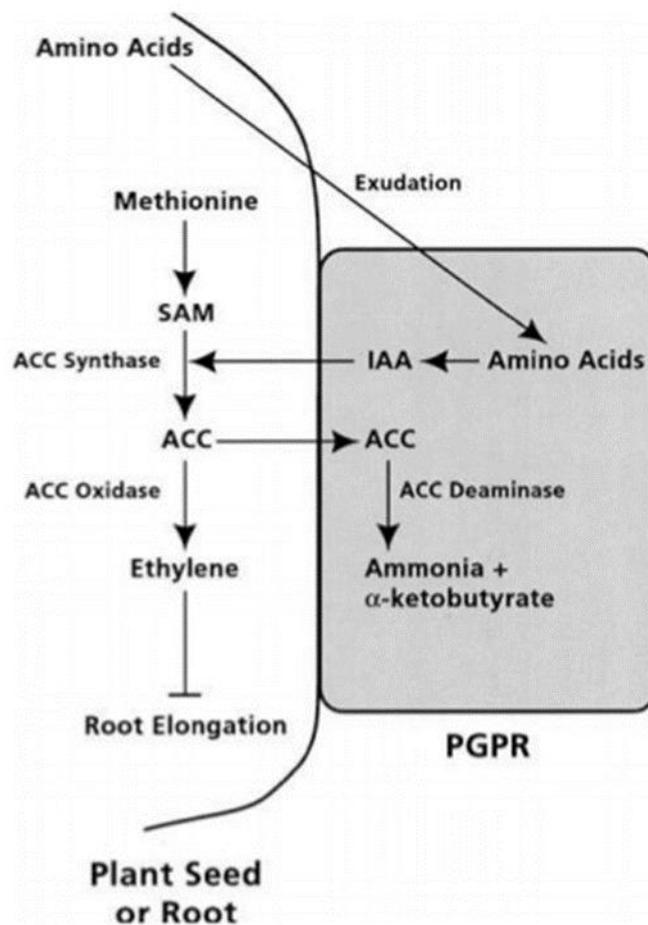


Figure 7. Mécanisme d'action de l'ACC désaminase sur la production de l'éthylène par la plante sous stress abiotiques (Glick *et al.*, 1998).

enzyme sont très utiles pour lutter contre la pourriture de la tige des plantes causée par *S. sclerotiorum*. Dans des conditions de terrain, l'application foliaire de *Bacillus subtilis* a réduit la moisissure blanche dans les haricots blancs. *Erwinia herbicola* et *B. polymyxa* inhibent la croissance de *S. sclerotiorum* *in vitro*. *R. solani* produit également de l'AO et utilise des souches de *Pseudomonas fluorescens* pour la détoxification (Kumar et Dubey, 2012).

Chapitre 3

Effets indirects des PGPR

Les micro-organismes phytopathogènes sont une menace majeure à long terme pour la stabilité, de l'agriculture et des écosystèmes mondiaux durables, qui a bouleversé l'écologie des sols et perturbé l'environnement en réduisant la fertilité du sol et affectant ainsi négativement la santé humaine et contaminant les eaux souterraines. Les PGPR ont une méthode prometteuse, durable et respectueuse de l'environnement qui peut indirectement atteindre une fertilité des sols et une croissance des plantes durables. Cette méthode a inspiré un large éventail d'exploitations des rhizobactéries qui permet de réduire le besoin de produits agrochimiques (engrais et pesticides), en améliorant la fertilité des sols grâce aux divers mécanismes via la production d'antibiotiques, HCN, d'enzymes hydrolytiques etc (Gupta *et al.*, 2015).

1 Production d'enzymes lytiques

Plusieurs mécanismes de biocontrôle ont été étudiés, parmi lesquels l'activité enzymatique qui est un mécanisme utilisé par les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes par la production de certains enzymes tels que : la β -1,3-glucanase, la β -1,4-glucanase, la β -1,6-glucanase, la cellulase, la chitinase, la protéase, l'amylase et la pectinase. (Kumar et Dubey, 2012). Cette production d'enzymes qui présentent une activité hyperparasitaire attaquant les agents pathogènes en sécrétant de l'hydrolase à partir de la paroi cellulaire. Grâce à l'activité de ces enzymes, les PGPR jouent un rôle très important dans la promotion de la croissance des plantes, en particulier pour les protéger des stress biotiques et abiotiques en supprimant les champignons pathogènes dont *Botrytis cinerea*, *Sclerotium rolfsii*, *Fusarium oxysporum*, *Phytophthora* sp., *Rhizoctonia solani*, et *Pythium ultimum* (Gupta *et al.*, 2015).

Les enzymes qui dégradent les β -glucanes sont classées en fonction du type de liaisons β -glucosidiques : β -1,4-glucanases (y compris les cellulases), β -1,3-glucanases et β -1,6-glucanases. Puisque Le β -1,3-glucane est un composant structurel des parois cellulaires des champignons, il est rapporté que la production de β -1,3-glucanase extracellulaire est une activité enzymatique importante dans les agents de lutte biologique (Kumar et Dubey, 2012).

La cellulose est l'un des principaux polysaccharides qui composent les parois cellulaires des plantes (y compris les champignons). De nombreuses bactéries et champignons peuvent produire plusieurs ensembles d'enzymes, collectivement appelés cellulases. Généralement, la production de cellulase bactérienne est constitutive, tandis que la production de cellulase fongique est inductible, c'est-à-dire qu'elle n'est produite qu'en présence de cellulose. La cellulase est divisée en trois types : endoglucanase ou carboxyméthylcellulase (CMCases), exoglucanase ou cellobiohydrolase et glucosidase. Les endoglucanases hydrolysent de manière

aléatoire les liaisons internes β -1,4-D-glycosidiques de la cellulose. Par conséquent, la longueur du polymère diminue rapidement et la concentration en sucres réducteurs augmente lentement. Les exoglucanases hydrolysent la cellulose en éliminant les unités cellobiose des extrémités non réductrices de la cellulose. Par conséquent, en plus du contrôle biologique des agents pathogènes des plantes par la dégradation de la cellulose, les micro-organismes cellulotiques jouent également un rôle important dans la biosphère en recyclant la cellulose (Kumar et Dubey, 2012).

La chitine est hydrolysée par deux enzymes principales : la chitinase et la β -N-acétyl hexosaminidase. Selon les rapports, la chitinase exerce un effet protecteur sur les agents pathogènes fongiques. En plus de leur capacité à attaquer directement les parois cellulaires fongiques, les chitinases libèrent également de l'oligo-N-acétylglucosamine, qui agit comme un inducteur pour activer les réponses liées à la défense dans les cellules végétales. Par conséquent, les préparations à base de chitinase offrent une voie potentielle pour les agents pathogènes des plantes (Kumar et Dubey, 2012).

2 Production des antibiotiques

La sécrétion de substances antibiotiques est un phénomène très courant dans la nature. Les bactéries de la rhizosphère PGPR produisent beaucoup d'antibiotiques. Plusieurs études récentes ont montré que les antibiotiques sont un mode d'action des agents de lutte biologique. En effet, plusieurs auteurs ont rapporté des résultats très encourageants, indiquant que les antibiotiques sont un mode d'action pour la plupart des agents de lutte biologique (Ghadbane, 2014).

La production d'antibiotiques est un critère très important pour mesurer la compétitivité des microorganismes avec d'autres populations de microorganismes (Compant *et al.*, 2005). Elle consiste à lutter contre les phytopathogènes terrestres (Maurhofer *et al.*, 1992). La sélection des souches exécutives de la rhizosphère pour la production d'antibiotiques doit tenir compte des effets du stade de développement de la plante à inoculer et les conditions environnementales de sa rhizosphère. Par conséquent, il est recommandé d'utiliser une série de souches sélectionnées avec les différentes conditions pour améliorer l'efficacité contre plusieurs agents pathogènes des plantes dans différentes conditions de rhizosphère (Picard *et al.*, 2000, Haas et Keel, 2003, Duffy *et al.*, 2004, Pettersson et Bååth, 2004). Il s'agit d'inhiber directement la croissance des agents pathogènes en produisant des métabolites aux propriétés antifongiques et/ou antibiotiques. Il existe plusieurs facteurs : facteurs non biologiques (sources spécifiques

d'oxygène, température, carbone et azote et oligo-éléments), facteurs biologiques (densité cellulaire des plantes hôtes, agents pathogènes, microbiote natif et souches de production) et facteur physiologiques, tels que le quorum sensing. Ils ont a été identifié comme ayant un impact sur les antibiotiques produits par les agents de lutte biologique bactérienne (Dong *et al.*, 2002).

Les souches de *Bacillus subtilis* produisent une variété de métabolites antifongiques efficaces, tels que la zwittermycine-A, la kanosamine (Peypoux *et al.*, 1999), des lipopeptides des familles de la surfactine, de l'iturine et de la fengycine (Peypoux *et al.*, 1999, Rahman *et al.*, 2007) et des enzymes hydrolases qui peuvent dégrader les parois des cellules fongiques (β -1, 3-Glucanase) (Leelasuphakul *et al.*, 2006).

3 Résistance aux stress abiotiques

Les plantes sont exposées à un large éventail de stress environnementaux, tels que les températures élevées, le froid, la sécheresse, la salinité, l'alcalinité, la lumière ultraviolette et l'infection par des agents pathogènes. Le stress abiotique est la principale cause de perte de récolte mondiale, dépassant les 30 %. Parmi ces stress, la salinité est considérée comme l'un des principaux stress abiotiques qui limitent les rendements des cultures en raison de la réduction de la photosynthèse, de la respiration et de la synthèse des protéines. Le sel peut provoquer des troubles nutritionnels chez les plantes, entraînant un manque de plusieurs nutriments et une forte augmentation des niveaux de Na. Le principal effet du stress de la salinité est un stress hyperionique et hyperosmotique, qui peut provoquer un stress oxydatif des plantes dans les cas graves. Le stress oxydatif est à l'origine d'espèces réactives de l'oxygène *Reactive Oxygen Species* (ROS) qui sont nocives pour les plantes. Les ROS tels que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), les ions superoxyde (O_2^-), l'oxygène singulet ($1O_2$), le radical hydroxyle (OH^\cdot) etc. sont des molécules toxiques pour le métabolisme des plantes. Les ROS sont très réactifs et peuvent endommager les biomolécules telles que les lipides, les protéines et les acides nucléiques. Selon plusieurs chercheurs à travers le monde, l'application de PGPR dans les plantes affectées par le sel peut réguler les niveaux tels que le super oxyde dismutase (SOD), la Catalase (CAT), l'Ascorbate Peroxydase (APX), le Glutathion Réductase (GR) etc. Par exemple Wang *et al.* (2012), ont rapporté que l'application d'une souche de PGPR *B. cereus* AR156 sur la tomate (*Lycopersicon esculentum*) sous un tel stress abiotique a montré une augmentation des activités de SOD, Peroxydase (POX) et CAT dans la plante, indiquant probablement une meilleure activation de la défense lorsqu'elle est traitée avec des PGPR. De

plus, les PGPR provoquent une résistance systémique induite (RSI) (la RSI est une capacité de défense développée par la plante lorsqu'elle est stimulée par divers agents, y compris des rhizobactéries) chez les plantes en augmentant la résistance physique et mécanique de la paroi cellulaire et en modifiant les réponses physiologiques et biochimiques de l'hôte. Cela conduit à la synthèse de produits chimiques défensifs tels que la chitinase, la peroxydase et les protéines liées à la maladie. La L-proline (un acide aminé) est aussi une importante molécule marqueur de stress qui s'accumule dans les tissus végétaux sous l'effet de plusieurs stress abiotiques, y compris le stress salin. Son accumulation augmente sous le stress salin, elle protège la structure repliée de la protéine de la dénaturation, stabilise les membranes cellulaires en interagissant avec les phospholipides, agit comme piègeur de radicaux hydroxyles, ou comme source d'énergie et d'azote. En général, la L-proline joue un rôle majeur dans l'ajustement osmotique des plantes (Goswami *et al.*, 2016).

4 Production du cyanure d'hydrogène

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire et fait partie des cyanides. Le HCN produit par PGPR dépend des caractéristiques du sol et des plantes. Il semble n'avoir aucun rôle dans le métabolisme primaire. Il peut être produit directement à partir de la glycine ou de glycosides cyanogènes (Bakker *et al.*, 1987). La glycine est un acide aminé considérée comme le meilleur précurseur de la production des cyanides chez les microorganismes (Askeland *et al.*, 1983).

Certaines rhizobactéries (généralement des bactéries à Gram négatif) peuvent produire le HCN. D'une manière générale, il se forme au début de la période de croissance stable. Le HCN est une substance volatile qui inhibe la croissance des microorganismes. S'il n'est pas éliminé, il aura également un impact négatif sur la croissance et le développement des plantes. Si un excès de HCN est produit, il s'agit d'un inhibiteur efficace de nombreuses enzymes métalliques, en particulier les cytochromes C oxydase contenant du cuivre, et est hautement toxique pour tous les microorganismes aérobies à des concentrations picomolaires élevées (Kumar et Dubey, 2012).

Le HCN inhibe d'abord la transmission des électrons et interrompt l'approvisionnement énergétique des cellules, entraînant la mort des organismes. Il inhibe la fonction normale des enzymes et des récepteurs naturels, un mécanisme d'inhibition réversible, et est également connu pour inhiber l'effet du cytochrome oxydase. De nombreux genres bactériens différents

produisent du HCN, notamment *Alcaligenes*, *Aeromonas*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Rhizobium* (Kumar et Dubey, 2012).

La production de HCN est une caractéristique commune de la flore de *Pseudomonas* présente dans la rhizosphère, indiquant qu'environ 50 % des *Pseudomonas* isolés de la rhizosphère peuvent produire du HCN *in vitro*. Elle est liée au contrôle biologique de la pourriture noire des racines étudiée chez le tabac par les pseudomonades, mais d'autres chercheurs ont observé qu'elle pouvait avoir un effet néfaste sur la croissance des plantes. Le cyanure produit par la souche *Pseudomonas fluorescens* CHA0 a des effets écologiques, car ce métabolite représente une partie de la capacité du contrôle biologique de CHA0 qui inhibe les maladies fongiques des racines des plantes (Kumar et Dubey, 2012).

5 Résistance systémique induite

La Résistance Systémique Acquisée (RSA) et la Résistance Systémique Induite (RSI) sont des mécanismes de réponse des plantes à l'évolution des agents pathogènes en manipulant les caractéristiques physiques et biochimiques de la plante hôte (Kumar et Dubey, 2012). Cette « immunité » est activée après que les plantes perçoivent des molécules dites « élicitrices » produits par les microorganismes bénéficiaires. Ce phénomène implique la reconnaissance par l'hôte d'éliciteurs produits par l'agent inducteur. La RSA est la résistance déclenchée lorsqu'un agent pathogène infecte les plantes, et la RSI est la résistance déclenchée par les PGPR pour protéger les plantes contre les maladies. La RSI semble être la même que la RSA. Lorsque l'inoculum PGPR est appliqué à une plante, les PGPR induisent une résistance contre de nombreux agents pathogènes bactériens dans la plante, cela conduit à une RSI (Rehman *et al.*, 2020).

Van Loon *et al.* (1998) se sont référés au processus de traitement des plantes avec des PGPR pour déclencher les défenses de l'hôte comme réduisant la gravité ou l'incidence des maladies causées par des agents pathogènes qui sont spatialement séparés de l'inducteur. Dans la plupart des cas, les caractéristiques non spécifiques de la résistance induite augmenteront le niveau de base de résistance à plusieurs agents pathogènes en même temps, ce qui est bénéfique dans des conditions naturelles où plusieurs agents pathogènes existent encore. Les PGPR telles que les souches de *Pseudomonas* sont connues pour induire une résistance systémique chez les œillets, tandis que les sidérophores de pseudobactine produits par les souches de *Pseudomonas* induisent une résistance systémique chez le tabac et *Arabidopsis*.

L'émission de signaux nécessaires à la propagation systématique des conditions induit l'expression de mécanismes de défense stricts, qui limitent la pénétration des agents pathogènes dans les tissus végétaux. Les évènements moléculaires liés à la RSI sont de mieux en mieux compris. Par conséquent, la transmission du signal après détection de l'agent infectieux dépend de différentes voies, parmi lesquelles l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène jouent un rôle essentiel (Glazebrook *et al.*, 2003). Cependant, ces voies se pénètrent et interagissent avec d'autres mécanismes pour former un réseau de régulation modulaire qui permet aux plantes d'initier des réponses de défense spécifiques en fonction de la nature de l'agent pathogène, qu'il s'agisse d'un virus, d'une bactérie, d'un champignon, d'un insecte ou d'un nématode (De Vos *et al.*, 2005).

L'expression phénotypique du phénomène de la RSI peut être divisée en quatre étapes principales (Figure 8). Ces étapes sont :

- 1- La perception par la plante des molécules bactériennes responsables de l'élicitation du phénomène,
- 2- La transmission du signal nécessaire à la systémisation du phénomène dans la plante,
- 3- La mise en alerte de la plante au niveau systémique qui, dans la plupart des cas, n'est pas accompagnée de modifications majeures de l'activité transcriptionnelle avant l'attaque du pathogène,
- 4- L'expression du ou des mécanisme(s) de défense sensu stricto induits permettant de limiter voire inhiber la pénétration du pathogène dans les tissus de l'hôte végétal (Cherif, 2014).

– **Les déterminants bactériens de la RSI**

Les éliciteurs produits par les PGPR et impliqués dans la RSI sont moins bien connus, mais les recherches menées les années 2000 ont permis d'identifier plusieurs molécules bactériennes jouant ce rôle (Bakker *et al.*, 2007).

A. Les composants de la surface des cellules

Les flagelles bactériens sont nécessaires pour que les bactéries se déplacent et adhèrent aux racines, ils sont donc importants pour une colonisation efficace (Persello- Cartieaux *et al.*, 2003). Des études ont montré que la flagelline (protéine de soie filamenteuse eubactérienne) des rhizobactéries peut être utilisée comme inducteur de résistance systémique (Meziane *et al.*, 2005), et la capacité d'inducteur du lipopolysaccharide (LPS) de PGPR varie selon les plantes hôtes. Par exemple, *Pseudomonas putida* WCS358 peut induire la RSI dans les haricots, les

tomates et d'autres plantes via le LPS, mais il ne peut pas induire la RSI dans les radis et *Arabidopsis* (Meziane *et al.*, 2005).

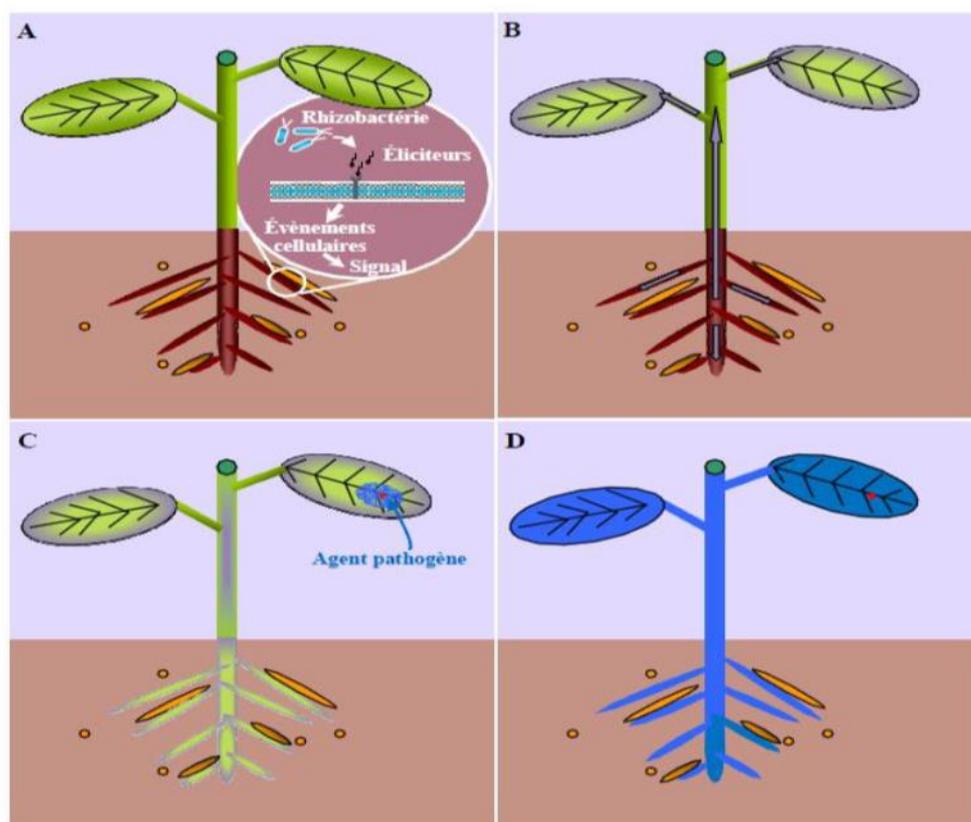


Figure 8. Les différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les rhizobactéries (Cherif, 2014).

La perception de la bactérie par l'hôte végétal via un (des) éliciteur (s) moléculaire(s) est la première étape (A). Suite à ce dialogue moléculaire, il y a émission d'un signal à travers toute la plante menant à un état « induit » systémique alors que la bactérie inductrice ne migre pas (B). Cet état induit n'est que peu perceptible d'un point de vue moléculaire mais permet à la plante de réagir rapidement et de limiter une infection ultérieure d'abord localement autour du site d'attaque (C). Il s'en suit une réaction systémique menant un renforcement de tous les organes qui permet une certaine résistance vis-à-vis d'une agression future (D).

B. Les sidérophores

Les sidérophores produits par les PGPR dans des conditions de carence en fer peuvent déclencher la RSI dans certaines plantes. Les pyoverdines (également connues sous le nom de pseudobactines) et la lapyocheline sont des sidérophores synthétiques dont il a été démontré qu'ils ont l'activité de provoquer la RSI (Bakker *et al.*, 2007).

C. Les antibiotiques

Certains composés synthétisés par les PGPR et isolés à l'origine pour leur activité antifongique sont également des inducteurs de la RSI. Par conséquent, l'effet de l'induction de la pyocyanine RSI lors du traitement des plantes de tomates avec *Pseudomonas aeruginosa*

7NSK2 a été rapporté (Audenaert *et al.*, 2002). D'autre part, certaines bactéries Gram positives, telles que *Bacillus* spp ont prouvé leur capacité à stimuler les mécanismes de défense des plantes, mais en général, la nature de leurs déterminants de la RSI n'est pas claire (Kloepper *et al.*, 2004). Au cours des années passées, les composés organiques volatils, en particulier le 2,3-butanediol, étaient les seuls déterminants du RSI connus chez *Bacillus* (Ping et Boland, 2004).

En effet, l'inoculation des semences avec certaines bactéries agronomiques importantes peut provoquer des modifications structurelles des parois végétales : lignification des parois cellulaires végétales, dépôt de callose, accumulation de composés phénoliques (Ward *et al.*, 1991, Conrath *et al.*, 2015).

L'inoculation des plantes avec des bactéries PGPB peut également provoquer des changements physiologiques et biochimiques, conduisant à la synthèse de protéines et à la production de produits chimiques impliqués dans les mécanismes de défense des plantes : l'accumulation de la protéine PR « *Pathogenesis Related* » (représentant un groupe de protéines produites par les végétaux dont la production est fortement induite lors de l'infection), la synthèse de phytoalexines et la production accrue d'enzymes lytiques (Pieterse *et al.*, 2016).

Pendant longtemps, l'induction d'une résistance systémique s'est avérée efficace pour contrôler les champignons qui affectent les racines des plantes et les parties aériennes (Van Peer *et al.*, 1991, Leeman *et al.*, 1995). Ces mécanismes sont également impliqués dans la lutte contre diverses bactéries et virus (Maurhofer *et al.*, 1992, Boro *et al.*, 2011).

6 Production des composés organiques volatils

La communauté scientifique définit les composés organiques volatils (COV) par un ensemble de caractéristiques. Pour être défini comme un COV, il doit s'agir d'un composé organique de faible poids moléculaire, de pression de vapeur assez élevée pour s'évaporer et entrer en phase gazeuse à température et pression atmosphériques normales (Dicke et Loreto, 2010, Hung *et al.*, 2015). Les COVs ont généralement aussi une faible solubilité dans l'eau et une odeur distincte (Herrmann, 2010). La source de COV peut être d'origine humaine ou biologique (Baghi, 2013).

Les COVs naturels sont des métabolites secondaires principalement émis par les plantes, les insectes et les microorganismes. Toutes les émissions naturelles représentent près de 90 % des émissions totales de COVs (Potard, 2017). L'ammoniac est un inhibiteur de certains microorganismes pathogènes. Il est produit comme intermédiaire dans le catabolisme des acides

aminés dans les exsudats racinaires assimilés par les bactéries. Un autre métabolite secondaire produit par certaines rhizobactéries est le HCN. Bien que le cyanure soit un inhibiteur métabolique général, il est synthétisé, excrété et métabolisé par certains organismes, y compris les bactéries, via une voie de décarboxylation oxydative utilisant la glycine, le glutamate ou la méthionine comme précurseurs (Castric, 1977). Son rôle est d'éviter la prédation ou la concurrence. D'autres composés volatils libérés par le PGPR, le 2,3-butanediol et l'acétoïne améliorent significativement la croissance des plantes en induisant une résistance aux maladies (Ryu *et al.*, 2004).

Les rhizobactéries peuvent produire des COV pour inhiber la croissance des agents pathogènes des plantes du sol tels que les champignons. Parmi eux des terpenoïdes, des phenylpropanoïdes et des dérivés des acides gras (Piechulla et Pott, 2003). Selon Ping et Boland (2004), certains de ces composés volatils sont impliqués dans l'induction d'une résistance systémique des plantes. D'autres substances présentes dans *Arabidopsis* peuvent stimuler la croissance et induire une résistance systémique (Ryu *et al.*, 2004, Montealegre *et al.*, 2003). Montealegre *et al.* (2003) ont démontré l'efficacité des métabolites volatils produits par des rhizobactéries contre *Rhizoctonia solani*.

7 Compétition

Les microorganismes vivant dans la rhizosphère ont une influence compétitive sur l'eau, les nutriments et l'espace, ils établissent parfois des relations étroites avec les plantes pour améliorer leur compétitivité (Hartmann *et al.*, 2009). Ces microorganismes jouent un rôle essentiel dans le développement et l'adaptation écologique de leur hôte. Un mécanisme important permettant aux agents de biocontrôle d'inhiber les microorganismes pathogènes dû à la compétition pour les nutriments et les niches (Shtark *et al.*, 2003).

7.1 Compétition de fer et de sidérophores

Un cas particulier de compétition nutritionnelle concerne la compétition du fer. Les microorganismes ont la capacité de synthétiser des composés qui absorbent les ions ferriques présents dans la rhizosphère, de sorte que les champignons pathogènes ne peuvent pas les utiliser, ce qui entraîne une croissance réduite. Bien que le fer soit l'un des minéraux les plus abondants sur terre. Dans le sol, il ne peut pas être directement assimilé par les microorganismes, car la principale forme de fer ferrique (Fe^{+3}) est une forme prédominante dans la nature et peu soluble (Neilands, 1987). La quantité de fer soluble dans le sol est

beaucoup trop faible soit environ 10-18M à pH 7,4. Pour affirmer la croissance microbienne, les microorganismes du sol sécrètent des molécules de faible poids moléculaire (~ 400-1000 daltons) appelés les sidérophores qui sont des molécules chélatantes des ions Fe^{3+} (Cherif, 2018). L'importance de la synthèse des sidérophores bactériens dans la suppression des agents pathogènes a été démontrée en utilisant des souches transgéniques de PGPR avec surproduction ou inhibition de sidérophores (Buysens *et al.*, 1994, Raaijmakers *et al.*, 1995). L'efficacité de la lutte biologique du sidérophore dans des conditions de terrain est principalement liée à sa capacité à induire une résistance systémique (Preston, 2004). L'utilisation des pores de fer PGPR dans l'élimination du fer peut entraîner un manque de nutriments des agents pathogènes, les rendant incapables de se développer normalement et d'exercer leur pathogénicité sur les plantes (Saharan et Nehra, 2011). Ce processus se fait en présence de faibles concentrations de fer ferrique, ou des souches bactériennes peuvent produire des sidérophores. En se combinant avec des ions Fe^{3+} , il se forme un complexe sidérophore- Fe^{3+} , qui utilise le fer à la surface des cellules bactériennes pour restreindre la formation de récepteurs dépendants, puis les ions Fe^{3+} sont libérés dans le cytoplasme sous forme de Fe^{2+} et deviennent actifs. Les bactéries produisent une forte concentration de sidérophores de haute affinité dans la rhizosphère. Ces bactéries peuvent empêcher le développement des pathogènes fongiques lorsque la concentration en Fe^{3+} est faible, par exemple dans les sols acides (Lugtenberg et Kamilova, 2009).

7.2 Compétition pour l'espace et les nutriments

Les PGPR sont souvent en concurrence avec de nombreux microorganismes nocifs pour l'absorption des nutriments, présents à l'état de traces, ils peuvent donc limiter les agents pathogènes. Lorsqu'il y a un grand nombre de microorganismes non pathogènes dans le sol, ils colonisent rapidement la surface de la plante et consomment les nutriments disponibles. L'utilisation de ce nutriment inhibera le développement des microorganismes pathogènes. Ces mécanismes sont difficiles à étudier dans le système. La compétition nutritionnelle entre les PGPR et les agents pathogènes est l'une des interactions importantes qui soutiennent indirectement la croissance des plantes en inhibant la croissance des agents pathogènes (Rehman *et al.*, 2020).

Dans certains cas, la réduction de la maladie peut être liée à la colonisation extensive de bactéries bénéfiques dans les racines, ce qui réduit le nombre des sites habitables pour les microorganismes pathogènes, réduisant ainsi leur croissance. Cependant, cette corrélation entre l'importance de la population de PGPR pour les racines et la protection observée n'a pas été vérifiée dans certains cas et ne peut donc être considérée comme une règle générale. Il y a eu

de nombreuses discussions sur l'idée que les rhizobactéries à croissance rapide peuvent rivaliser pour les sources de carbone et d'énergie afin d'éliminer les agents pathogènes fongiques. Le PGPR doit être présent dans les racines en quantité suffisante pour avoir un effet bénéfique sur celles-ci. Les plantes peuvent également établir une compétition pour les nutriments de la rhizosphère (Haas et Défago, 2005). En plus du taux de croissance inhérent, d'autres caractéristiques qui améliorent le potentiel de colonisation des souches sont la mobilité (présence d'un flagelle) (Jofré *et al.*, 2004), la chimiotaxie et la disponibilité des composés sécrétés par les racines en tant que sources de carbone et d'azote (Berggren *et al.*, 2001, Gupta Sood, 2003, Grover, 2004).

La compétition spatiale est liée au contrôle biologique du pathogène *Ceratocytis paradoxa*, qui est à l'origine de la pourriture noire de l'ananas. Il a été observé que cette maladie n'est réduite que dans les fruits prétraités avec de l'eau de lavage d'ananas contenant de la levure *Pichia guilliermondii*. Ce traitement permet de réduire la germination des spores, la longueur des germes et le poids sec du pathogène *C. paradoxa* et les résultats montrent que le mode d'action de *P. guilliermondii* serait basé sur la compétition pour l'espace et les nutriments parce qu'on n'a observé aucun effet antagonisme de cette levure lorsqu'elle est appliquée après l'inoculation du pathogène (Reyes *et al.*, 2004).

Conclusion

Ce travail a pour objectif global une étude bibliographique sur l'effet PGPR chez les rhizobium nodulant les légumineuses ainsi que chez les bactéries non rhizobiennes.

On conclut que le sol est un environnement complexe caractérisé par une grande diversité d'organismes notamment les microorganismes. Parmi ces microorganismes, Il existe des bactéries symbiotiques comme celles appartenant au genre *Rhizobium*. Ces bactéries se développent dans les nodosités des légumineuses et permettent également de fixer l'azote atmosphérique et de le restituer sous une autre forme que les plantes peuvent absorber. Par conséquent l'intégration des légumineuses dans une rotation culturale permettra d'améliorer la quantité d'azote biodisponible pour la culture. Il existe aussi un groupe de bactéries communément appelé PGPR. Ces bactéries sont capables de coloniser la rhizosphère des plantes et agissent sur la croissance, la protection et le biocontrôle des plantes par des effets directs et indirects.

Pour les effets directs, ils interviennent dans la stimulation du développement des plantes (phytonutriments : phosphate, azote, potassium...), l'amélioration de la nutrition des plantes et aussi la régulation par les phytohormones. Par contre, les effets indirect jouent un rôle sur l'inhibition et la destruction des pathogènes et des microorganismes nuisibles grâce à la production des antibiotiques, des enzymes lytiques etc. Cela nous mène à penser que ces différents modes d'action peuvent conduire à un meilleur développement des plantes et des meilleurs rendements. Ils peuvent aussi offrir des applications intéressantes en agriculture comme la biofertilisation et la lutte biologique par les bio-pesticides.

Références bibliographiques

- Ackrill, P., Day, J. & Ahmed, R. 1988. Aluminum and iron overload in chronic dialysis. *Kidney international. Supplement*, 24, 163-7.
- Andrews, M. & ANDREWS, M. E. 2017. Specificity in Legume-Rhizobia symbioses. *International Journal of molecular sciences*, 18, 39.
- Askeland, R. A. & Morrison, S. M. 1983. Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Appl Environ Microbiol*, 45, 1802-1807.
- Audenaert, K., De Meyer, G. B. & Höfte, M. M. 2002. Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato to *Botrytis cinerea* and suppresses salicylic acid-dependent signaling mechanisms. *Plant Physiology*, 128, 491-501.
- Baghi, R. 2013. Emissions biogéniques de composés organiques volatils en région méditerranéenne-développement instrumental, mesures et modélisation. Thèse de doctorat en Physique et chimie de l'atmosphère, Université de Toulouse III- Paul Sabatier. 148 p.
- Bakker, A. W., & Schippers, B. 1987. Microbial cyanide production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *Pseudomonas* spp. mediated plant growth-stimulation. *Soil Biology. Biochemistry*, 19, 451-457.
- Bakker, P. A., Pieterse, C. M. & Van Loon, L. 2007. Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*, 97, 239-243.
- Balandreau, J. & Knowles, R. 1978. The rhizosphere. *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology*. Elsevier, 4, 243-268.
- Bashan, Y., Holguin, G. & E, I. 2004. *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Canadian journal of microbiology*, 50, 521-577.
- Basu, A., Prasad, P., Das, S. N., Kalam, S., Sayyed, R., Reddy, M. & EL ENSHASY, H. 2021. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants: recent developments, constraints, and prospects. *Sustainability*, 13, 1140.
- Bazot, S. 2005. Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne* L.). Thèse de doctorat en science, Institut National Polytechnique de Lorraine. 201 p.
- Beauchamp, C. 1993. Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection*, 74, 19-27.
- Bell, C. W., Acosta-Martinez, V., McIntyre, N. E., Cox, S., Tissue, D. T. & zak, J. C. 2009. Linking microbial community structure and function to seasonal differences in soil moisture and temperature in a Chihuahuan desert grassland. *Microbial ecology*, 58, 827-842.
- Benmati, M. 2014. PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.), Université constantine1. 154 p.
- Berggren, I., Van Vuurde, J. & Mårtensson, A. 2001. Factors influencing the effect of deleterious *Pseudomonas putida* rhizobacteria on initial infection of pea roots by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae*. *Applied Soil Ecology*, 17, 97-106.

- Bohn-Courseau, I. 2010. Auxin: a major regulator of organogenesis. *Comptes rendus biologiques*, 333, 290-296.
- Boro, M. C., Beriam, L. O. S. & Guzzo, S. 2011. Induced resistance against *Xanthomonas axonopodis* bv. *passiflorae* in passion fruit plants. *Tropical Plant Pathology*, 36, 74-80.
- Buysens, S., Poppe, J. & Höfte, M. 1994. Role of siderophores in plant growth stimulation and antagonism by *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. Improving plant productivity with rhizosphere bacteria (MH. Ryder, PM. Stephens, GD. Bowen, Eds.).-Proceedings of the third international workshop on plant growth-promoting rhizobacteria Adelaide, Australia, March 7-11, 139-141
- Castric, P. A. 1977. Glycine metabolism by *Pseudomonas aeruginosa*: hydrogen cyanide biosynthesis. *Journal of Bacteriology*, 130, 826-831.
- Cattelan, A., Hartel, P. & Fuhrmann, J. 1999. Screening for plant growth-promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. *Soil Science Society of America Journal*, 63, 1670-1680.
- Cavaillés, E. 2009. La relance des légumineuses dans le cadre d'un plan protéine : quels bénéfices environnementaux. *Etudes & documents*, 15, 44.
- Chamier, A. C. 1987. Effect of pH on microbial degradation of leaf litter in seven streams of the English Lake District. *Oecologia*, 71, 491-500.
- Cheriet, D. 2016. Etude des bactéries symbiotiques de la luzerne (*Medicago ciliaris* L.) fixatrices d'Azote. Thèse de doctorat en science, Université Badji Mokhtar de Annaba (UBMA). 138 p.
- Cherif, H. 2014. Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea agglomerans* isolées de sols. Thèse de doctorat en microbiologie, université ferhat abbas sétif. 162 p.
- Cholez, C. & Magrini, M. B. 2014. Cultiver des légumineuses à graines en pure ou en association avec des céréales: points de vue d'acteurs du système sociotechnique agricole. *Innovations Agronomiques*, 40, 43-59.
- Cleyet-Marel, J. C. & Hinsinger, P. 2000. Le sol milieu vivant, un territoire qui reste à découvrir et à valoriser. *Oléagineux, Corps gras, Lipides*, 7, 490-493.
- Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clément, C., Ait Barka, E. 2005. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. strain PsJN. *Applied & environmental Microbiology*, 71, 1685-1693.
- Conrath, U., Beckers, G. J., Langenbach, C. J. & Jaskiewicz, M.. 2015. Priming for enhanced defense. *Annual Review of Phytopathology*, 53, 97-119.
- Curl, E. A. & Truelove, B. 2012. The rhizosphere, *Springer Science & Business Media*.4, 289.
- De vos, C. R., Lubberding, H. J. & Bienfatt, H. F. 1986. Rhizosphere acidification as a response to iron deficiency in bean plants. *Plant Physiology*, 81, 842-846.
- De Vos, M., Van Oosten, V. R., Van Poecke, R. M., Van Pelt, J. A., Pozo, M. J., Mueller, M. J., Buchala, A. J., Métraux, J.-P., Van Loon, L. C. & Dicke, M. 2005. Signal signature and

- transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18, 923-937.
- Dicke, M. & Loreto, F. 2010. Induced plant volatiles: from genes to climate change. *Trends in plant science*, 15, 115-117.
- Domergue, O. 2017. Diversité fonctionnelle des rhizobia associés à la féverole en agro-écosystème Sud de France. Thèse de Doctorat en science, l'Université de recherche Paris Sciences et Lettres. 232 p.
- Dong, Y.-H., Gusti, A. R., Zhang, Q., Xu, J.-L., Zhang, L. H. J. A. 2002. Identification of quorum-quenching N-acyl homoserine lactonases from *Bacillus* species. *Applied & environmental Microbiology*, 68, 1754-1759.
- Duc, G., Mignolet, C., Carrouée, B. & Huyghe, C. 2010. Importance économique passée et présente des légumineuses : Rôle historique dans les assolements et facteurs d'évolution. *Innovations agronomiques*, 11, 1-24.
- Duffy, B., Keel, C., & Défago, G. 2004. Potential role of pathogen signaling in multitrophic plant-microbe interactions involved in disease protection. *Applied & environmental Microbiology*, 70, 1836-1842.
- Durand, A. 2017. Diversité et caractérisation fonctionnelle des communautés microbiennes inféodées au peuplier et issues d'une friche industrielle enrichie en mercure. Thèse de doctorat en science, Université Bourgogne Franche-Comté. 283 p.
- Estrada-De Los Santos, P., Palmer, M., Chàvez-Ramirez, B., Beukes, C., Steenkamp, E. T., Briscoe, L., Khan, N., Maluk, M., Lafos, M. & Humm, E. J. G. 2018. Whole genome analyses suggests that *Burkholderia sensu lato* contains two additional novel genera (*Mycetohabitans* gen. nov., and *Trinickia* gen. nov.): implications for the evolution of diazotrophy and nodulation in the Burkholderiaceae. *Genes*, 9, 389.
- Garcia, M., Marina, M., Laborda, F. & Torre, M. 1998. Chemical characterization of commercial soybean products. *Food Chemistry*, 62, 325-331.
- Gawryjolek, K., Furtak, K., Grzadziel, J. & Galazka, A. 2021. Identification and characterization of metabolic potential of different strains from genus *Rhizobium*. *Multidisciplinary Digital Publishing Institute Proceedings*, 19.
- Ghadbane, M. 2014. Microflore rhizosphérique de quelques fabacées (légumineuses) endémiques dans les régions de Boussaâda et de Biskra (Algérie). Thèse de doctorat en Biologie végétale, Université Ferhat Abbas Sétif 1. 156 p.
- Gibson, K. E., Kobayashi, H. & Walker, G. C. 2008. Molecular determinants of a symbiotic chronic infection. *The Annual Review of Genetics*, 42, 413-441.
- Glazebrook, J., Chen, W., Estes, B., Chang, H. S., Nawrath, C., Métraux, J. P., Zhu, T. & Katagiri, F. 2003. Topology of the network integrating salicylate and jasmonate signal transduction derived from global expression phenotyping. *The Plant Journal*, 34, 217-228.
- Glick, B. R. 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian journal of microbiology*, 41, 109-117.

- Glick, B. R., Penrose, D. M. & LI, J. 1998. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *Journal of theoretical biology*, 190, 63-68.
- Gopalakrishnan, S., Sathya, A., Vijayabharathi, R., Varshney, R. K., Gowda, C. L. & Krishnamurthy, L. 2015. Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities. *Biotechnologie*, 5, 355-377.
- Goswami, D., Thakker, J. N. & Dhandhukia, P. C. 2016. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). *Cogent Food Agriculture*, 2, 1-19..
- Graham, P. H. & VANCE, C. P. 2003. Legumes: importance and constraints to greater use. *Plant physiology*, 131, 872-877.
- Grover, J. P. 2004. Predation, competition, and nutrient recycling: a stoichiometric approach with multiple nutrients. *Journal of Theoretical Biology*, 229, 31-43.
- Grover, M., Bodhankar, S., Sharma, A., Sharma, P., Singh, J. & Nain, L. 2020. PGPR mediated alterations in root traits: way towards sustainable crop production. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 287.
- Guerinot, M. L. 1994. Microbial iron transport. *Annual review of microbiology*, 48, 743-772.
- Gupta Sood, S. 2003. Chemotactic response of plant-growth-promoting bacteria towards roots of vesicular-arbuscular mycorrhizal tomato plants. *FEMS Microbiology Ecology* 45, 219-227.
- 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. *Microbiologie Biochimologie Technologie*, 7, 96-102.
- Haas, D. & Défago, G. 2005. Biological control of soil-borne pathogens by *fluorescent pseudomonads*. *Nature Reviews Microbiology*, 3, 307-319.
- Haas, D. & Keel, C. 2003. Regulation of antibiotic production in root-colonizing *Pseudomonas* spp. and relevance for biological control of plant disease. *Annual review of Phytopathology*, 41, 117-153.
- Hartmann, A., Schmid, M., Van Tuinen, D., & Berg, G. 2009. Plant-driven selection of microbes. *Plant & Soil*, 321, 235-257.
- Herrmann, A. 2011. The chemistry and biology of volatiles (1 ed). John Wiley & Sons Ltd, 430 p.
- Hersman, L., Lloyd, T. & Sposito, G. 1995. Siderophore-promoted dissolution of hematite. *Geochimica & Cosmochimica Acta*, 59, 3327-3330.
- Howard, D. H. 1999. Acquisition, transport, and storage of iron by pathogenic fungi. *Clinical Microbiology Reviews*, 12, 394-404.
- Hung, R., Lee, S., & Bennett, J. W. 2015. Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 99, 3395-3405.
- Idris, H. A., Labuschagne, N. & Korsten, L. 2007. Screening rhizobacteria for biological control of *Fusarium* root and crown rot of sorghum in Ethiopia. *Biological control*, 40, 97-106.

- Jofré, E., Lagares, A. & Mori, G. 2004. Disruption of dTDP-rhamnose biosynthesis modifies lipopolysaccharide core, exopolysaccharide production, and root colonization in *Azospirillum brasilense*. *FEMS Microbiology Letters*, 231, 267-275.
- Kirdi, B. 2011. Rôle des PGPR «Plant Growth Promoting Rhizobacteria» dans la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites. Mémoire Magister en sciences Agronomiques, Ecole Nationale supérieure agronomique –El Harrach-Alger. 73 p.
- Kloepper, J. W., Ryu, C.-M. et Zhang, S. 2004. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology*, 94, 1259-1266.
- Kumar, P. & Dubey, R. 2012. Plant growth promoting rhizobacteria for biocontrol of phytopathogens and yield enhancement of *Phaseolus vulgaris*. *Current Perspectives in Applied Microbiology*, 1, 6-38.
- Leelasuphakul, W., Sivanunsakul, P., & Phongpaichit, S. 2006. Purification, characterization and synergistic activity of β -1, 3-glucanase and antibiotic extract from an antagonistic *Bacillus subtilis* NSRS 89-24 against rice blast and sheath blight. *Enzyme & Microbial Technology*, 38, 990-997.
- Leeman, M., Van Pelt, J., Den Ouden, F., Heinsbroek, M., Bakker, P. & Schippers, B. 1995. Induction of systemic resistance against Fusarium wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 85, 1021-1027.
- Lepinay, C. 2013. Etude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes au sein de la rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Thèse de doctorat en science, Université de Bourgogne. 263 p.
- Lesuisse, E. & Labbe, P. 1989. Reductive and non-reductive mechanisms of iron assimilation by the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiology*, 135, 257-263.
- Leyben, J. J., Mcginley, K. J., Nordstrom, K. M. & Webster, G. F. 1987. Skin microflora. *Journal of investigative Dermatology*, 88, 65s-72s.
- Loper, J. & Schroth, M. 1986. Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid on root elongation of sugar beet. *Phytopathology*, 76, 386-389.
- Lpwg 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny: *The Legume Phylogeny Working Group (LPWG)*. 66, 44-77.
- Lugtenberg, B. & Kamilova, F. 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual review of microbiology*, 63, 541-556.
- Lynch, J. M. 1983. Soil biotechnology: Microbiological factors in crop productivity, *Blackwell Scientific Publications.*, 2, 133-171.
- Mantelin, S. & Touraine, B. 2004. Plant growth- promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *Journal of experimental Botany*, 55, 27-34.
- Maougal, R. T. 2014. Contribution des phytases bactériennes à l'adaptation de *Phaseolus vulgaris* à la faible disponibilité de phosphore en sols méditerranéens. Thèse de doctorat en sciences, Université des frères mentouri constantine 1. 264 p.

- Martins, G. M. 2012. Communautés microbiennes de la baie de raisin : Incidence des facteurs biotiques et abiotiques. Thèse de doctorat en Sciences, Université de Bordeaux Ségalen (Bordeaux 2). 289 p.
- Maurhofer, M., Keel, C., Schnider, U., Voisard, C., Haas, D. & Defao, G. 1992. Influence of enhanced antibiotic production in *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 on its disease suppressive capacity. *Phytopathology*, 82,190-195.
- Maxwell, D. & Lumsden, R. 1970. Oxalic acid production by *Sclerotinia sclerotiorum* in infected bean and in culture. *Phytopathology*, 60, 1395-1398.
- Melaani, A. 2012. Contribution à l'étude de la diversité écologique et fonctionnelle des *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de doctorat en Microbiologie, Université d'Oran, Algérie. 219 p.
- Mezaache, S. 2012. Localisation des déterminants de la suppression de quelques souches de *Pseudomonas* isolées de la rhizosphère de la pomme. Thèse de doctorat en Microbiologie, Université de Sétif 1 - Ferhat Abbas. 221 p.
- Meziane, H., Van Der Sluis, I., Van Loon, L. C., Höfte, M. & Bakker, P. 2005. Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants. *Molecular Plant Pathology*, 6, 177-185.
- Miethke, M. & Marahiel, M. A. 2007. Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. *Microbiology molecular biology reviews*, 71, 413-451.
- Miloud, Y. 2018. Etude du potentiel bénéfique des souches de *Rhizobium* pour *Medicago truncatula*: symbiose, solubilisation du phosphate et lutte contre la verticilliose. Thèse de doctorat en science, Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP). 248 p.
- Montealegre, J. R., Reyes, R., Pérez, L. M., Herrera, R., Silva, P. & Besoain, X. 2003. Selection of bioantagonistic bacteria to be used in biological control of *Rhizoctonia solani* in tomato. *Electronic Journal of Biotechnology*, 6, 115-127.
- Moustaine, M., Elkahkahi, R., Benbouazza, A., Benkirane, R. & Achbani, E. 2017. Effect of plant growth promoting rhizobacterial (PGPR) inoculation on growth in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and characterization for direct PGP abilities in Morocco. *International Journal of Environment, Agriculture Biotechnology*, 2, 238-708.
- Neilands, J. 1987. Comparative biochemistry of microbial iron assimilation. *Iron transport in microbes, plants & animals*, 3-34.
- Neilands, J. 1995. Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *Journal of Biological Chemistry*, 270, 26723-26726.
- Penrose, D. M. & Glick, B. R. 2003. Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth- promoting rhizobacteria. *Physiologia plantarum*, 118, 10-15.
- Perret, X., Staehelin, C. & Broughton, W. J. 2000. Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiology And Molecular Biology Reviews* 64, 180-201.
- Persello- Cartieaux, F., Nussaume, L., & Robaglia, C. 2003. Tales from the underground: molecular plant-rhizobacteria interactions. *Cell & Environment*, 26, 189-199.

- Pettersson, M. & Baath, E. 2003. Temperature-dependent changes in the soil bacterial community in limed and unlimed soil. *FEMS Microbiology ecology*, 45, 13-21.
- Pettersson, M., Bååth, E. 2004. Effects of the properties of the bacterial community on pH adaptation during recolonisation of a humus soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1383-1388.
- Peypoux, F., Bonmatin, J. M., & Wallach, J. 1999. Recent trends in the biochemistry of surfactin. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 51, 553-563.
- Picard, C., Di Cello, F., Ventura, M., Fani, R., & Guckert, A. 2000. Frequency and biodiversity of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing bacteria isolated from the maize rhizosphere at different stages of plant growth. *Applied & Environmental Microbiology*, 66, 948-955.
- Piechulla, B. & Pott, M. B. 2003. Plant scents—mediators of inter-and intraorganismic communication. *Planta*, 217, 687-689.
- Pieterse, C. M., DE JONGE, R. & BERENDSEN, R. L. 2016. The soil-borne supremacy. *Trends in plant science*, 21, 171-173.
- Ping, L. & Boland, W. 2004. Signals from the underground: bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*, 9, 263-266.
- Potard, K. 2017. Les émissions de composés organiques volatiles (COVs) des sols dans les paysages agricoles : identification des sources et incidences sur la qualité de l'air. Thèse de doctorat en Biologie, Université de Rennes 1. 157 p.
- Preston, G. M. 2004. Plant perceptions of plant growth-promoting *Pseudomonas*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359, 907-918.
- Raaijmakers, J. M., Leeman, M., Van Oorschot, M. M., Van Der Sluis, I., Schippers, B. & Bakker, P. 1995. Dose-response relationships in biological control of fusarium wilt of radish by *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*, 85, 1075-1080.
- Rahman, M. S., Ano, T. & Shoda, M. 2007. Biofilm fermentation of iturin A by a recombinant strain of *Bacillus subtilis* 168. *Journal of Biotechnology*, 127, 503-507.
- Ratledge, C. & Dover, L. G. 2000. Iron metabolism in pathogenic bacteria. *Annual reviews in microbiology*, 54, 881-941.
- Rehman, F., Kallsoom, M., Adnan, M. & Toor, M. 2020. Plant growth promoting rhizobacteria and their mechanisms involved in agricultural crop production. *SunText Review of Biotechnology*, 1, 1-6.
- Reyes, M. E. Q., Rohrbach, K. G., Paull, R. E. 2004. Microbial antagonists control postharvest black rot of pineapple fruit. *Postharvest Biology & Technology*, 33, 193-203.
- Riaz, U., Murtaza, G., Anum, W., Samreen, T., Sarfraz, M. & Nazir, M. Z. 2021. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) as biofertilizers and biopesticides. *Microbiota and Biofertilizers*, 4, 181-196.
- Richardson, A. E. 2001. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Functional Plant Biology*, 28, 897-906.

- Ryu, C.-M., Farag, M. A., Hu, C.-H., Reddy, M. S., Kloepper, J. W. & Paré, P. 2004. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 134, 1017-1026.
- Saharan, B. & Nehra, V. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sciences & Medicine Research*, 21, 30.
- Selami, N. 2015. Etude des Associations Symbiotiques de *Retama monosperma*: Approches Morphologique, Anatomique et Ultrastructurale, Caractérisation moléculaire des Isolats. Thèse de doctorat en Biotechnologie Végétale, University of sciences and technology in Oran. 150 p.
- Shtark, O. Y., Shaposhnikov, A. & Kravchenko, L. J. M. 2003. The production of antifungal metabolites by *Pseudomonas chlororaphis* grown on different nutrient sources. *Microbiology*, 72, 574-578.
- Singh, I. 2018. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) and their various mechanisms for plant growth enhancement in stressful conditions. *European Journal of Biological Research*, 8, 191-213.
- Somers, E., Vanderleyden, J. & Srinivasan, M. 2004. Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Critical reviews in microbiology*, 30, 205-240.
- Spaepen, S., Vanderleyden, J. & Okon, Y. 2009. Plant growth-promoting actions of rhizobacteria. *Advances in botanical research*, 51, 283-320.
- Tsukanova, K., Meyer, J. & Bibikova, T. 2017. Effect of plant growth-promoting Rhizobacteria on plant hormone homeostasis. *South African journal of botany*, 113, 91-102.
- Van Kessel, C. & Hartley, C. 2000. Agricultural management of grain legumes: has it led to an increase in nitrogen fixation? *Field Crops Research*, 65, 165-181.
- Van Loon, L., Bakker, P. & Pieterse, C. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 36, 453-483.
- Van Peer, R., Niemann, G. & Schippers, B. 1991. Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control of Fusarium wilt of carnation by *Pseudomonas* sp. strain WCS 417 r. *Phytopathology*, 81, 728-734.
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S. & Nasrulhaq Boyce, A. 2016. Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability. *Molecules*, 21, 573.
- Vessey, J. K. 2003. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant soil*, 255, 571-586.
- Wang, C., Guo, Y., Wang, C., Liu, H., Niu, D., Wang, Y. & Guo, J. 2012. Enhancement of tomato (*Lycopersicon esculentum*) tolerance to drought stress by plant-growth-promoting rhizobacterium (PGPR) *Bacillus cereus* AR156. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 20, 1097-1105.
- Ward, E. R., Uknes, S. J., Williams, S. C., Dincher, S. S., Wiederhold, D. L., Alexander, D. C., Ahl-Goy, P., Metraux, J. P. & Ryals, J. A. 1991. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *The Plant Cell*, 3, 1085-1094.
- Weyens, N., Van Der Lelie, D., Taghavi, S. & Vangronsveld, J. 2009. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge. *Current opinion in biotechnology*, 20, 248-254.

Winkelmann, G. 2002. Microbial siderophore-mediated transport. *Biochemical Society Transactions*, 30, 691-696.

Zamora, M. C., Chirife, J. & ROLDÁN, D. 2006. On the nature of the relationship between water activity and moisture in honey. *Food control*, 17, 642-647.

Zhu, H., Choi, H. K., Cook, D. R. & Shoemaker, R. C. 2005. Bridging model and crop legumes through comparative genomics. *Plant physiology*, 137, 1189-1196.

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Filière : Ecologie et Environnement

Spécialité : *Ecologie Microbienne*

L'effet PGPR chez les rhizobiums nodulant les légumineuses ainsi que chez les non rhizobiums

Résumé

La rhizosphère est une zone du sol pénétrée par les racines qui est riche en éléments nutritifs permettant la croissance des microorganismes. Parmi ces microorganismes, « le rhizobium » qui forme une association symbiotique avec les légumineuses. Cette association conduit à la formation d'un petit organe spécialisé appelé « nodule » sur les racines ou parfois sur les tiges des légumineuses. Au sein du nodule, les bactéries peuvent fixer l'azote atmosphérique grâce à leur activité nitrogénase, et le transférer aux plantes sous une forme assimilable. Les rhizobactéries sont définies comme des bactéries présentes dans la rhizosphère connues sous le terme de PGPR « *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* ». Elles interviennent directement ou indirectement dans la croissance des plantes selon plusieurs mécanismes. Ce mémoire est une revue bibliographique des recherches menées sur l'effet PGPR chez les rhizobiums nodulant les légumineuses ainsi que chez les non rhizobiums. Les mécanismes directs sont ceux qui se produisent à l'intérieur de la plante et affectent directement son métabolisme en améliorant la biodisponibilité des éléments nutritifs (azote, phosphate, potassium) et synthétisant des phytohormones (auxine, cytokinine...). De plus, ils permettent l'élongation racinaire grâce à l'activation de l'1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC). Tandis que les mécanismes indirects sont généralement ceux qui se produisent en dehors de la plante. Ils permettent l'inhibition des pathogènes par l'antagonisme en produisant les antibiotiques et les enzymes lytiques, ils augmentent la résistance des plantes contre les agents pathogènes par l'activation de la résistance systémique induite (RSI), Ainsi qu'ils contrôlent la croissance des pathogènes par la compétition pour les éléments nutritifs (compétitions pour le fer...).

Mot clés : Rhizosphère, Plantes, PGPR, Mécanismes directs, Mécanismes indirects.

Membre du jury :

Présidente du jury : Mme. ALATOU R. (Professeure- UFM Constantine 1).

Rapporteuse : Mme. GACI M. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

Examinatrice : Mme. ARABET D. (Maître de Conférences- UFM Constantine 1).

**Présentée par : Ahmari Nada
Mesrane Ines
Zaimi Oumnia**

**Année universitaire :
2020-2021**