



Université Constantine 1 Frères Mentouri
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

جامعة قسنطينة 1 الإخوة منتوري
كلية علوم الطبيعة والحياة

Département : Microbiologie

قسم : الميكرو بيولوجيا

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

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Microbiologie Appliquée

N° d'ordre :

N° de série :

Intitulé :

**Caractérisation des traits promoteurs de croissance des plantes chez
douze souches bactériennes en conditions normales et en conditions de
stress salin**

Présentée par : ZEBILAH Selssabila

Le : 25/06/2025

NOUI Imen

DJEBOURI Menal

Jury d'évaluation :

Président : Mr. BOUDEMAGH Allaouaeddine (Professeur - U Constantine 1 Frères Mentouri).

Encadrante : Dr. BOUFERCHA Oumeima (MCB - U Constantine 1 Frères Mentouri).

Examinatrice : Dr. ABDELAZIZ Ouided (MCA - U Constantine 1 Frères Mentouri).

Année universitaire
2024 - 2025

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, nous tenons à remercier Dieu, le Tout-Puissant et Miséricordieux, qui nous a donné la force, le courage et la patience nécessaires pour mener à bien ce modeste travail

Nous adressons nos remerciements les plus chaleureux à notre encadrante, Dr. BOUFERCHA Oumeima, pour son accompagnement et sa direction tout au long de la réalisation de ce mémoire. Nous lui sommes profondément reconnaissantes pour sa disponibilité constante, ses conseils pertinents et ses idées originales qui ont grandement enrichi ce travail.

Nos vifs remerciements vont également aux membres du jury, Pr. BOUDEMAGH Allaoueddine et Dr. Abdelaziz Wided, pour leur présence, leur évaluation rigoureuse et leurs remarques constructives, qui ont apporté une réelle valeur ajoutée à ce mémoire.

Nous exprimons notre sincère gratitude au Pr. BENHIZIA Yacine, qui nous a accueillis au sein de son laboratoire de biologie moléculaire et cellulaire.

Toute notre reconnaissance va également à Mme. HARRAT W., directrice de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), ainsi qu'à Dr. ZAAMOUCI Ahlem, pour leur précieuse contribution qui a largement facilité la réalisation de ce mémoire.

Nous remercions chaleureusement l'ensemble des enseignants pour leur engagement, leur bienveillance et leur rigueur, qui ont fortement marqué notre parcours académique.

Nous exprimons toute notre affection et notre profonde gratitude à nos chers parents, dont le soutien inconditionnel, les encouragements constants et la présence bienveillante ont été pour nous une source essentielle de motivation.

Enfin, mille mercis à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à l'aboutissement de ce travail.

DÉDICACE

Tout d'abord, je tiens à remercier le Bon Dieu de m'avoir donné le courage et la patience nécessaires pour réaliser ce modeste travail.

En ces moments précieux, je souhaite dédier ce travail, fruit de labeur et de persévérance, à
:

Ma douce mère, Assia

Celle qui m'a inondée de tendresse et d'espoir, source d'un amour inépuisable, au cœur rempli de douceur. À toi, maman, qui m'as bénie par tes prières.

Mon tendre père, Mohamed

L'école de mon enfance, mon ombre fidèle durant toutes mes années d'études, celui qui a veillé sur moi, m'a encouragée, soutenue et protégée. Que Dieu vous garde et vous protège.

Mon frère Yasser et ma petite sœur Esma,

Aucune dédicace ne saurait exprimer pleinement l'amour, l'estime, le dévouement et le respect que je vous porte.

Mes formidables collègues de projet, Imen et Menal

Merci pour votre soutien, vos idées et tous les moments partagés au cours de cette belle aventure.

Toutes les personnes de ma grande famille, les ZEBILAH

À tous ceux qui m'ont apporté leur soutien tout au long de ma vie,

Je vous adresse ma profonde gratitude.

Salsabíl

DÉDICACE

À ma chère mère Fairouz et à mon père Abdelghani,

Pour leur amour, leur patience, leurs sacrifices et leur soutien indéfectible tout au long de ce parcours académique. Rien de tout cela n'aurait été possible sans vous.

À ma sœur Dounia, et à mes frères Hamza et Ayoub,

Merci pour votre présence, vos encouragements et votre confiance en moi.

À mes collègues de projet, Imen et Salsabil,

Merci pour les heures de travail partagées, votre esprit d'équipe et votre amitié précieuse.

À mes amies Lina, Nada, Amani, Wissame et Sofia,

Merci pour votre bienveillance, vos rires, et pour avoir coloré mes journées d'une chaleur que seuls les vrais liens savent tisser.

Je vous dédie ce mémoire avec gratitude et respect.

Menaf

DÉDICACE

À ma chère mère Saida,

Celle qui m'a portée dans son cœur avant de me porter dans ses bras, mon premier soutien, celle qui m'a encouragée et qui reste ma force inébranlable. Son amour indéfectible m'a permis de surmonter les moments difficiles et d'avancer vers la réussite.

À mon cher père Aissa,

Qui a offert sans réserve son temps et son énergie pour mon bonheur, et qui a toujours veillé à ce que rien ne manque à ma réussite. Ses efforts discrets et son amour constant m'ont accompagnée tout au long de mon parcours.

À mes chers frères Mohamed et Ammar, et à mes chères sœurs Raweya et Wissame

Qui m'ont entourée d'un amour inconditionnel, ont toujours cru en moi, m'ont soutenue sans relâche, et ont trouvé leur bonheur dans le mien.

À ma tante Sihame, qui a été comme une seconde mère,

Celle vers qui je me tournais dans mes moments de fragilité, qui m'a offert un amour inépuisable, des conseils et des encouragements. Sa bienveillance m'a toujours fait grandir, et son soutien fidèle ne m'a jamais quittée.

À mes collègues de ce projet, Salsabil et Menal,

Merci pour votre esprit d'équipe, votre soutien constant, votre patience et les moments partagés au cours de cette aventure.

À Marame, Anas et tous mes neveux,

À Marwa, Nada et tous mes amies,

À tous mes enseignants, du primaire jusqu'à l'université,

Je vous adresse ma profonde reconnaissance pour votre contribution à mon parcours.

Imen

Résumé**Abstract****الملخص****Liste des abréviations****Liste des figures****Liste des tableaux****Introduction.....1****Revue bibliographique**

1. La rhizosphère	3
2. La microflore rhizosphérique.....	4
3. Les effets bénéfiques des rhizobactéries.....	5
4. Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR).....	6
5. La diversité taxonomique des PGPR.....	6
5.1. Les Proteobacteria.....	7
5.1.1. Les Alphaproteobacteria.....	7
5.1.2. Les Bêtaproteobacteria.....	7
5.1.3. Les Gammaproteobacteria.....	8
5.2. Les Actinobactéries.....	9
5.3. Les Firmicutes.....	9
6. Les mécanismes d'action des PGPR.....	10
6.1. Les mécanismes directs.....	11
6.1.1. La fixation de l'azote.....	11
6.1.2. La solubilisation du phosphate.....	12
6.1.3. La solubilisation du potassium.....	12
6.1.4. La production des phytohormones.....	14

6.1.5. La production des sidérophores.....	14
6.2. Les mécanismes indirects.....	15
6.2.1. La compétition pour l'espace et les nutriments.....	15
6.2.2. L'antibiose.....	16
6.2.3. La production du cyanure d'hydrogène.....	16
6.2.4. La résistance systémique induite (ISR).....	17
7. L'utilisation des PGPR dans l'agriculture.....	18
7.1. La biofertilisation.....	18
7.2. La bioremédiation.....	19
7.3. La bioprotection.....	20
8. Le stress salin.....	21
8.1. Les effets du stress salin sur les plantes.....	21
8.2. Les effets de la salinité du sol sur la diversité microbienne rhizosphérique.....	21
8.3. L'atténuation du stress salin dans les plantes par les PGPR.....	22
8.3.1. La synthèse des auxines et de composés similaires.....	23
8.3.2. La production des exopolysaccharides (EPS).....	23
8.3.3. L'accumulation des osmolytes	24
8.3.4. La modulation de l'enzyme aminocyclopropane-1-carboxylate(ACC) désaminase.....	25
8.3.5. Les enzymes antioxydants.....	25

Matériel et Méthodes

1. Revivification des souches bactériennes.....	27
2. Préparation des suspensions bactériennes.....	27
3. Mise en évidence des activités PGPR.....	28
3.1. Solubilisation du zinc.....	28
3.2. Solubilisation du manganèse.....	29

3.3. Solubilisation du calcium.....	30
3.4. Production de l'ammoniac (NH ₃).....	31
3.5. Formation de biofilm.....	32
3.6. Test d'antagonisme in vitro.....	33
3.6.1. Repiquage des souches fongiques.....	33
3.6.2. Mise en évidence de l'activité antagoniste des souches bactériennes.....	33
3.6.3. Mesure de l'activité antagoniste.....	34

Résultats et discussion

1. La solubilisation du zinc.....	36
2. La solubilisation du manganèse.....	38
3. La solubilisation du calcium.....	41
4. La production de l'ammoniac (NH ₃).....	43
5. La formation de biofilm.....	45
6. L'activité antagoniste.....	46
Conclusion et perspectives.....	51
Références bibliographiques.....	53

Annexes

Résumé

L'intensification de l'agriculture chimique a entraîné la dégradation des sols et une pollution croissante. Parallèlement, la salinité et les agents phytopathogènes représentent des contraintes majeures à la productivité agricole. Face à ces enjeux, les bactéries promotrices de croissance des plantes (PGPB) constituent une alternative durable pour améliorer la santé des cultures et renforcer leur tolérance au stress. Cette étude a pour but de déterminer les traits favorisant la croissance des plantes chez douze souches bactériennes, d'évaluer leur efficacité sous stress salin et de tester leur potentiel de biocontrôle contre plusieurs moisissures phytopathogènes. Les traits évalués incluent la solubilisation du zinc, du manganèse et du calcium, ainsi que la production d'ammoniac, en conditions normales et sous stress salin (0 à 1,5 M de chlorure de sodium [NaCl]). Les douze souches ont également été testées pour leur capacité à former des biofilms en conditions non salines, ainsi que pour leur activité antagoniste contre *Fusarium* sp., *Alternaria* sp., *Penicillium griseofulvum* (*P. griseofulvum*), *Aspergillus flavus* (*A. flavus*), *Aspergillus niger* (*A. niger*) et *Aspergillus fumigatus* (*A. fumigatus*). Les résultats ont montré que toutes les souches testées produisent de l'ammoniac, aussi bien en présence qu'en absence de NaCl. La solubilisation du zinc a été observée chez l'ensemble des souches en conditions normales, et chez 91,66 % d'entre elles sous stress salin. Pour le manganèse, 41,66 % des souches étaient actives en conditions normales, contre 91,66 % en conditions salines. En revanche, aucune souche n'a montré de capacité à solubiliser le calcium. Par ailleurs, 50 % des souches ont présenté une capacité à former un biofilm. L'activité antagoniste a été majoritairement marquée : 92 % des souches ont inhibé la croissance de *Fusarium* sp., et 67 % ont agi contre *P. griseofulvum* et *Alternaria* sp. Certaines souches, notamment SS6, SS7, SS9, S6, S9 et S11, se sont distinguées par la combinaison de plusieurs traits bénéfiques, soulignant leur potentiel en tant qu'agents biofertilisants et de biocontrôle, adaptés à la gestion des maladies des plantes et à l'atténuation des effets du stress salin.

Mots-clés : biofilm, biocontrôle, PGPR, solubilisation, stress salin.

ملخص

أدى تكثيف الزراعة الكيميائية إلى تدهور التربة وتزايد التلوث. وفي الوقت نفسه، تمثل الملوحة والعوامل الممرضة للنبات تحديات رئيسية أمام الإنتاج الزراعي. في مواجهة هذه التحديات، تُعدّ البكتيريا المحفزة لنمو النبات (PGPB) بديلاً مستداماً لتحسين صحة المحاصيل وتعزيز قدرتها على تحمل الضغط. تهدف هذه الدراسة إلى تحديد الصفات المحفزة لنمو النباتات لدى اثنتي عشرة سلالة بكتيرية، وتقييم فعاليتها تحت الضغط الملحي، واختبار قدرتها على مكافحة الحيوية ضد عدة أنواع من الفطريات الممرضة للنباتات. تشمل الصفات التي تم تقييمها: إذابة الزنك والمنغنيز والكالسيوم، بالإضافة إلى إنتاج الأمونيا، وذلك في ظروف عادية وتحت الضغط الملحي (من 0 إلى 1,5 مول/لتر من كلوريد الصوديوم [NaCl]). كما تم اختبار السلالات الاثنتي عشرة من حيث قدرتها على تشكيل الأغشية الحيوية في ظروف غير مالحة، إضافة إلى نشاطها التثبيطي ضد الفطريات: *Fusarium sp.*، *Alternaria sp.*، *Aspergillus flavus* (A. *flavus*)، *Penicillium griseofulvum* (P. *griseofulvum*) و *Aspergillus niger* (A. *niger*) و *Aspergillus fumigatus* (A. *fumigatus*). أظهرت النتائج أن جميع السلالات المختبرة تنتج الأمونيا سواء في وجود NaCl أو في غيابه. و تمت ملاحظة إذابة الزنك لدى جميع السلالات في الظروف العادية، و 91,66% منها تحت الضغط الملحي. أما بالنسبة للمنغنيز، فقد أبدت 41,66% نشاطاً في الظروف العادية، مقابل 91,66% في الظروف الملحية. في المقابل، لم تُظهر أي سلالة قدرة على إذابة الكالسيوم. من جهة أخرى، أظهرت 50% من السلالات قدرة على تشكيل الأغشية الحيوية. وكان النشاط التثبيطي ضد للفطريات واضحاً: حيث قامت 92% من السلالات بتثبيط نمو *Fusarium sp.* و 67% أظهرت تأثيراً ضد *P. griseofulvum* و *Alternaria sp.* وقد تميزت بعض السلالات خاصة SS6، SS7، SS9، S6، S9 و S11، بجمعها العديد من الصفات المفيدة، مما يبرز إمكاناتها كسماد حيوي وعوامل مكافحة حيوية، قادرة على المساهمة في إدارة أمراض النباتات والتخفيف من آثار الضغط الملحي.

الكلمات المفتاحية: غشاء حيوي، مكافحة الحيوية، PGPR، إذابة، الضغط الملحي.

Abstract

The intensification of chemical agriculture has led to soil degradation and increasing pollution. At the same time, salinity and phytopathogenic agents represent major constraints to agricultural productivity. In response to these challenges, plant growth-promoting bacteria (PGPB) offer a sustainable alternative to improve crop health and enhance their tolerance to stress. This study aimed to determine plant growth promoting traits in twelve bacterial strains, assess their effectiveness under salt stress, and test their biocontrol potential against several phytopathogenic fungi. The evaluated traits include the solubilization of zinc, manganese, and calcium, as well as ammonia production, under both normal conditions and salt stress (0 to 1,5 M sodium chloride [NaCl]). The twelve strains were also tested for their ability to form biofilms under non-saline conditions, and for their antagonistic activity against *Fusarium* sp., *Alternaria* sp., *Penicillium griseofulvum* (*P. griseofulvum*), *Aspergillus flavus* (*A. flavus*), *Aspergillus niger* (*A. niger*) and *Aspergillus fumigatus* (*A. fumigatus*). The results showed that all tested strains produce ammonia, both in the presence and absence of NaCl. Zinc solubilization was observed in all strains under normal conditions and in 91.66% of them under salt stress. As for manganese, 41.66% of the strains were active under normal conditions, compared to 91.66% under saline conditions. However, none of the strains showed the ability to solubilize calcium. Additionally, 50% of the strains demonstrated the ability to form biofilms. Antagonistic activity was notable: 92% of the strains inhibited the growth of *Fusarium* sp., and 67% were active against *P. griseofulvum* and *Alternaria* sp. Certain strains, particularly SS6, SS7, SS9, S6, S9, and S11, stood out for combining several beneficial traits, highlighting their potential as biofertilizers and biocontrol agents, well-suited for managing plant diseases and mitigating the effects of salt stress.

Keywords: biofilm, biocontrol, PGPR, solubilization, salt stress.

ACC :	1-aminocyclopropane-1-carboxylate
AIA :	Acide indole acétique
BSK :	Bactéries solubilisatrices de potassium
[C] :	Concentration
CaCO₃ :	Carbonate de calcium
CAT :	Catalase
CV :	Cristal violet
EPS :	Exopolysaccharides
ESC :	Efficacité de solubilisation du calcium
ESM :	Efficacité de solubilisation du manganèse
ESZ :	Efficacité de solubilisation du zinc
GN :	Gélose Nutritive
HCN :	Cyanure d'hydrogène
INRAA :	Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie
ISP2 :	International <i>Streptomyces</i> Project 2
ISR :	Résistance systémique induite
LB :	Luria-Bertani
MnO₂ :	Dioxyde de manganèse
NaCl :	Chlorure de sodium
PDA :	Potato dextrose agar
PGPB :	Bactéries promotrices de croissance des plantes
PGPR :	Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes
pH :	Potentiel d'hydrogène
PI :	Pourcentage d'inhibition de la croissance fongique
POD :	Peroxydase
ROS :	Espèces réactives de l'oxygène
SOD :	Superoxyde dismutase
ZnO :	Oxyde de zinc

Figure 01 : Structure de la rhizosphère et interactions entre les racines et le sol (Seshadri et al., 2015).....	3
Figure 02 : Composition microbienne de la rhizosphère (Mendes et al., 2013)	5
Figure 03 : Mécanismes d'action des PGPR (Chandran et al., 2021).....	10
Figure 04 : L'induction de la résistance systémique chez les plantes par les PGPR.....	18
Figure 05 : Représentation schématique du test de solubilisation du ZnO	29
Figure 06 : Représentation schématique du test de solubilisation du MnO ₂	30
Figure 07 : Représentation schématique du test de solubilisation du CaCO ₃	31
Figure 08 : Représentation schématique du test de production d'ammoniac.....	32
Figure 09 : Représentation schématique du test de formation de biofilm.....	33
Figure 10 : Représentation schématique de l'interaction antagoniste entre une bactérie et une moisissure phytopathogène.....	35
Figure 11 : Représentation schématique de l'interaction antagoniste entre une actinobactérie et une moisissure phytopathogène.....	35
Figure 12 : Représentation schématique du témoin en l'absence de souche antagoniste.....	35
Figure 13 : Efficacité de solubilisation du ZnO par les souches testées en absence de stress salin.....	36
Figure 14 : Efficacité de solubilisation du ZnO sous stress salin.....	37
Figure 15 : Efficacité de solubilisation du MnO ₂ en condition non saline.....	39
Figure 16 : Efficacité de solubilisation du MnO ₂ sous stress salin.....	40
Figure 17 : Croissance des souches bactériennes sur milieu solide contenant du CaCO ₃ , en absence de NaCl (Photos personnelles).....	42
Figure 18 : Croissance des souches bactériennes sur milieu solide contenant du CaCO ₃ avec 1,5 M de NaCl (Photos personnelles).....	42
Figure 19 : Biofilm formé par les souches présentant la plus forte capacité d'adhésion (Photographie personnelles).....	45

Figure 20 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique <i>Fusarium</i> sp.....	47
Figure 21 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique <i>Penicillium griseofulvum</i>	48
Figure 22 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique <i>Alternaria</i> sp.	48

Tableau 01 : Production d'ammoniac par les douze souches bactériennes selon différentes concentrations de NaCl (0 à 1,5 M).....	43 - 44
Tableau 02 : Capacité de formation de biofilm par les souches étudiées	45

Introduction

Selon les estimations des Nations Unies, la population mondiale a atteint environ 8,2 milliards de personnes en 2024 (Pison et Poniakina, 2024). Cette croissance démographique exerce une pression considérable sur les systèmes agricoles, qui doivent produire davantage pour répondre aux besoins alimentaires croissants (Nath et al., 2019). Pour accroître la productivité, l'agriculture moderne a largement eu recours à l'utilisation d'engrais et de pesticides chimiques, considérés comme des moyens rapides et efficaces pour améliorer les rendements en qualité et en quantité (Atieno et al., 2020). Toutefois, leur usage intensif et souvent non contrôlé a engendré des effets délétères sur l'environnement et peut entraîner une toxicité chez les organismes non ciblés (Campos et al., 2019). Cette situation soulève la nécessité de développer des alternatives durables, plus respectueuses de l'environnement et de la santé publique.

Parallèlement à cette problématique, l'agriculture est confrontée à un autre défi majeur : la salinité des sols. Ce stress abiotique figure parmi les principales contraintes environnementales qui limitent la croissance des plantes et réduisent significativement les rendements agricoles, notamment dans les régions arides et semi-arides, où l'évaporation est forte et les précipitations insuffisantes pour lessiver les sels accumulés (Parihar et al., 2015; Kusvuran et al., 2016; Hussain et al., 2019). La salinité altère la structure du sol, diminue sa fertilité et freine l'absorption de l'eau et des nutriments. Elle provoque également divers déséquilibres physiologiques et biochimiques chez les plantes, tels qu'une perte de turgescence, des altérations membranaires, une toxicité ionique, ainsi qu'une surproduction d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Hachicha et al., 2018; Kamran et al., 2019 ; Zhao et al., 2020 ; Hasanuzzaman et al., 2021). L'ensemble de ces effets compromet fortement la productivité et la résilience des cultures.

Dans ce contexte, l'exploitation des PGPR (Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) suscite un intérêt croissant en tant qu'approche biologique, écologique et durable, visant à améliorer la productivité des cultures tout en préservant la fertilité des sols, la santé humaine et la diversité des organismes vivants (Mia et al., 2010 ; Talaat, 2015 ; Gamez et al., 2019). Le terme « PGPR » désigne un groupe de bactéries du sol capables de coloniser la rhizosphère, mais aussi de vivre à la surface ou à l'intérieur des tissus végétaux (Vessey, 2003). Ces microorganismes stimulent la croissance des plantes par divers mécanismes directs, notamment la décomposition de la matière organique, le recyclage des éléments nutritifs, la fixation de l'azote atmosphérique, la solubilisation de minéraux tels que

le phosphore, ainsi que la production de phytohormones comme les auxines, les cytokinines et les gibbérellines (Shilev, 2013 ; Gupta et al., 2015). Par ailleurs, les PGPR contribuent à améliorer la tolérance des plantes aux stress environnementaux, qu'ils soient abiotiques (salinité, sécheresse, métaux lourds) ou biotiques (pathogènes fongiques ou bactériens), par des mécanismes indirects. Parmi ceux-ci, on retrouve l'activité aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase, qui réduit les niveaux d'éthylène associés au stress, la synthèse d'enzymes hydrolytiques (comme les chitinases ou les glucanases) capables de dégrader les parois cellulaires des pathogènes, ainsi que l'induction de la résistance systémique (ISR) chez la plante (Jha et al., 2011 ; Bhattacharyya et Jha, 2012 ; Kyaw et al., 2019 ; Etesami et Glick, 2020).

Ainsi, l'application de souches halotolérantes présentant des propriétés PGPR représente une approche prometteuse pour atténuer les effets négatifs de la salinité sur la productivité agricole (Bai et al., 2003). Les bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB) constituent un groupe très diversifié de microorganismes appartenant à de nombreux genres et capables de survivre dans des environnements variés. Cette diversité reflète leur remarquable adaptabilité ainsi que leur potentiel élevé pour des applications en agriculture durable (Wang et al., 2023).

L'objectif principal de notre étude est de sélectionner et caractériser des souches bactériennes présentant des activités PGPR, d'évaluer leurs performances sous stress salin, et d'analyser leur potentiel antagoniste vis-à-vis de certaines moisissures phytopathogènes.

Revue bibliographique

1. La rhizosphère

Le terme « rhizosphère » a été proposé pour la première fois en 1904 par le microbiologiste allemand Lorenz Hiltner, qui l'a définie comme la zone du sol entourant les racines des plantes et directement influencé par leur croissance (Fields et Friman, 2022). La rhizosphère constitue un écosystème complexe, dynamique et hautement interactif, où plantes et microorganismes entretiennent des interactions étroites. Dans cet environnement hétérogène, la disponibilité limitée en micro- et macronutriments influence directement la croissance végétale (Gholami et al., 2012).

La rhizosphère comprend trois composantes interdépendantes en interaction permanente (**Figure 01**) : le sol rhizosphérique, le rhizoplan et les racines (Barea et al., 2005).

- L'ectorrhizosphère, ou sol rhizosphérique, désigne la fine couche de sol adhérant aux racines, où les exsudats racinaires modifient l'activité microbienne locale.
- Le rhizoplan correspond à la surface des racines, incluant les particules de sol qui y sont fixées ainsi que les microorganismes qui y adhèrent.
- L'endorrhizosphère désigne les tissus internes des racines, siège d'interactions étroites entre la plante et les microorganismes endophytes du sol.

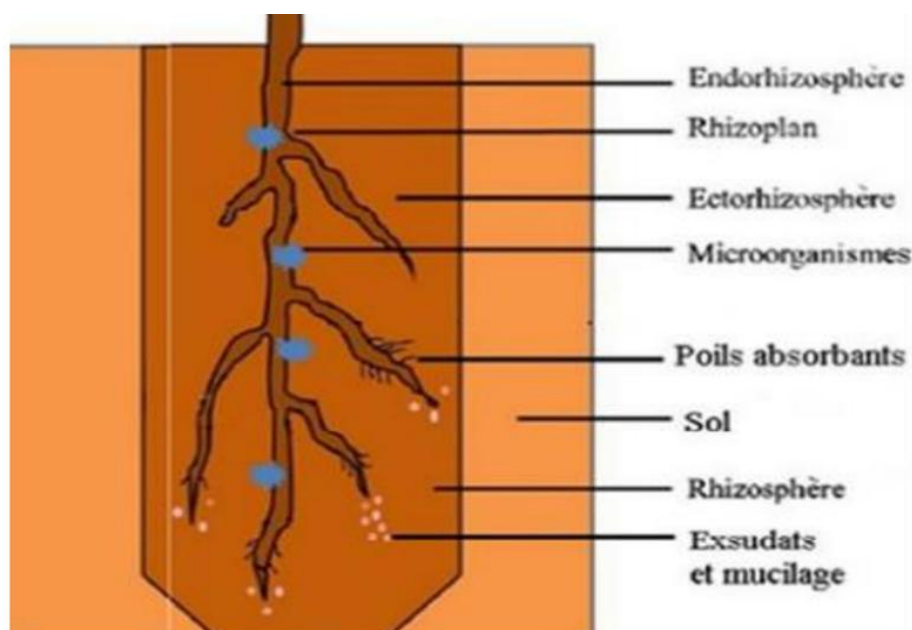


Figure 01 : Structure de la rhizosphère et interactions entre les racines et le sol (Seshadri et al., 2015).

2. La microflore rhizosphérique

La microflore de la rhizosphère constitue l'une des communautés microbiennes les plus complexes de la planète, tant par leur abondance que par leur diversité. Ils regroupent notamment des bactéries, des champignons, des actinomycètes, des archées, des virus, des algues, des nématodes, des protozoaires, et des arthropodes, les bactéries étant les plus abondantes parmi eux (Mwajita et al., 2013) (**Figure 02**).

La diversité et la composition de la communauté microbienne de la rhizosphère varient considérablement en fonction du génotype de la plante, lequel dépend à la fois de l'espèce végétale et de la variété cultivée. Elles sont également influencées par les caractéristiques du milieu de croissance, notamment le type de sol, le climat, d'autres facteurs environnementaux, ainsi que par la capacité génétique des microorganismes environnants à interagir avec la plante (Masson et Simonin, 2022). Les analyses moléculaires ont révélé que la microflore rhizosphérique est extrêmement diversifiée, et qu'environ 98 % des microorganismes du sol sont non cultivables (Nihorimbere et al., 2011).

Dans la rhizosphère, la plante libère un mélange complexe de molécules organiques, telles que les exsudats, les cellules de bordure et le mucilage. Ces substances jouent un rôle clé dans la communication entre la plante et les microorganismes du sol, agissant comme des signaux chimiques qui attirent et modulent la composition de la communauté microbienne autour des racines. En retour, cette communauté microbienne produit des enzymes, des acides organiques, des antibiotiques, des hormones de croissance et d'autres composés bénéfiques, qui sont absorbés par les racines et transportés vers les feuilles, contribuant ainsi à divers processus physiologiques de la plante (Mendes et al., 2013).

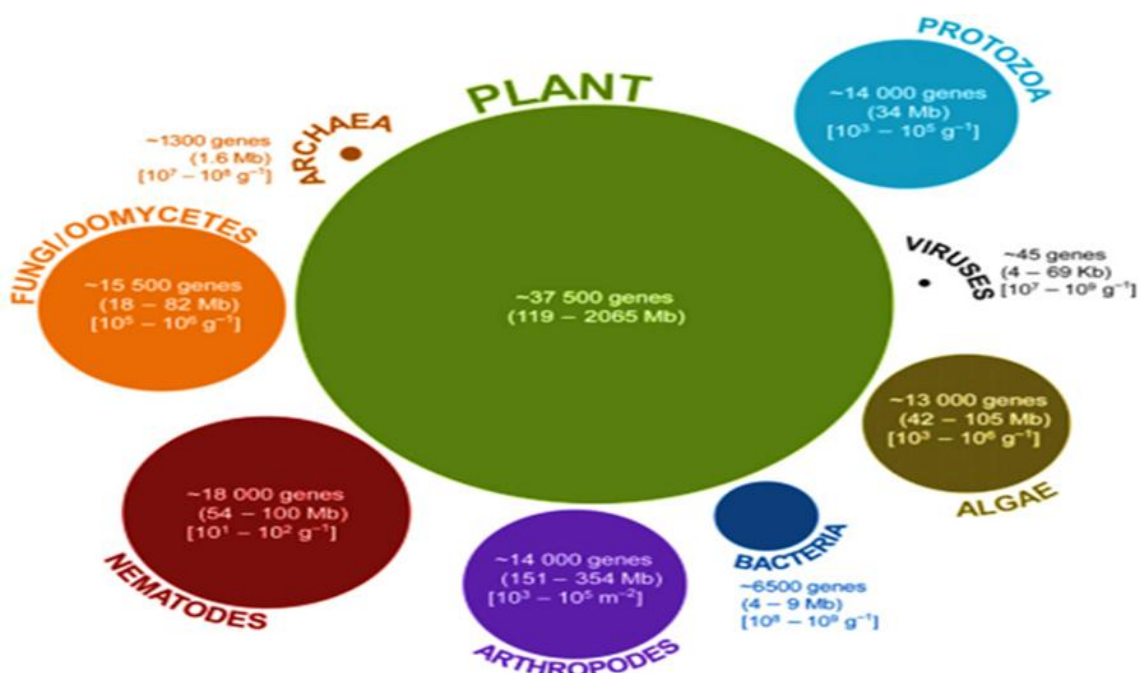


Figure 02 : Composition microbienne de la rhizosphère (Mendes et al., 2013).

3. Les effets bénéfiques des rhizobactéries

La dynamique entre les plantes et les microorganismes peut varier de manière bénéfique, neutre ou néfaste, selon la combinaison spécifique de l'espèce végétale, du microorganisme impliqué et du milieu dans lequel ils interagissent (Bais et al., 2006).

Les rhizobactéries peuvent influencer la croissance des plantes en favorisant leur développement et en augmentant leur rendement. Elles présentent des caractéristiques bénéfiques pour les végétaux, telles que la stimulation de la croissance, soit directement par la production d'hormones végétales, soit en améliorant l'absorption des nutriments. Elles agissent également de manière indirecte en modulant l'équilibre microbien de la rhizosphère, soutenant ainsi les microorganismes bénéfiques. De plus, elles jouent un rôle clé dans le biocontrôle des agents pathogènes des plantes (Yang et al., 2024).

Les bactéries rhizosphériques peuvent également améliorer la germination des graines et le développement des racines, optimisant ainsi la productivité des plantes. Certaines d'entre elles sont capables de s'adapter à des conditions environnementales hostiles, telles que la salinité et la sécheresse (Kloepper et al., 1991).

4. Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR)

Le terme rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, PGPR) a été introduit pour la première fois par Kloepper et Schroth en 1978 (Kloepper et Schroth, 1978). Ces auteurs ont démontré que certaines bactéries de la rhizosphère pouvaient stimuler la croissance des plantes, notamment celle du radis. Également appelées bactéries favorisant la croissance des plantes (Plant Growth-Promoting Bacteria, PGPB) (Bashan et Holguin, 1998), les PGPR désignent des souches bactériennes isolées de divers milieux, capables d'améliorer de manière significative les paramètres de croissance et le rendement des plantes, que ce soit par inoculation individuelle ou en association (Bashan et al., 2012).

Les PGPR stimulent directement la croissance des plantes en améliorant l'absorption des nutriments du sol, en induisant et en synthétisant des régulateurs de croissance végétale (Beneduzi et al., 2012). Elles contribuent également de manière indirecte au développement des plantes en exerçant un effet antagoniste sur la microflore nuisible, en dégradant les métabolites toxiques et en favorisant la nodulation des légumineuses par les rhizobiums. L'établissement de l'association PGPR-plante est essentiel à l'expression de ces effets bénéfiques (Beauchamp, 2005). Les PGPR se caractérisent par trois caractéristiques intrinsèques (Barea et al., 2005):

- Leur capacité à coloniser les racines.
- Leur aptitude à survivre et à se multiplier dans les macro-habitats associés à la surface des racines, en compétition avec d'autres microorganismes.
- Leur rôle dans la stimulation de la croissance des plantes.

5. La diversité taxonomique des PGPR

Ces dernières années, le nombre de PGPR identifiées a considérablement augmenté, principalement grâce à une meilleure compréhension du rôle de la rhizosphère dans l'équilibre de la biosphère, ainsi qu'aux progrès réalisés dans l'étude de leurs mécanismes d'action. Ces microorganismes, caractérisés par une grande diversité de genres et d'espèces, appartiennent principalement à quatre phylums : les Protéobactéries, les Firmicutes, les Actinobactéries et les Bactéroïdètes (Hugenholtz, 2002).

Actuellement, les PGPR sont réparties dans de nombreux genres bactériens, ce qui témoigne de leur grande diversité taxonomique (Kloepper, 1993).

5.1. Les Proteobacteria

5.1.1. Les Alphaproteobacteria

Les Alphaproteobacteria constituent une classe du phylum des Protéobactéries. Ce sont des bactéries à Gram négatif, majoritairement aérobies, qui se distinguent par leur capacité à croître dans des environnements pauvres en nutriments (Tortora et al., 2003). Parmi elles, certaines souches sont reconnues comme des PGPR, notamment celles appartenant au groupe des *Rhizobia*, initialement classées selon leur capacité à fixer l'azote atmosphérique et à former des nodules sur les racines des légumineuses. Ces bactéries établissent une symbiose spécifique avec les plantes hôtes en colonisant leurs racines. Le genre *Rhizobium* inclut plusieurs souches à potentiel PGPR, qui ont ensuite été reclassées en nouveaux genres tels que *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et *Mesorhizobium* (Sawada et al., 2003).

Par ailleurs, le genre *Gluconacetobacter*, appartenant à la famille des *Acetobacteraceae*, regroupe des bactéries endophytes strictes capables de coloniser les racines, les tiges et les feuilles de la canne à sucre (Tejera et al., 2003).

De même, des espèces du genre *Azospirillum*, issues de la famille des *Rhodospirillaceae*, sont largement reconnues pour leurs propriétés promotrices de la croissance végétale. Ces bactéries peuvent exister sous forme libre dans le sol ou être associées aux racines, aux tiges, aux feuilles, ainsi qu'aux grains de céréales, et plus rarement aux fougères (Baldani et al., 2005).

5.1.2. Les Bêtaproteobacteria

Les Bêtaproteobacteria sont une classe du phylum des Proteobacteria regroupant des bactéries à Gram négatif, dont plusieurs espèces vivent dans la rhizosphère et participent activement à la promotion de la croissance des plantes. Ces bactéries exercent leurs effets bénéfiques par divers mécanismes, notamment la fixation biologique de l'azote, la solubilisation du phosphate, la production de phytohormones (comme l'auxine) et la stimulation des défenses naturelles des plantes (Bruto et al., 2014).

Parmi les genres les plus étudiés dans cette classe figurent *Burkholderia*, *Ralstonia* et *Variovorax*, tous reconnus pour leur interaction étroite avec les racines. L'espèce *Burkholderia phytofirmans*, en particulier, a été largement documentée pour sa capacité à renforcer la tolérance des plantes face aux stress abiotiques tels que la sécheresse, la salinité ou les températures extrêmes, contribuant ainsi à une meilleure adaptation des cultures aux conditions environnementales défavorables (Compant et al., 2008).

5.1.3. Les Gammaproteobacteria

Les Gammaproteobacteria, appartenant au phylum des Proteobacteria, représentent la classe la plus abondante de ce groupe. Comme toutes les protéobactéries, il s'agit de bactéries à Gram négatif. Cette classe regroupe de nombreux genres, dont plusieurs jouent un rôle important dans la promotion de la croissance des plantes, en particulier ceux appartenant à la famille des Pseudomonadaceae. Parmi ces genres, *Azotobacter* et *Pseudomonas* sont les plus étudiés (Bahlouli et Hamimid, 2021).

Le genre *Azotobacter*, découvert en 1901 par le microbiologiste néerlandais Martinus Beijerinck (Aisha et al., 2020), regroupe des bactéries capables de fixer l'azote de manière non symbiotique, c'est-à-dire sans formation de nodules racinaires (Sturz et Christie, 2003). Ces bactéries contribuent à la croissance végétale en produisant des substances biologiquement actives, en libérant des composés antagonistes contre les agents phytopathogènes, et en améliorant l'absorption des nutriments (Lenart, 2012).

Le genre *Pseudomonas* est également reconnu pour sa capacité élevée à coloniser la rhizosphère et à établir des interactions étroites avec les racines des plantes (Höfte et De Vos, 2007). Cette forte capacité de colonisation permet à ces bactéries de limiter l'accès des microorganismes pathogènes aux niches écologiques disponibles, contribuant ainsi à une forme de biocontrôle naturel (Benkhalifa et Bouchair, 2022).

D'autres genres de Gammaproteobacteria, appartenant à la famille des Enterobacteriaceae, présentent également des propriétés PGPR. C'est le cas de *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*, *Kluyvera*, *Pantoea* et *Serratia*, tous connus pour leur implication dans des processus bénéfiques à la plante, tels que la solubilisation du phosphate, la production d'auxines et la protection contre les pathogènes (Garrity, 2005).

5.2. Les Actinobactéries

Les actinobactéries constituent un groupe de bactéries à Gram positif caractérisées par une teneur élevée en guanine et cytosine dans leur ADN. Elles sont largement répandues dans les sols et jouent un rôle important dans la fertilité et la santé des écosystèmes (Bouaouni et al., 2022). Certains genres d'actinobactéries, bien qu'asymbiotiques, sont capables de promouvoir la croissance des plantes par divers mécanismes. Parmi eux, on retrouve les genres *Arthrobacter*, *Micrococcus* (Gray et Smith, 2005), *Curtobacterium* (Barriuso et al., 2005) et *Streptomyces* (Siddiqui et Mahmood, 1999). Ces bactéries contribuent notamment à la solubilisation des nutriments, à la production de phytohormones et à la suppression des agents pathogènes.

Le genre *Frankia*, quant à lui, est une exception notable au sein des actinobactéries, puisqu'il s'agit d'un fixateur symbiotique d'azote. Il forme des nodules racinaires avec des plantes actinorhiziennes, principalement des arbres et arbustes. Contrairement à *Rhizobium*, *Frankia* peut également fixer l'azote atmosphérique en condition libre, c'est-à-dire en dehors de la plante hôte (Pawlowski et Sprent, 2008).

En plus de ses capacités de fixation de l'azote, *Frankia* est reconnu pour favoriser le développement racinaire, améliorer l'absorption des minéraux et renforcer la tolérance des plantes aux stress abiotiques, tels que la sécheresse et les basses températures (Aasfar et al., 2021).

5.3. Les Firmicutes

Les Firmicutes constituent un phylum de bactéries principalement à Gram positif, bien que certaines classes puissent présenter une coloration de Gram négatif. Parmi ce groupe, le genre *Bacillus*, appartenant à la famille des Bacillaceae, à l'ordre des Bacillales et à la classe des *Bacilli*, est l'un des plus représentés dans la rhizosphère. En effet, les espèces de *Bacillus* constituent environ 95 % de la microflore isolée de cet environnement (Cherif, 2014).

Ces bactéries sont aérobies ou aéro-anaérobies facultatives, mobiles (sauf quelques exceptions comme *Bacillus anthracis*), et se présentent sous forme de cellules isolées ou en chaînes. Une de leurs caractéristiques majeures est leur capacité à former des endospores,

ce qui leur confère une grande résistance aux conditions environnementales extrêmes (Cherif, 2014).

Les souches de *Bacillus* sont connues pour leurs activités PGPR depuis de nombreuses années (Probanza et al., 2002). Elles colonisent efficacement le système racinaire des plantes et favorisent leur croissance par plusieurs mécanismes : solubilisation du phosphate, production d'acide indole acétique (AIA), de sidérophores et de substances antifongiques (Charest et al., 2005). En outre, elles jouent un rôle important dans le cycle de la matière organique en dégradant des composés complexes tels que la cellulose, les protéines ou encore les hydrocarbures, grâce à la production d'enzymes extracellulaires. Certaines souches produisent également des antibiotiques peptidiques, renforçant leur potentiel dans le biocontrôle des phytopathogènes (Nagorska et al., 2007).

6. Les mécanismes d'action des PGPR

Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes jouent un rôle crucial dans l'amélioration de la croissance végétale en influençant divers aspects biologiques. Ces bactéries agissent de manière bénéfique sur les plantes en améliorant leur nutrition, leur développement et leur résistance aux stress biotiques et abiotiques (Oleńska et al., 2020). Les mécanismes d'action des PGPR peuvent être classés en deux catégories : directs et indirects (**Figure 03**).

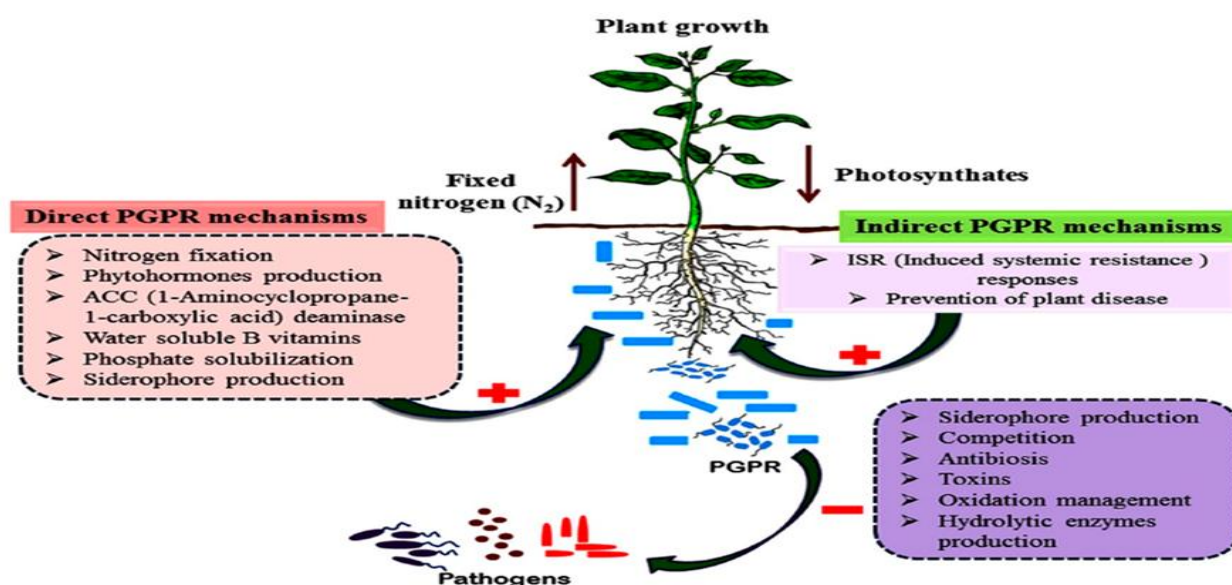


Figure 03 : Mécanismes d'action des PGPR (Chandran et al., 2021).

6.1. Les mécanismes directs

Ces mécanismes se produisent à l'intérieur de la plante et favorisent sa croissance par plusieurs actions (Basu et al., 2021), notamment :

6.1.1. La fixation de l'azote

La fixation biologique de l'azote par les bactéries rhizosphériques constitue l'un des principaux mécanismes par lesquels les plantes bénéficient de leur association avec les microorganismes. L'azote est un élément nutritif fondamental pour la croissance et la productivité végétales. Il entre dans la composition des protéines, des acides nucléiques, des coenzymes et de divers autres constituants cellulaires essentiels (Martínez-Viveros et al., 2010).

Bien que l'atmosphère contienne environ 78 % de diazote (N_2), cette forme gazeuse n'est pas directement assimilable par les plantes (Ohyama, 2010). Ces dernières absorbent l'azote sous deux formes minérales : le nitrate (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+) (Mantelin et Touraine, 2004).

Les PGPR sont capables de fixer l'azote atmosphérique grâce à l'enzyme nitrogénase, qui catalyse la réduction du N_2 en ammoniac (NH_3), une forme assimilable par les racines des plantes (Pandurang, 2021). Ce processus peut se produire selon deux modalités (Chibani, 2017):

- Symbiotique, lorsque les bactéries colonisent les racines et forment des nodules (*Rhizobium* chez les légumineuses).
- Non symbiotique, lorsqu'il s'agit de diazotrophes libres vivant dans le sol (*Azospirillum*, *Azotobacter*).

L'inoculation des cultures avec des PGPR fixatrices d'azote améliore significativement la croissance des plantes et contribue au maintien de niveaux élevés d'azote dans les sols agricoles, réduisant ainsi le besoin en engrais chimiques (De Andrade et al., 2023).

6.1.2. La solubilisation du phosphate

Le phosphore est un macronutriment essentiel au bon développement des plantes, intervenant notamment dans la constitution des acides nucléiques, des phospholipides et dans le métabolisme énergétique. Bien qu'abondant dans les sols, il est peu disponible sous une forme assimilable par les plantes. En effet, le phosphore total du sol est réparti à environ 30 à 65 % sous forme organique et 35 à 70 % sous forme inorganique (Ducousso-Détrez et al., 2022).

Les bactéries solubilisatrices de phosphate, fréquemment retrouvées dans la rhizosphère, jouent un rôle clé dans l'augmentation de la biodisponibilité du phosphore. Ces bactéries mobilisent le phosphore via plusieurs mécanismes biochimiques, selon la nature organique ou inorganique de la source de phosphate (Gupta et al., 2015 ; Suleimanova et al., 2023).

Pour les phosphates organiques, la minéralisation est assurée par la production d'enzymes telles que les phytases et nucléases. Ces phosphatases catalysent l'hydrolyse des esters phosphoriques, libérant ainsi des ions phosphate directement assimilables par les plantes (Novo et al., 2018).

Concernant les phosphates inorganiques, leur solubilisation repose principalement sur l'action des acides organiques à faible poids moléculaire (acide citrique, oxalique, gluconique) sécrétés par les microorganismes. Ces acides abaissent le potentiel d'hydrogène (pH) local et complexent les cations liés au phosphate tels que le calcium (Ca^{2+}), le fer (III) (Fe^{3+}) et l'aluminium (Al^{3+}), libérant ainsi le phosphore sous une forme disponible pour l'absorption racinaire (Mendoza-Arroyo et al., 2020).

6.1.3. La solubilisation du potassium

Le potassium (K) est le troisième nutriment essentiel à la croissance des plantes, après l'azote et le phosphore. Il joue un rôle fondamental dans divers processus physiologiques, tels que la régulation osmotique, l'activation enzymatique, la synthèse des protéines, ainsi que dans l'amélioration de la tolérance des plantes aux stress biotiques et abiotiques (Olaniyan et al., 2022).

Bien que le potassium soit abondamment présent dans le sol, la majeure partie (environ 95 %) s'y trouve sous formes insolubles (feldspaths, micas, illites), ce qui le rend indisponible pour les plantes. Seuls 2 à 3 % du potassium total du sol sont présents sous forme libre et directement assimilable (Etesami et al., 2017).

Certaines bactéries appelées bactéries solubilisatrices de potassium (BSK) sont capables de libérer le potassium lié aux minéraux grâce à la production d'acides organiques (acide citrique, gluconique, oxalique), qui dégradent les composés minéraux insolubles. Cette action libère le potassium sous forme de cation K^+ , que les plantes peuvent ensuite absorber par les racines (Sarikhani et al., 2018) . En plus de ces acides, les KSB peuvent également (Iqbal et al., 2024):

- Produire des enzymes dégradant la matière organique complexe contenant du potassium.
- Stimuler les exsudats racinaires, riches en composés organiques (acides aminés, acides organiques), qui agissent comme chélateurs facilitant la solubilisation du potassium.

Parmi les bactéries les plus efficaces identifiées comme BSK, on retrouve *Bacillus mucilaginosus*, *Bacillus edaphicus*, *Bacillus circulans*, *Paenibacillus* spp., ainsi que *Pseudomonas* spp., capables de libérer du potassium assimilable à partir de minéraux potassiques présents dans le sol (Meena et al., 2014).

L'utilisation excessive de produits agrochimiques, notamment les pesticides, ainsi que la pollution générée par les rejets industriels et les activités minières, représentent une menace significative pour les organismes vivants (Chaudhary et al., 2023 ; Sharma et al., 2024).

L'une des stratégies efficaces pour gérer ces contaminants est l'utilisation des PGPR. Ces bactéries peuvent être stimulées dans les sites contaminés en leur fournissant des nutriments et des conditions de croissance appropriées, ce qui leur permet de se développer pleinement et de produire davantage d'enzymes pour décomposer les polluants complexes en substances plus simples (Chen et Wang, 2017).

6.1.4. La production des phytohormones

Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes exercent une influence majeure sur le développement végétal en produisant diverses phytohormones, notamment les auxines, les gibbérellines et les cytokinines (Yang et al., 2024). Ces composés régulent de nombreux processus cellulaires clés impliqués dans la croissance, la différenciation et la morphogenèse des plantes (Khan et al., 2020).

Parmi ces hormones, l'auxine, et plus précisément l'AIA, est la forme la plus active et la plus largement produite par les PGPR. L'AIA stimule la formation des racines latérales et l'expansion du système racinaire, augmentant ainsi la capacité de la plante à absorber l'eau et les nutriments. De plus, elle peut améliorer la disponibilité de minéraux comme le phosphore et le fer en facilitant leur solubilisation dans la rhizosphère (Etesami et Adl, 2020).

Les cytokinines, quant à elles, sont aussi produites par certaines souches de PGPR, mais peuvent également être synthétisées par des microorganismes phytopathogènes (Riaz et al., 2021). Elles agissent souvent en synergie avec les auxines pour réguler la division cellulaire, la croissance des bourgeons, ainsi que l'expansion des feuilles. Elles jouent ainsi un rôle clé dans le développement aérien des plantes.

Enfin, les gibbérellines, bien que rarement produites par les PGPR (Chaitanya et Meenu, 2015), contribuent à des processus essentiels tels que la germination des graines, l'élongation des tiges et des racines, la floraison, ainsi que le développement des tissus végétaux.

6.1.5. La production des sidérophores

Le fer est un micronutriment essentiel au bon déroulement de nombreux processus biologiques, tels que la croissance, le métabolisme et la survie des organismes. Bien qu'abondant dans les sols, sa forme biologiquement assimilable par les plantes, le fer ferrique (Fe^{3+}), est généralement présente en très faible concentration (Lugtenberg et al., 2013).

Les sidérophores sont de petites molécules de nature peptidique, dotées de chaînes latérales et de groupes fonctionnels capables de se lier fortement aux ions Fe^{3+} (Goswami

et al., 2016 ; Olanrewaju et al., 2017). Grâce à leur forte affinité pour ces ions, ils agissent comme des agents chélateurs, facilitant leur mobilisation et leur transport (Olanrewaju et al., 2017). De nombreuses études ont démontré que les sidérophores produits par les microorganismes peuvent solubiliser le fer insoluble, le rendant ainsi accessible aux plantes (Sayyed et al., 2013).

Par ailleurs, ces molécules contribuent également à la lutte biologique en limitant la disponibilité du fer pour les agents pathogènes, entravant ainsi leur développement (Shen et al., 2013). Les PGPR sont connus pour produire des sidérophores particulièrement efficaces, capables de capter la majorité du Fe^{3+} présent dans la rhizosphère. Leur efficacité repose sur une affinité pour le fer supérieure à celle des sidérophores produits par les champignons phytopathogènes (Kloepper et al., 1980).

6.2. Les mécanismes indirects

Ces mécanismes se déroulent à l'extérieur de la plante et agissent principalement contre les pathogènes du sol (Basu et al., 2021).

6.2.1. La compétition pour l'espace et les nutriments

Parmi les mécanismes indirects employés par les PGPR pour limiter le développement des phytopathogènes, la compétition pour l'espace et les nutriments joue un rôle central. L'environnement de la rhizosphère est souvent pauvre en nutriments, et seules les bactéries capables de coloniser efficacement les zones riches en exsudats racinaires peuvent y survivre (Letrech et Kermiche, 2021).

Dans ce contexte, les PGPR entrent en compétition directe avec les microorganismes pathogènes pour les ressources vitales. Pour exercer un effet bénéfique, elles doivent coloniser les racines en nombre suffisant, assurant ainsi leur prédominance dans la niche écologique (Beneduzi et al., 2012). Une des stratégies clés qu'elles emploient est la production de sidérophores, des chélateurs de fer à haute affinité qui captent le fer présent dans le sol, le rendant moins disponible pour les pathogènes, ce qui inhibe leur croissance (Tabassum et al., 2017).

La capacité d'une souche PGPR à absorber rapidement les nutriments en faibles concentrations et à persister durablement dans le sol constitue également un avantage

compétitif déterminant pour limiter l'installation de microorganismes indésirables (Labuschagne et al., 2010).

6.2.2. L'antibiose

L'antibiose constitue un mécanisme indirect fondamental par lequel les PGPR inhibent la croissance des agents phytopathogènes dans la rhizosphère. Ce mécanisme repose principalement sur la synthèse de composés antimicrobiens, notamment des antibiotiques, exotoxines, enzymes hydrolytiques et bactériocines, qui constituent une première ligne de défense contre les infections fongiques ou bactériennes (Beneduzi et al., 2012).

Divers genres bactériens présentent une activité antibiotique marquée. Par exemple, des espèces de *Bacillus* produisent des métabolites secondaires antifongiques tels que les iturines, mycosubtiline, bacillomycine D, surfactine, fengycine et zwittermicine A. De même, certaines souches de *Pseudomonas fluorescens* sont connues pour la synthèse de composés antimicrobiens comme le 2,4-diacétylphloroglucinol, la pyolutéorine, les phénazines, la pyrrolnitrine, l'oomycine A, la viscosine et la massétolide A (Kenawy et al., 2019).

En outre, plusieurs PGPR produisent des enzymes lytiques ciblant les parois cellulaires des pathogènes fongiques. Ces enzymes incluent des chitinases, glucanases, cellulases et protéases. Par exemple, les protéases produites par *Paenibacillus* sp. B2 ont démontré une activité inhibitrice significative contre la croissance mycélienne de *Phytophthora parasitica* (Wang et al., 2021).

6.2.3. La production du cyanure d'hydrogène

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire volatil appartenant à la famille des cyanures, largement reconnu pour son rôle dans la lutte biologique contre les pathogènes du sol (Lotfi et al., 2022). Sa biosynthèse chez certaines souches de PGPR est assurée par une flavoenzyme membranaire, la HCN synthase, qui catalyse la conversion de la glycine en HCN et en dioxyde de carbone (Sehrawat et al., 2022). Parmi les différents acides aminés, la glycine est considérée comme le précurseur principal de la production de cyanure chez les microorganismes (Askeland et Morrison, 1983).

La production de HCN varie fortement selon les conditions environnementales. Elle est modulée par la composition des exsudats racinaires, la teneur en acides aminés dans la rhizosphère, la disponibilité du fer ferrique, la présence de sidérophores, ainsi que les pratiques agricoles appliquées (Knowles et Bunch, 1986).

Fait intéressant, la capacité à produire du HCN ne semble pas être spécifique à un genre bactérien particulier, ce qui confère aux bactéries productrices de HCN un potentiel important en tant qu'agents de biocontrôle et biofertilisants, favorisant ainsi une agriculture durable et la protection des cultures (Hyder et al., 2020).

6.2.4. La résistance systémique induite (ISR)

La résistance systémique induite (ISR) est un mécanisme de défense activé par les PGPR, qui prépare l'hôte végétal à réagir plus efficacement à de potentielles attaques phytopathogènes, sans déclencher de symptômes de maladie (Benhamou et Picard, 1999).

Ce mécanisme repose sur la reconnaissance par la plante de molécules élicitrices produites par les PGPR. Cette reconnaissance initie la transmission d'un signal systémique, impliquant des molécules de signalisation telles que l'acide jasmonique et l'éthylène, conduisant à l'activation de diverses réponses de défense (**Figure 04**). Parmi ces réponses figurent notamment le renforcement des parois cellulaires, la production d'enzymes de défense (peroxydases, chitinases) et la synthèse de composés antimicrobiens, limitant ainsi la pénétration et la propagation des agents pathogènes dans les tissus végétaux (Jourdan et al., 2008).

L'ISR procure une protection large spectre, non spécifique, contre divers types de phytopathogènes, y compris les champignons, bactéries, virus, insectes et nématodes (Wang et al., 2021). Ce mode de défense contribue à une meilleure tolérance aux stress biotiques, tout en maintenant la croissance et l'adaptation physiologique des plantes dans des environnements variés (Zhu et al., 2022).

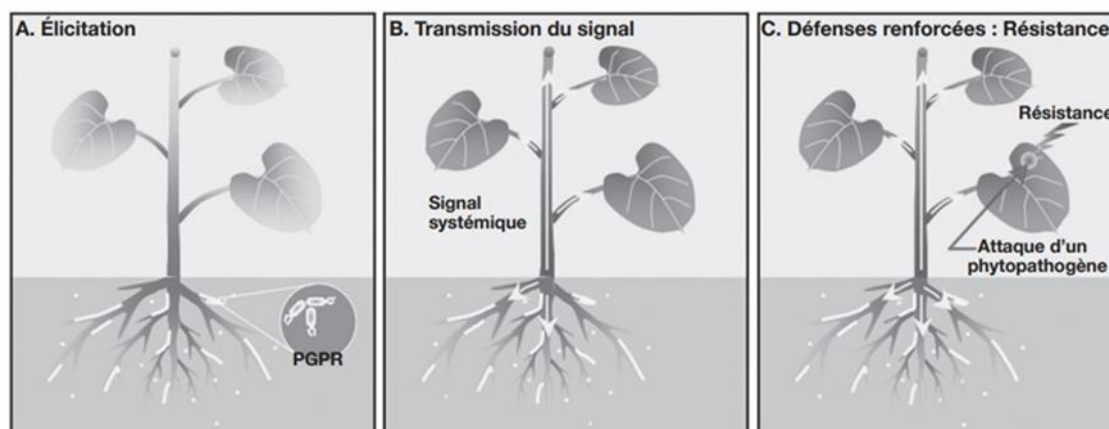


Figure 04 : L'induction de la résistance systémique chez les plantes par les PGPR (Jourdan et al., 2008).

7. L'utilisation des PGPR dans l'agriculture

L'agriculture moderne est confrontée à de nombreux défis, tels que la dépendance accrue aux intrants chimiques (engrais, pesticides), la dégradation progressive des sols, ainsi que la pollution environnementale qui en découle. Dans ce contexte, les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes émergent comme une alternative durable et écologique. Elles permettent non seulement d'améliorer la productivité agricole, mais également de réduire les impacts négatifs sur les écosystèmes et la santé humaine (Chandran et al., 2021).

Les PGPR peuvent ainsi être intégrées des différentes stratégies agricoles pour répondre à plusieurs enjeux majeurs, notamment :

7.1. La biofertilisation

Dans une perspective d'agriculture plus durable et respectueuse de l'environnement, l'utilisation de biofertilisants à base de PGPR constitue une stratégie prometteuse pour optimiser l'absorption des nutriments par les plantes, réduire les impacts environnementaux et améliorer à la fois le rendement et la qualité des productions agricoles (Kumawat et al., 2023). Ces biofertilisants, ayant la capacité de fixer l'azote, de solubiliser le phosphate ou de produire des sidérophores, contribuent à enrichir le sol en nutriments disponibles pour les plantes (Lugtenberg et al., 2013).

Les biofertilisants sont des agents microbiens, principalement composés de rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes, qui soutiennent la croissance

végétale de manière directe ou indirecte. Ils agissent en améliorant la disponibilité des nutriments dans la rhizosphère (Aloo et al., 2022), mais aussi en tant que biostimulants, en libérant des phytohormones essentielles, en luttant contre les agents pathogènes via des mécanismes antagonistes, ou encore en induisant une résistance systémique (ISR) chez les plantes (Samain et al., 2023).

7.2. La bioremédiation

L'utilisation excessive de produits agrochimiques, notamment les pesticides, ainsi que la pollution générée par les rejets industriels et les activités minières, représentent une menace significative pour les organismes vivants (Chaudhary et al., 2023 ; Sharma et al., 2024).

L'une des stratégies efficaces pour gérer ces contaminants est l'utilisation des PGPR. Ces bactéries peuvent être stimulées dans les sites contaminés en leur fournissant des nutriments et des conditions de croissance appropriées, ce qui leur permet de se développer pleinement et de produire davantage d'enzymes pour décomposer les polluants complexes en substances plus simples (Chen et Wang, 2017).

Les PGPR participent à la bioremédiation en favorisant la croissance des plantes et en atténuant les effets néfastes des substances toxiques environnementales grâce à leurs capacités intrinsèques, telles que la production de métabolites spécifiques (sidérophores, ACC désaminase, protéines de liaison aux métaux, etc.). De plus, elles peuvent intervenir par divers mécanismes, comme l'acidification, la chélation, la solubilisation du phosphate, la biosorption, la biotransformation, la biodégradation, la bioaccumulation, la précipitation et la biominéralisation (Gupta et al., 2024 ; Jan et al., 2024).

Ces mécanismes permettent de stimuler la croissance des racines, d'améliorer l'absorption des nutriments et de protéger les plantes des effets néfastes de ces polluants.

Des rhizobactéries telles que *Pseudomonas putida*, *Bacillus badius*, *Rhodococcus* sp. et *Rhizobacteria* sp. sont couramment utilisées dans la bioremédiation des sols (Johnson et al., 2004 ; Ali et al., 2020 ; Haider et al., 2021 ; Phulpoto et al., 2021).

7.3. La bioprotection

Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes jouent un rôle crucial dans la protection des plantes contre divers types de stress biotiques et abiotiques. Ces bactéries bénéfiques agissent de plusieurs manières pour protéger les plantes contre les agents pathogènes, notamment par la production de métabolites antimicrobiens, l'induction de la résistance systémique des plantes et la compétition pour les nutriments et l'espace avec les pathogènes (Yang et al., 2024).

Trois souches bactériennes, *Proteus mirabilis* R2, *Pseudomonas balearica* RF-2 et *Cronobacter sakazakii* RF-4, ont montré leur capacité à améliorer la croissance du blé sous conditions de sécheresse, contribuant ainsi à la résilience des cultures. De plus, les genres *Pseudomonas* et *Bacillus*, qui tolèrent des températures extrêmes et une salinité élevée, possèdent une activité catalase (CAT), ce qui leur permet de détoxifier les ROS générées par les stress thermique et hydrique. Ces bactéries facilitent également la colonisation des racines, ce qui favorise la croissance végétale en situation de stress (Chattaraj et al., 2025).

Les PGPR sont des agents de biocontrôle prometteurs pour la gestion des ravageurs et phytopathogènes (Rai et al., 2020). Leur application s'est révélée efficace contre diverses maladies fongiques, bactériennes et virales affectant de nombreuses cultures (Khabbaz et al., 2019). Ces bactéries exercent une activité antagoniste contre plusieurs pathogènes telluriques, notamment *Aphanomyces* spp., *Pythium* spp., *Fusarium* spp., *Gaeumannomyces graminis*, *Phytophthora* spp., *Sclerotium rolfsii* et *Thielaviopsis basicola* (Weller, 1988 ; Zhang et al., 2015 ; Khabbaz et al., 2019). Le recours au biocontrôle via les PGPR constitue ainsi une alternative écologique et durable aux pesticides chimiques dans la lutte contre les maladies phytopathogènes (Compant et al., 2005).

L'utilisation des PGPR dans les pratiques agricoles permet non seulement de réduire l'utilisation des pesticides chimiques, mais aussi de promouvoir une agriculture respectueuse de l'environnement, tout en améliorant la productivité des cultures agricoles (De Andrade et al., 2023).

8. Le stress salin

Le stress salin est un facteur environnemental majeur qui limite la croissance et la productivité des plantes dans de nombreuses régions du monde. Il est causé par une accumulation excessive de sels solubles, en particulier le chlorure de sodium, dans le sol, ce qui perturbe l'absorption de l'eau et des nutriments essentiels par les plantes (Khalid et al., 2024).

8.1. Les effets du stress salin sur les plantes

Les plantes sont régulièrement exposées à divers stress environnementaux, qu'ils soient biotiques ou abiotiques, lesquels réduisent leur croissance et ont des effets délétères sur leur développement ainsi que sur le rendement des cultures. Parmi ces stress, le stress salin figure parmi les facteurs abiotiques majeurs limitant le développement des plantes dans leurs environnements naturels (Chen et al., 2024).

Le stress salin perturbe de manière significative plusieurs processus physiologiques et développementaux. Il réduit la capacité des plantes à absorber l'eau et des nutriments essentiels tels que le potassium (K^+) et le calcium (Ca^{2+}), entraînant ainsi une diminution de la croissance, affectant notamment la germination des graines, la croissance des racines et des pousses, ainsi que la surface foliaire et la biomasse totale (Verma et al., 2022).

De plus, en raison de la forte salinité, les feuilles accumulent des concentrations toxiques de sodium (Na^+), ce qui peut provoquer la chute prématurée du feuillage, impactant davantage la croissance végétative (Ben Abdallah et al., 2016).

Au-delà du stress osmotique et de la toxicité ionique, un autre effet néfaste du stress salin est le stress oxydatif, induit par l'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui peuvent endommager les structures cellulaires et altérer le métabolisme global des plantes (Radhakrishnan et Krishnasamy, 2024).

8.2. Les effets de la salinité du sol sur la diversité microbienne rhizosphérique

La salinité du sol est l'un des facteurs abiotiques qui influencent considérablement la diversité microbienne de la rhizosphère, ainsi que la croissance des plantes et la productivité des cultures. L'excès d'ions salins tels que le sulfate (SO_4^{2-}), le calcium (Ca^{2+})

et le magnésium (Mg^{2+}), et en particulier le sodium (Na^+) et le chlorure (Cl^-), induit un stress osmotique qui réduit la disponibilité en eau (Xia et al., 2023). Cette contrainte entraîne une diminution de l'activité métabolique et de la croissance des microorganismes rhizosphériques, conduisant ainsi à une baisse globale de la diversité microbienne (Hou et al., 2021). Toutefois, certaines espèces sont capables de développer des mécanismes d'adaptation spécifiques leur permettant de tolérer des concentrations élevées de sel. Parmi ces mécanismes figurent : la synthèse de solutés compatibles, qui permet aux microorganismes de maintenir leur équilibre osmotique sans perturber leurs fonctions cellulaires ; la modification de la paroi cellulaire afin de limiter la perméabilité aux ions toxiques ; et l'activation de systèmes d'efflux ionique permettant d'expulser l'excès de sodium et de préserver ainsi l'intégrité cellulaire (Kumawat et al., 2022).

Le microbiome de la rhizosphère joue un rôle essentiel dans la survie des plantes en conditions environnementales défavorables (Mukhtar et al., 2018). En agriculture, plusieurs microorganismes rhizosphériques bénéfiques ont été identifiés et utilisés comme inoculants capables d'interagir avec les racines des plantes et d'améliorer leur tolérance au stress salin (Xia et al., 2023). De nombreuses espèces de rhizobactéries halotolérantes appartenant aux genres *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Rhizobium*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Arthrobacter* et *Flavobacterium* ont montré leur capacité à atténuer les effets de la salinité sur les cultures (Latif et al., 2023).

Chez le blé, par exemple, l'inoculation avec *Aeromonas hydrophila* / *A. caviae* MAS765, *Bacillus insolitus* MAS17, *Bacillus* sp. MAS620 et MAS820 stimule la croissance des plantes en conditions salines, notamment en limitant l'absorption du sodium (Ashraf et al., 2004). S'agissant du poivron, l'inoculation avec *Arthrobacter* sp. et *Bacillus* sp. améliore la tolérance au stress salin en favorisant l'accumulation de proline, un acide aminé osmorégulateur, dans les cellules végétales (Sziderics et al., 2007).

8.3. L'atténuation du stress salin dans les plantes par les PGPR

La salinité des sols constitue aujourd'hui un obstacle majeur à la sécurité alimentaire mondiale, le stress salin étant l'un des principaux facteurs abiotiques limitant la productivité agricole. Dans ce contexte, l'adoption de solutions durables, économiquement viables et respectueuses de l'environnement, telles que l'utilisation des PGPR, apparaît

comme une stratégie prometteuse pour améliorer les rendements des cultures (Latif et al., 2023).

Ces bactéries bénéfiques possèdent la capacité d'aider les plantes à tolérer des conditions salines en mobilisant plusieurs mécanismes d'adaptation physiologiques, biochimiques et moléculaires qui favorisent leur croissance et leur survie en milieux contraignants (Egamberdieva et al., 2019 ; Kumar et al., 2020).

8.3.1. La synthèse des auxines et de composés similaires

La production de phytohormones telles que les cytokinines, les gibbérellines et surtout les auxines constitue un autre mécanisme important par lequel les PGPR atténuent les effets toxiques du stress salin chez les plantes (Sagar et al., 2022).

Sous conditions salines, l'AIA synthétisé par ces rhizobactéries contribue à renforcer la tolérance des plantes en modulant les réponses physiologiques au stress. Des études ont notamment montré que certaines actinobactéries marines, comme *Dermacoccus*, peuvent stimuler le développement végétal en environnement salin (Rangseekaew et al., 2022).

L'AIA réduit les effets néfastes de la salinité en régulant le taux de photosynthèse, ce qui permet le maintien de la croissance foliaire. Il intervient également dans l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau et dans la réduction de l'accumulation de sodium (Na^+) dans les tissus végétaux (Desoky et al., 2020). De plus, cette hormone contribue à une meilleure architecture du système racinaire et favorise l'homéostasie métabolique, permettant ainsi une absorption accrue des nutriments et une augmentation de la tolérance au stress abiotique (Al-Turki et al., 2023).

8.3.2. La production des exopolysaccharides (EPS)

Les rhizobactéries promotrices de croissance des plantes jouent un rôle clé dans l'atténuation du stress salin, notamment par la production d'exopolysaccharides. Ces polymères de haut poids moléculaire ont la capacité de chélater les ions Na^+ présents dans le sol, limitant ainsi leur disponibilité et leur absorption par les plantes. Ils favorisent également la formation de biofilms protecteurs au niveau des racines et contribuent à la stabilité structurale du sol (Liu et al., 2022).

En formant une barrière physique autour du système racinaire, les EPS réduisent l'entrée du sodium dans les tissus végétaux et limitent sa translocation vers les parties aériennes, ce qui atténue les effets délétères du sel sur la croissance et la physiologie des plantes (Bhat et al., 2020).

Une étude récente a mis en évidence l'efficacité de la souche *Pseudescherichia liriopis* L3T, capable de produire des EPS ayant une forte affinité pour les ions Na^+ et Cl^- . L'inoculation de cette souche chez *Daucus carota* subsp. *sativus* (carotte) en conditions de stress salin a permis une augmentation significative de la longueur, du diamètre et du poids des racines par rapport au témoin non inoculé. Ces résultats suggèrent que les EPS produits par *Pseudescherichia liriopis* L3T jouent un rôle crucial dans la mitigation du stress salin et la promotion de la croissance végétale (Kim et al., 2024).

8.3.3. L'accumulation des osmolytes

L'accumulation d'osmolytes constitue un mécanisme essentiel permettant aux plantes de tolérer le stress salin. Lorsque la salinité du sol est élevée, elle induit un déséquilibre hydrique en réduisant la disponibilité de l'eau pour l'absorption racinaire, ce qui entraîne un stress osmotique. Pour y faire face et maintenir leur équilibre osmotique, les plantes accumulent des osmolytes, de petites molécules solubles et électriquement neutres (Mishra et al., 2021).

Les PGPR favorisent la biosynthèse et l'accumulation d'osmolytes chez les plantes, tels que la proline, la glycine bêtaïne et les sucres solubles. Ces composés contribuent à la protection des structures cellulaires, facilitent l'ouverture des stomates et optimisent la transpiration en améliorant le potentiel hydrique ainsi que la conductivité hydraulique des plantes. Cela favorise l'absorption de l'eau et des nutriments, même en conditions salines (Giannelli et al., 2023).

De nombreuses études ont confirmé que l'inoculation avec des PGPR induit une augmentation significative des osmolytes dans les plantes exposées au stress salin. Par exemple, El-Esawi et al. (2019) ont rapporté une accumulation accrue de sucres solubles, de glycine bêtaïne, de proline et d'autres protéines chez des plants de pois chiches inoculés avec *Azospirillum lipoferum*.

8.3.4. La modulation de l'enzyme aminocyclopropane-1-carboxylate(ACC) désaminase

L'éthylène est une hormone de croissance produite naturellement par les plantes. Elle intervient dans de nombreux processus biologiques essentiels, tels que la maturation des fruits, la floraison, la germination des graines, l'abscission des feuilles et la différenciation des tissus. Elle joue également un rôle clé dans l'élongation et la ramification des racines (Shekhawat et al., 2023).

Cependant, sous l'effet de divers stress, notamment la salinité, la production d'éthylène augmente de manière excessive, ce qui peut nuire à la croissance des plantes. Cette surproduction inhibe le développement des racines, des pousses et des feuilles, ralentissant ainsi la croissance globale (Brijesh Singh et al., 2019 ; Murali et al., 2021a).

Certaines PGPR produisent l'enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) désaminase, qui contribue à atténuer les effets du stress salin. Cette enzyme dégrade l'ACC, précurseur direct de l'éthylène, en α -cétobutyrate et en ammoniac, limitant ainsi la synthèse excessive d'éthylène. Grâce à cette activité, les niveaux d'éthylène restent modérés même en conditions de stress salin, favorisant ainsi la croissance végétale (Gowtham et al., 2020 ; Murali et al., 2021b).

8.3.5. Les enzymes antioxydants

Le stress salin induit chez les plantes la production excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), telles que le superoxyde (O_2^-), l'hydroxyle (OH^-) et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2). Ces molécules réactives interagissent spontanément avec les composés organiques, entraînant une peroxydation des lipides membranaires, une oxydation des protéines, une inhibition enzymatique, ainsi que des dommages à l'ADN et à l'ARN. Ce phénomène est globalement désigné sous le nom de stress oxydatif (Habib et al., 2016).

Pour contrer ces effets délétères, un système de défense antioxydant est activé, notamment sous l'influence des PGPR. Ces bactéries stimulent chez les plantes la production d'enzymes antioxydantes, telles que la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), la peroxydase (POD), la glutathion peroxydase et l'ascorbate peroxydase.

Ces enzymes neutralisent les molécules réactives ROS, maintenant leur concentration à des niveaux tolérables, ce qui contribue à limiter les dommages oxydatifs (Habib et al., 2016).

Sous stress salin induit par le NaCl, le radical superoxyde (O_2^-) est la molécule réactive la plus couramment générée. La SOD est la première ligne de défense enzymatique, catalysant la conversion du superoxyde en H_2O_2 . Celui-ci est ensuite dégradé en eau (H_2O) et en oxygène (O_2) grâce à l'action combinée de la CAT et de la POD. Ce processus aide significativement les plantes à mieux tolérer le stress oxydatif lié à la salinité (Huang et al., 2022).

Matériel et méthodes

1. Revivification des souches bactériennes

La réactivation des douze souches fournies par Dr Boufercha O., comprenant neuf bactéries et trois actinobactéries, a été effectuée à partir de tubes de conservation de type Eppendorf. À l'aide d'une micropipette, 100 µL de chaque culture ont été prélevés, puis ensemencés dans un bouillon approprié pour favoriser la reprise de la croissance : les bactéries ont été cultivées dans un bouillon nutritif, tandis que les actinobactéries ont été mises en culture dans un bouillon ISP2 (International *Streptomyces* Project 2) (Shirling et Gottlieb, 1966) (**Annexe 01**).

Les cultures ont été incubées à 30 °C pendant 48 heures pour les bactéries, et pendant 7 jours pour les actinobactéries. À l'issue de cette incubation, chaque culture a été prélevée à l'aide d'une anse de platine stérile, puis ensemencée sur une boîte de Pétri contenant le milieu solide correspondant (gélose nutritive ou gélose ISP2). Les boîtes ont été incubées dans les mêmes conditions que les cultures liquides. La pureté des souches a été vérifiée par l'observation des caractères morphologiques des colonies et par l'absence de toute contamination.

2. Préparation des suspensions bactériennes

Dans cette étude, douze souches ont été utilisées, dont neuf bactéries (S1, S4, S6, S9, S11, S13, S14, S16 et S17) et trois actinobactéries (SS6, SS7 et SS9). Pour chaque souche, une suspension bactérienne a été préparée dans un milieu LB (Luria-Bertani) (Riffat et al., 2021) (**Annexe 01**). À cet effet, une colonie issue d'une culture jeune a été prélevée à l'aide d'une anse de platine stérilisée, puis inoculée dans un tube contenant 7 mL de milieu LB liquide.

L'incubation a été effectuée à 30 °C pendant 24 à 48 heures pour les bactéries, et pendant 7 jours pour les actinobactéries. Après incubation, la densité optique des cultures a été mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre de type Dirizoom, à 600 nm pour les bactéries (Rahal, 2022) et à 620 nm pour les actinobactéries (Djelouat et Mahdeb, 2019). La densité optique a ensuite été ajustée à une valeur de 0,5, utilisée pour les tests ultérieurs.

3. Mise en évidence des activités PGPR

3.1. Solubilisation du zinc

La solubilisation du zinc a été étudiée sur un milieu contenant du zinc insoluble, préparé selon la méthode de Bunt et Rovira (1955) (**Annexe 01**). Ce milieu a été préparé avec différentes concentrations du NaCl (0 M, 0,25 M, 0,5 M, 0,75 M, 1 M, 1,25 M et 1,5 M) afin d'évaluer l'effet de la salinité sur l'activité des souches.

Les boîtes de Pétri ont été divisées en quatre zones, permettant l'inoculation simultanée de plusieurs souches sur une même boîte. Un volume de 10 µL de chaque suspension bactérienne a été déposé sous forme de spot sur le milieu contenant de l'oxyde de zinc (ZnO). L'expérience a été réalisée en triplicat.

Après incubation à 30 °C pendant 72 heures pour les bactéries et 7 jours pour les actinobactéries, l'apparition de halos autour des colonies bactériennes indique la solubilisation du ZnO (**Figure 05**). Le diamètre des halos et des colonies a été mesuré, et l'efficacité de solubilisation du zinc (ESZ) a été calculée selon les méthodes décrites par Khangahi et al. (2018) et Rafique et al. (2022).

$$ESZ (\%) = \frac{\text{Diamètre du halo de solubilisation du ZnO (mm)}}{\text{Diamètre de la colonie bactérienne (mm)}} \times 100$$

Les microorganismes présentant les valeurs de ESZ les plus élevées ont été considérés comme les plus efficaces pour la solubilisation du zinc.

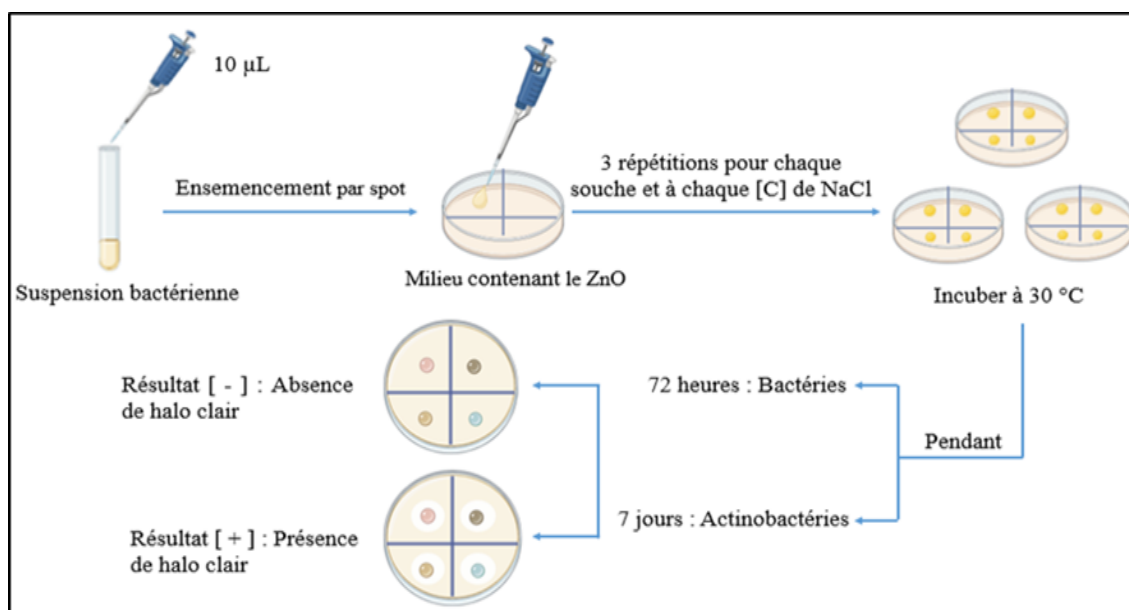


Figure 05 : Représentation schématique du test de solubilisation du ZnO.

3.2. Solubilisation du manganèse

Conformément à la méthode décrite par Sanket et al. (2017), neuf souches bactériennes ont été testées pour leur capacité à solubiliser le dioxyde de manganèse (MnO_2) sur un milieu de gélose nutritive (GN) modifiée, supplémenté en MnO_2 à une concentration de 50 mM. Les actinobactéries ont été cultivées sur un milieu ISP2 enrichi de la même concentration en MnO_2 . Pour évaluer l'effet de la salinité sur cette activité, les milieux ont été préparés avec différentes concentrations de NaCl : 0 M, 0,25 M, 0,5 M, 0,75 M, 1 M, 1,25 M et 1,5 M.

Les boîtes de Pétri ont été divisées en quatre compartiments, permettant ainsi l'inoculation de plusieurs souches sur une même boîte. Un volume de 10 µL de chaque suspension bactérienne a été déposé en spot sur les milieux GN et ISP2 enrichis en MnO_2 . L'expérience a été réalisée en triplicat (**Figure 06**).

Après incubation à 30 °C pendant 72 heures pour les bactéries et 7 jours pour les actinobactéries, les boîtes ont été inondées avec une solution de Lugol (**Annexe 02**), utilisée comme indicateur pour visualiser les zones de solubilisation. Le diamètre du halo de solubilisation autour des colonies, ainsi que celui des colonies elles-mêmes, a été mesuré à l'aide d'une règle millimétrée. Pour chaque souche, les données obtenues à partir des trois répétitions ont été utilisées pour calculer une valeur moyenne.

L'efficacité de solubilisation du manganèse (ESM %) a ensuite été déterminée selon la formule suivante :

$$\text{ESM (\%)} = \frac{\text{Diamètre du halo de solubilisation du MnO}_2 \text{ (mm)}}{\text{Diamètre de la colonie bactérienne (mm)}} \times 100$$

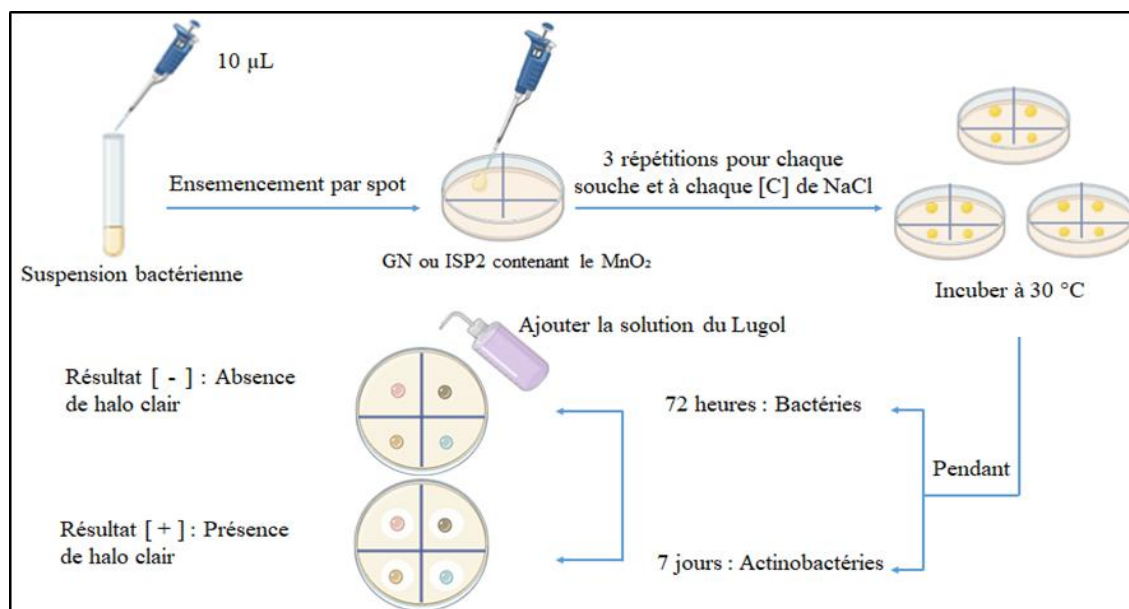


Figure 06 : Représentation schématique du test de solubilisation du MnO₂.

3.3. Solubilisation du calcium

Les douze souches étudiées ont été évaluées pour leur capacité à solubiliser le carbonate de calcium (CaCO₃), selon la méthode décrite par Peper et al. (2022). Les tests ont été réalisés dans des boîtes de Pétri contenant un milieu de culture supplémenté en CaCO₃ (**Annexe 01**), préparé avec différentes concentrations de NaCl : 0 M, 0,25 M, 0,5 M, 0,75 M, 1 M, 1,25 M et 1,5 M, afin d'évaluer l'influence de la salinité sur la solubilisation. Chaque boîte a été subdivisée en quatre compartiments, permettant l'inoculation de quatre souches différentes.

L'inoculation a été effectuée par dépôt de 10 µL de chaque suspension bactérienne en spot, avec trois répétitions pour chaque souche. Les boîtes de Pétri ont été incubées à 30 °C pendant 72 heures pour les bactéries et 7 jours pour les actinobactéries (**Figure 07**).

À l'issue de l'incubation, l'apparition d'un halo clair autour des colonies a été considérée comme un indicateur positif de la solubilisation du carbonate de calcium.

L'efficacité de solubilisation du calcium (ESC) a été calculée selon la formule suivante :

$$\text{ESC (\%)} = \frac{\text{Diamètre du halo de solubilisation du CaCO}_3 \text{ (mm)}}{\text{Diamètre de la colonie bactérienne (mm)}} \times 100$$

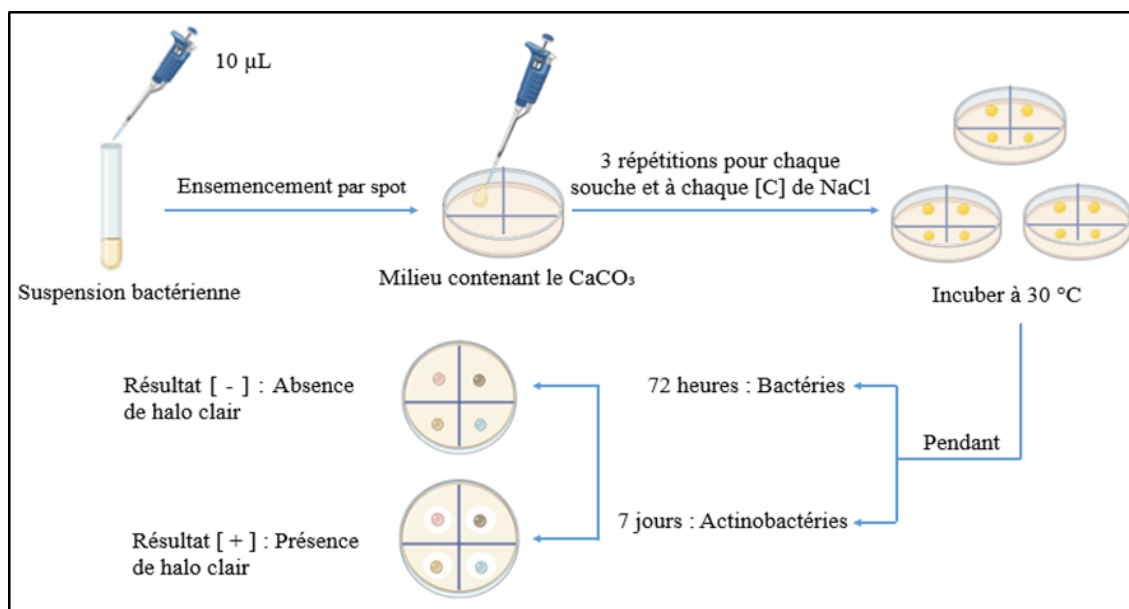


Figure 07 : Représentation schématique du test de solubilisation du CaCO_3 .

3.4. Production de l'ammoniac (NH_3)

La production d'ammoniac par les douze souches bactériennes a été testée dans des tubes contenant 5 mL d'eau peptonnée stérile (**Annexe 01**), selon la méthode de Cappuccino et Sherman (1992). Du NaCl a été ajouté à différentes concentrations : 0 M, 0,25 M, 0,5 M, 0,75 M, 1 M, 1,25 M et 1,5 M, afin d'évaluer l'effet de la salinité.

Chaque tube a été inoculé à l'aide de quelques colonies bactériennes prélevées à partir de cultures jeunes. Les bactéries ont été incubées à 30 °C pendant 48 heures, et les actinobactéries pendant 7 jours (**Figure 08**). Après incubation, 0,5 mL de réactif de Nessler a été ajouté dans chaque tube. L'apparition d'une couleur allant du jaune à l'orange ou au brun a été considérée comme un résultat positif (Cappuccino et Sherman, 1992).

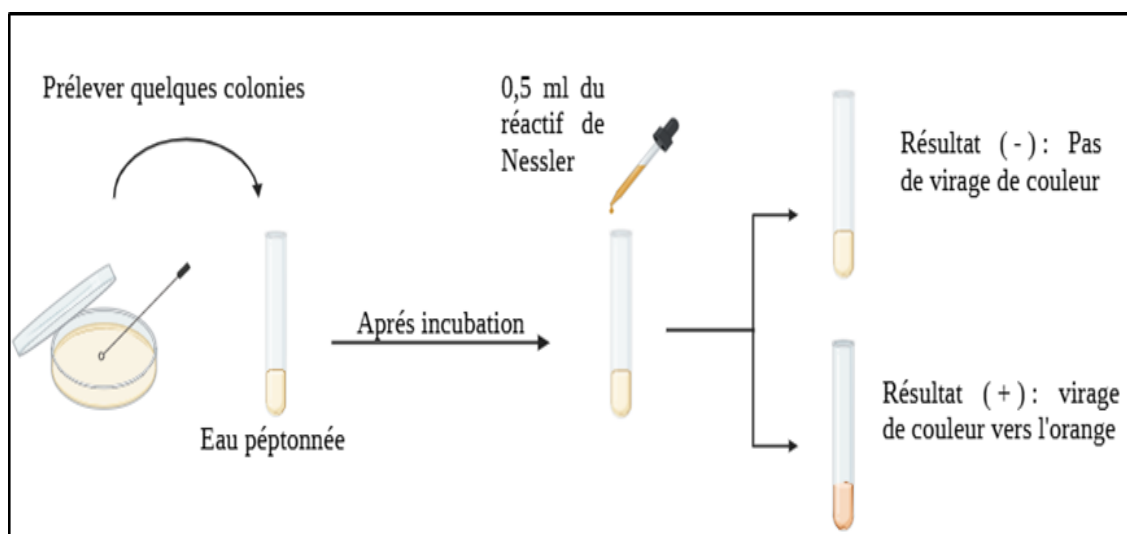


Figure 08 : Représentation schématique du test de production d'ammoniac.

3.5. Formation de biofilm

La capacité des douze souches bactériennes à former des biofilms a été évaluée par un test qualitatif réalisé dans des tubes en verre secs. Pour cela, quelques colonies prélevées sur des cultures jeunes ont été inoculées dans 3 mL de bouillon LB stérile à l'aide d'une anse de platine (Haque et al., 2020). Les tubes ont été incubés à 30 °C pendant 3 jours pour les bactéries, et 7 jours pour les actinobactéries.

Après incubation, les tubes ont été soigneusement vidés, puis rincés plusieurs fois à l'eau distillée stérile pour éliminer les cellules non adhérentes. Une solution de cristal violet à 1 % a ensuite été ajoutée dans chaque tube pour colorer les biofilms formés sur les parois. Après 45 minutes à température ambiante, l'excès de colorant a été éliminé, et les tubes ont de nouveau été rincés à l'eau distillée stérile (Afreenish et al., 2011) (**Figure 09**). La formation de biofilm a été mise en évidence par l'apparition d'une coloration violette adhérent aux parois internes des tubes (Musk et al., 2005).

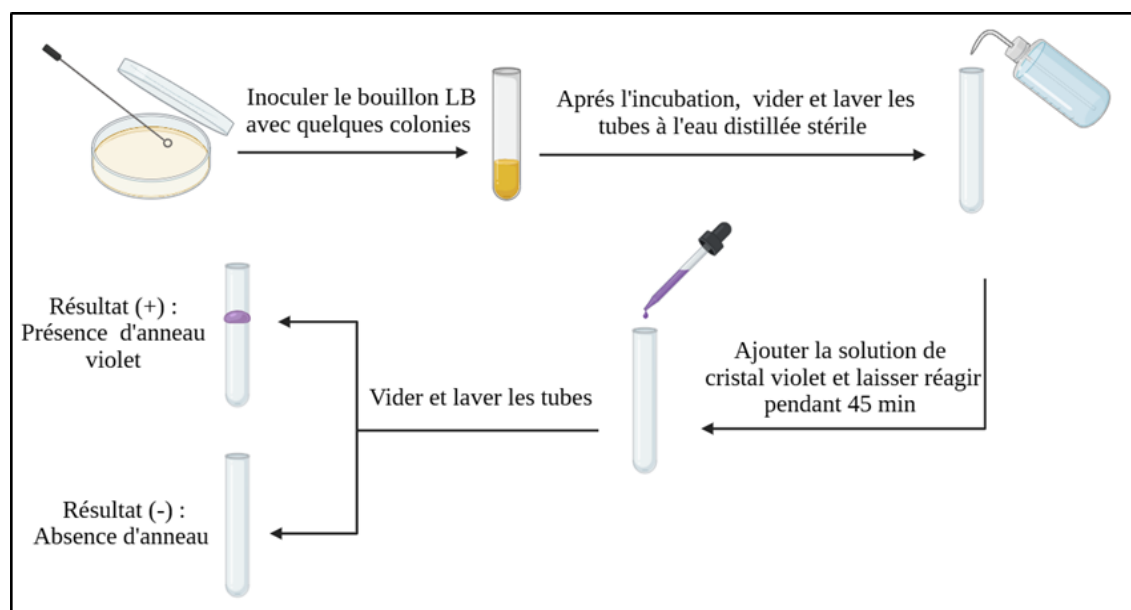


Figure 09 : Représentation schématique du test de formation de biofilm.

3.6. Test d'antagonisme *in vitro*

Ce test a pour objectif d'évaluer l'activité inhibitrice de douze souches bactériennes vis-à-vis de six souches fongiques phytopathogènes. Quatre de ces souches, à savoir *P. griseofulvum* (AY 373917.1), *A. flavus* (LN 482517.1), *A. niger* (KY 566164.1) et *A. fumigatus* (KF 815581.1), ont été aimablement fournies par Dr Zaamouchi A. Les deux autres souches de moisissures, *Fusarium* sp. et *Alternaria* sp., ont été aimablement fournies par Dr Harrat W., directrice de l'INRAA.

3.6.1. Repiquage des souches fongiques

À l'aide d'une anse de platine stérile, un fragment de mycélium est prélevé sur le bord de la colonie puis transféré au centre d'une nouvelle boîte de Pétri contenant du milieu gélosé PDA (Potato dextrose agar) (**Annexe 01**). Les boîtes sont ensuite incubées à 30°C pendant 4 à 7 jours (Vincent et al., 1991). Après incubation, la pureté des souches est vérifiée afin de s'assurer de l'absence de contamination.

3.6.2. Mise en évidence de l'activité antagoniste des souches bactériennes

L'activité antagoniste des souches a été évaluée *in vitro* par la méthode de double culture sur boîtes de Pétri contenant du milieu PDA (Skidmore et Dickinson, 1976 ;

Chauhan et al., 2016 ; Pellegrini et al., 2020). Trois répétitions ont été réalisées pour chaque souche bactérienne.

Pour les bactéries, un disque de moisissure phytopathogène âgé de 7 jours (6 mm de diamètre) a été déposé au centre d'une boîte de Pétri contenant du milieu PDA. Ensuite, un inoculum d'environ 2 µL a été inoculé par spot à une distance de 3 cm du disque fongique (Cherif-Silini et al., 2016). Les boîtes ont été incubées à 30 °C pendant 5 à 7 jours afin d'observer une éventuelle inhibition de la croissance fongique par les bactéries (**Figure 10**).

Pour les actinobactéries, un disque de 6 mm de diamètre de la souche actinobactérienne, cultivée au préalable sur milieu ISP2, a été déposé à 3 cm du centre de la boîte de Pétri contenant également du milieu PDA. Après incubation pendant 48 heures à 30 °C, un disque de moisissure phytopathogène (6 mm) a été placé au centre de la boîte (Djebaili, 2021). L'incubation s'est poursuivie à 30 °C pendant 5 à 7 jours (**Figure 11**).

Dans les deux cas, des boîtes témoins ne contenant que l'agent phytopathogène ont également été incubées dans les mêmes conditions (**Figure 12**).

3.6.3. Mesure de l'activité antagoniste

L'activité antagoniste des souches bactériennes a été mise en évidence par la formation d'un halo d'inhibition autour de la zone d'interaction, indiquant une activité antifongique positive. Pour calculer cette inhibition, les rayons de croissance mycélienne des moisissures ont été mesurés dans les boîtes de double culture ainsi que dans les boîtes témoins. Le pourcentage d'inhibition de la croissance fongique (PI) a ensuite été calculé selon la formule suivante (Djebaili, 2021) :

$$PI (\%) = [(R_1 - R_2)/R_1] \times 100$$

Où :

PI (%) : Pourcentage d'inhibition de la croissance mycélienne de la moisissure phytopathogène par la souche bactérienne antagoniste.

R₁ : Rayon de croissance de la moisissure dans la boîte témoin.

R₂ : Rayon de croissance de la moisissure en présence de la souche bactérienne.

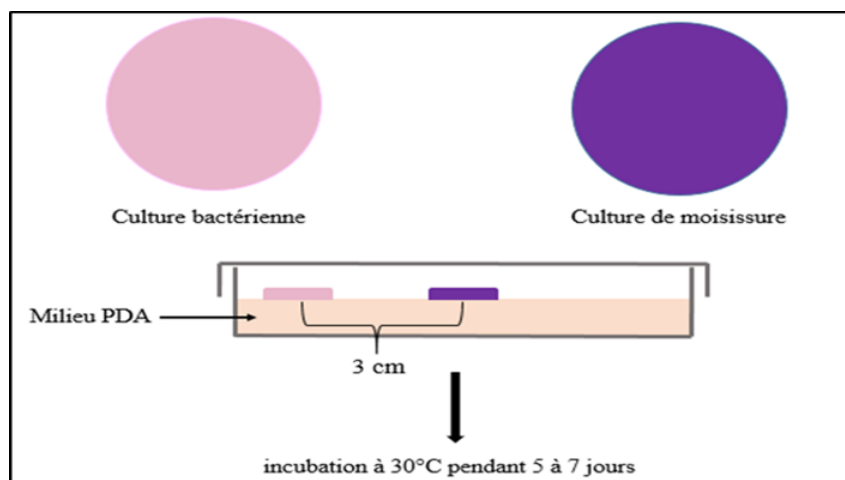


Figure 10 : Représentation schématique de l'interaction antagoniste entre une bactérie et une moisissure phytopathogène.

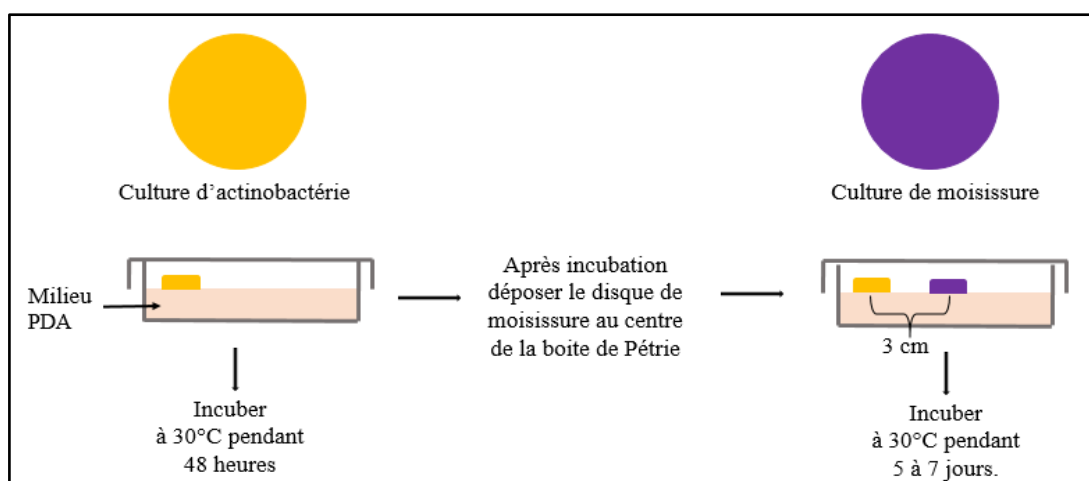


Figure 11 : Représentation schématique de l'interaction antagoniste entre une actinobactérie et une moisissure phytopathogène.

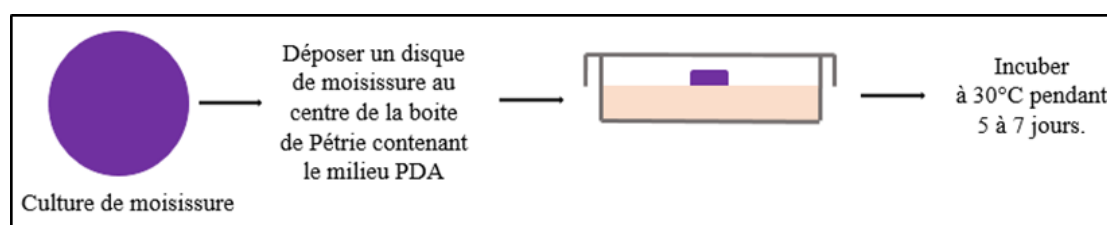


Figure 12 : Représentation schématique du témoin en l'absence de souche antagoniste.

Résultats et discussion

Dans le cadre de ce travail, nous avons évalué plusieurs caractéristiques associées aux activités des bactéries PGPR, tant en conditions normales qu'en situation de stress salin. Les tests ont porté sur des propriétés clés impliquées dans la promotion de la croissance végétale, à savoir la solubilisation des micronutriments essentiels tels que le zinc et le manganèse, la production d'ammoniac, la capacité de formation de biofilm, ainsi que l'activité antagoniste vis-à-vis des moisissures phytopathogènes. Ces paramètres ont été analysés afin de mieux comprendre le potentiel adaptatif et fonctionnel des souches testées face à la salinité, un facteur de stress majeur limitant la productivité agricole.

1. La solubilisation du zinc

D'après les résultats présentés dans la **figure 13**, en absence de NaCl, les douze souches testées (S1, S4, S6, S9, S11, S13, S14, S16, S17, SS6, SS7 et SS9) ont montré une capacité de solubilisation du ZnO, avec une efficacité variable selon la souche. Parmi elles, l'actinobactérie SS7 a présenté l'efficacité maximale (400 %), suivie de la souche S6 (300,07 %) et de SS6 (257,14 %). En revanche, la plus faible efficacité de solubilisation (ESZ) du ZnO a été observée chez la souche bactérienne S17 (130 %).

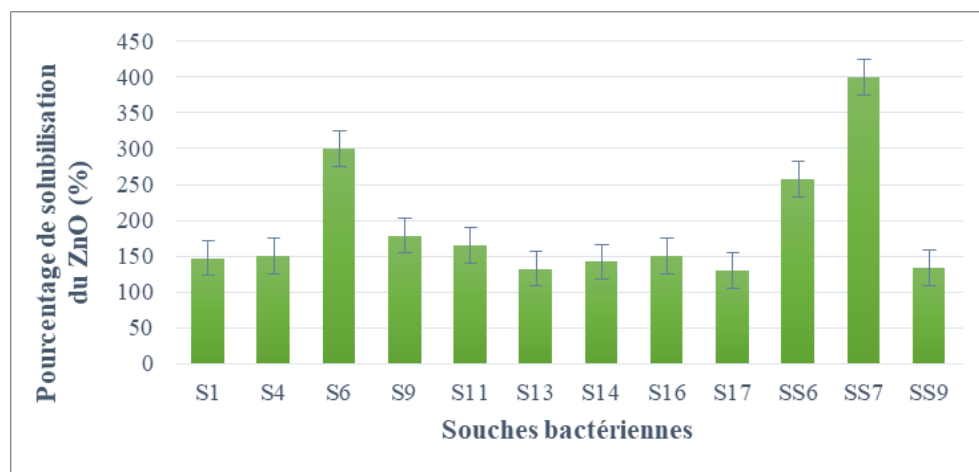


Figure 13 : Efficacité de solubilisation du ZnO par les souches testées en absence de stress salin.

En présence de chlorure de sodium, les souches testées ont montré des taux variables de solubilisation du ZnO en fonction de la concentration du NaCl ajoutée au milieu. Les résultats présentés dans la **figure 14** indiquent qu'aux concentrations de 0,25 M, 0,5 M, 0,75 M, 1 M et 1,25 M, les douze souches conservent une capacité de solubilisation du ZnO, avec une efficacité variant selon la souche et la concentration en sel. La solubilisation maximale a été observée chez la souche SS7 (600 %) à 1,25 M de NaCl,

tandis que la plus faible efficacité a été enregistrée chez l'actinobactérie SS9 (147,62 %) à 0,75 M.

À 1,5 M de NaCl, seules onze souches conservent une activité de solubilisation (soit 91,66 %), la souche S14 n'ayant montré aucune activité à cette concentration. Une augmentation de la ESZ a été observée chez les souches S1, S4, S9, S11, S13, S16, S17, SS6 et SS9, tandis qu'une diminution a été notée pour les souches S6 et SS7, comparativement à la condition sans sel (0 M). À cette concentration élevée, la souche la plus performante reste SS7 (362,47 %), tandis que l'efficacité la plus faible est observée chez la souche S17 (162,52 %).

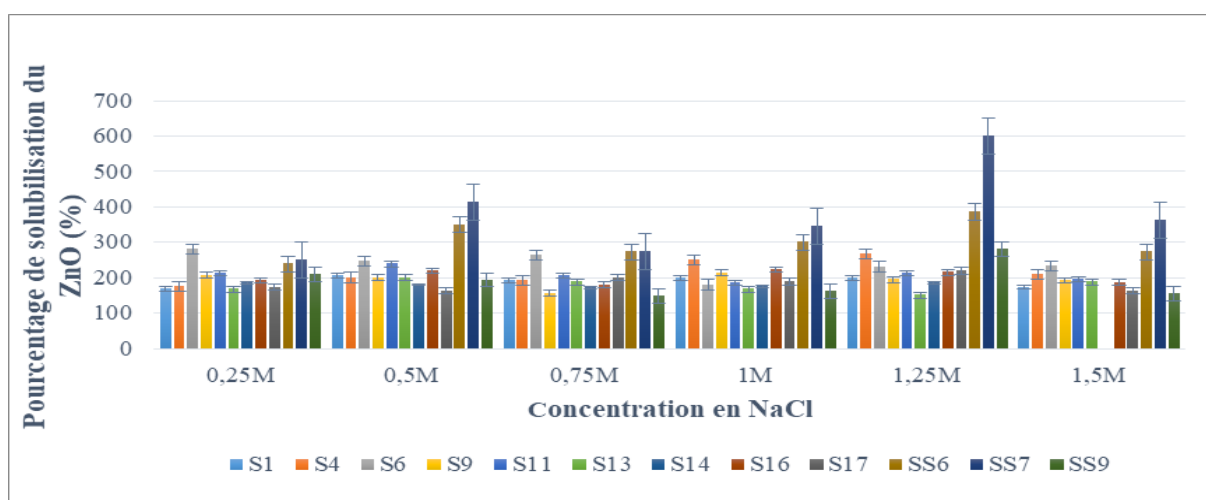


Figure 14 : Efficacité de solubilisation du ZnO sous stress salin.

Le zinc (Zn) est un micronutriment essentiel à la croissance, au développement, à la reproduction et aux processus métaboliques des plantes (Sindhu et al., 2019). Dans le sol, la majorité du zinc est présente sous des formes insolubles, telles que l'hydroxyde de zinc ($\text{Zn}(\text{OH})_2$), ZnO et carbonate de zinc (ZnCO_3), alors que les plantes l'absorbent principalement sous forme de cation divalent Zn^{2+} ou de complexes chélatés (Abaid-Ullah et al., 2015).

Ce métal joue un rôle clé dans la régulation de la production de phytohormones, la synthèse de l'amidon et des protéines, le métabolisme des glucides et de l'auxine, ainsi que dans la croissance et la multiplication cellulaires (Alloway, 2008). Il agit également comme cofacteur pour les six grandes classes d'enzymes : hydrolases, isomérases, ligases, lyases, oxydoréductases et transférases (Rehman et al., 2019 ; Ullah et al., 2020).

En condition de stress salin, le zinc contribue à atténuer les effets délétères de la salinité, notamment en protégeant l'appareil photosynthétique contre le stress oxydatif, en

stimulant la synthèse de métabolites secondaires, en régulant l'expression des gènes liés au stress, et en activant les systèmes antioxydants impliqués dans la détoxification des espèces réactives de l'oxygène (Shao et al., 2023 ; Sethi et al., 2025). Il limite également l'absorption du sodium (Na^+) en maintenant l'intégrité et la perméabilité des membranes cellulaires.

Une carence en zinc peut entraîner un ralentissement du métabolisme azoté (Singh et al., 2005), une réduction de la photosynthèse, du développement floral et fruitier, de la synthèse des glucides (Alloway, 2004 ; Tavallali et al., 2010), ainsi qu'une diminution des concentrations de l'AIA dans les tissus végétaux (Cakmak et al., 1989).

Dans ce contexte, les bactéries solubilisatrices du zinc représentent une alternative prometteuse pour améliorer la disponibilité du zinc dans les sols (Upadhyay et al., 2022). Les souches testées dans notre étude ont montré une capacité de solubilisation du ZnO , probablement liée à plusieurs mécanismes : acidification du milieu par libération de protons, sécrétion d'agents chélateurs et excrétion de métabolites comme les acides organiques (Shao et al., 2023), notamment l'acide lactique, acétique, succinique, formique, isobutyrique et isovalérique (Mumtaz et al., 2019). Toutefois, l'acide gluconique est considéré comme le principal acide organique produit par la majorité des bactéries solubilisatrices du zinc, rendant ce dernier plus disponible pour les plantes (Yadav et al., 2023).

Nos résultats sont en accord avec ceux de Srithaworn et al. (2023), qui ont démontré la capacité de deux souches de rhizobactéries (*Priestia megaterium* KAH109 et *P. aryabhatai* KEX505), isolées de sols rhizosphériques de patate douce, d'arachide et de manioc, à solubiliser efficacement le zinc en conditions non salines. Cette concordance avec nos résultats obtenus en milieu non salin suggère que la solubilisation du zinc constitue un mécanisme commun chez de nombreuses souches de PGPR, favorisant la biodisponibilité des nutriments et la croissance des plantes. En l'absence de données sur la solubilisation du zinc en conditions salines, notre comparaison s'est limitée aux travaux réalisés en conditions non salines.

2. La solubilisation du manganèse

L'efficacité de solubilisation du MnO_2 par les douze souches testées en absence de NaCl est présentée dans la **figure 15**. Dans ces conditions, cinq souches ont montré une capacité de solubilisation du manganèse, représentant 41,67 % de l'ensemble des souches.

Il s'agit des bactéries S1, S4, S9 ainsi que des actinobactéries SS6 et SS7. L'efficacité de solubilisation du MnO_2 (ESM) la plus élevée a été enregistrée chez la souche SS6 (286,11 %), suivie de SS7 (133,33 %). En revanche, l'efficacité la plus faible a été observée chez la souche bactérienne S1 (45,45 %).

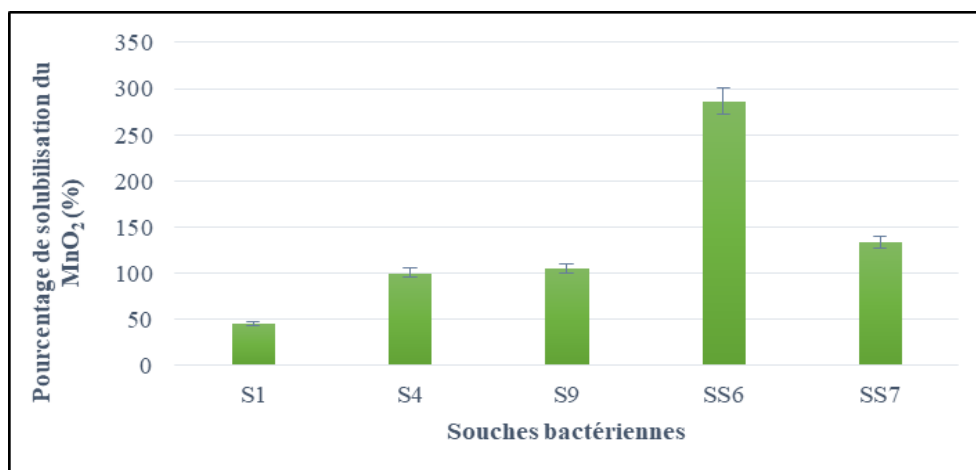


Figure 15 : Efficacité de solubilisation du MnO_2 en condition non saline.

En conditions de stress salin (**Figure 16**), la capacité des souches à solubiliser le MnO_2 varie considérablement selon la concentration en sel. Les souches bactériennes S1, S4 et S9, capables de solubiliser le manganèse en conditions non salines, perdent cette aptitude entre 0,25 M et 1,25 M de NaCl, avant de la retrouver à 1,5 M avec une efficacité respective de 13,63 % pour S1, 200 % pour S4 et 308,71 % pour S9. Concernant les actinobactéries SS6 et SS7, aucune activité de solubilisation n'est détectée à 0,25 M et 0,5 M, mais une reprise de cette activité est observée à 0,75 M, 1 M et 1,25 M ; toutefois, elles deviennent à nouveau incapables de solubiliser le MnO_2 à 1,5 M.

En revanche, certaines souches, telles que S6, S11, S14 et S16, n'expriment une capacité de solubilisation du MnO_2 qu'à la concentration saline la plus élevée (1,5 M). À ce niveau de stress, elles présentent des efficacités notables, atteignant 567,96 % pour S6, 410,82 % pour S11, 375,14 % pour S14, et 188,88 % pour S16. Ces résultats suggèrent que, chez ces souches, la solubilisation du manganèse pourrait être induite spécifiquement par un stress salin intense, traduisant une réponse adaptative favorable à des conditions extrêmes.

La souche S17, quant à elle, ne solubilise le manganèse qu'à 0,75 M et 1 M. La souche SS9, qui ne présente aucune activité en absence de sel, devient progressivement active entre 0,75 M et 1,25 M. À l'opposé, la souche S13 demeure inactive quelle que soit

la concentration en NaCl, traduisant une incapacité totale à solubiliser le MnO_2 dans les conditions testées.

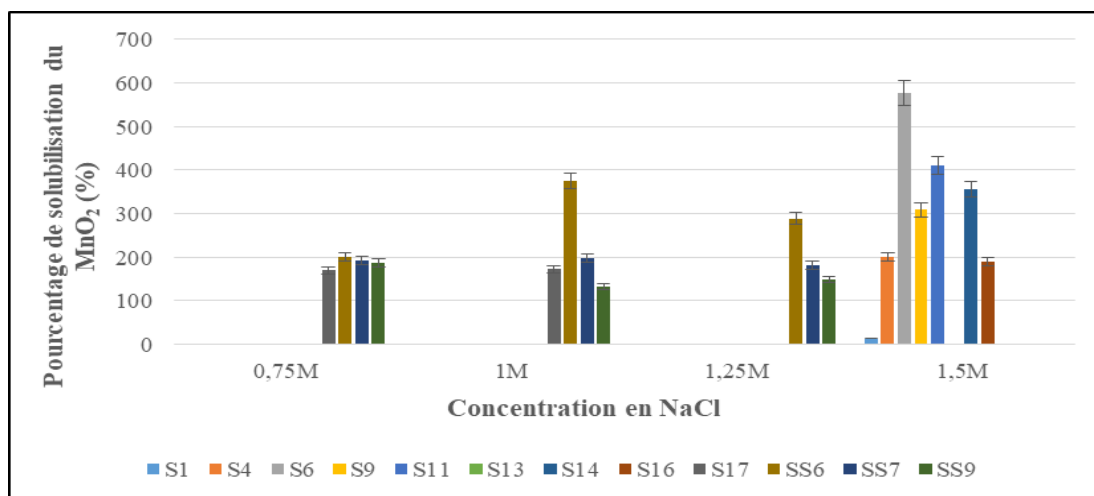


Figure 16 : Efficacité de solubilisation du MnO_2 sous stress salin.

Le manganèse (Mn) est un micronutriment essentiel impliqué dans plusieurs processus physiologiques chez les plantes. Dans le sol, il existe sous diverses formes, dont certaines, comme la forme oxydée Mn^{4+} (notamment le MnO_2), sont insolubles et donc non assimilables (Mizuno et al., 2006). Seule la forme réduite Mn^{2+} , soluble dans la solution du sol, peut être absorbée par les plantes (Pittman, 2005).

Le manganèse joue un rôle central dans la photosynthèse, la respiration, la régulation des ROS, la défense contre les pathogènes, l'activation des phytohormones, ainsi que la biosynthèse des acides aminés et des protéines (Alejandro et al., 2020). Une carence en Mn entraîne une baisse de la biomasse (Pedas et al., 2005), souvent due à une perturbation des chloroplastes et de la photosynthèse, avec une réduction de la chlorophylle (Alejandro et al., 2017). Des chloroses, puis des nécroses peuvent apparaître (Khoshru et al., 2023), accompagnées d'une sensibilité accrue aux agents pathogènes (Heine et al., 2011) et d'un affaiblissement du fonctionnement racinaire (Schmidt et al., 2016).

Le manganèse joue également un rôle dans la tolérance au stress salin en régulant l'homéostasie ionique et osmotique (Hatami et Pourakbar, 2020), en limitant l'accumulation de Na^+ , et en activant les enzymes antioxydantes telles que la SOD et la CAT (Rahman et al., 2016).

Dans ce contexte, les bactéries solubilisatrices de manganèse représentent une alternative prometteuse pour améliorer la biodisponibilité de ce micronutriment. Dans cette

étude, certaines souches ont montré une capacité à solubiliser le MnO_2 en conditions normales et ont conservé cette aptitude sous stress salin, tandis que d'autres ne l'exprimaient qu'en présence de NaCl . Cette activité pourrait être due à la réduction enzymatique du MnO_2 en Mn^{2+} , qui peut servir d'accepteur final d'électrons pour les bactéries anaérobies ou anaérobies facultatives (Bromfield et David, 1976). En outre, certaines PGPR produisent des acides organiques (formique, oxalique, pyruvique, salicylique, citrique, malique), responsables de l'acidification du milieu et favorisant ainsi la solubilisation du MnO_2 (Ijaz et al., 2021).

Nos résultats sont en accord avec ceux d'Ijaz et al. (2021), qui ont isolé des souches du genre *Bacillus* capables de solubiliser le manganèse et d'améliorer la croissance du maïs. En raison de l'absence de travaux portant sur la solubilisation du manganèse en conditions salines, les résultats obtenus ont été comparés à ceux rapportés en milieux non salins. Cette concordance suggère que la capacité des PGPR à solubiliser le manganèse est un mécanisme largement partagé, jouant un rôle clé dans la promotion de la croissance végétale, y compris en environnement stressant.

3. La solubilisation du calcium

Les douze souches bactériennes sont testées pour leur capacité à solubiliser le calcium sur un milieu solide contenant du CaCO_3 , en présence de différentes concentrations de NaCl (de 0 M à 1,5 M). Après la période d'incubation, toutes les souches présentent une croissance bactérienne, qui varie en fonction du degré de salinité du milieu. En absence de sel (0 M NaCl), la croissance est observée pour l'ensemble des souches (**Figure 17**). Toutefois, à mesure que la concentration en NaCl augmente, certaines souches perdent leur capacité à croître, notamment au-delà de 0,5 M pour plusieurs d'entre elles. En revanche, certaines souches, telles que S9, S11, S14, S16 et SS7, maintiennent leur croissance à toutes les concentrations testées (de 0 M à 1,5 M) (**Figure 18**). Cependant, aucune des souches testées ne présente d'halo de solubilisation du calcium, quelle que soit la concentration en NaCl .



Figure 17 : Croissance des souches bactériennes sur milieu solide contenant du CaCO_3 , en absence de NaCl (Photos personnelles).

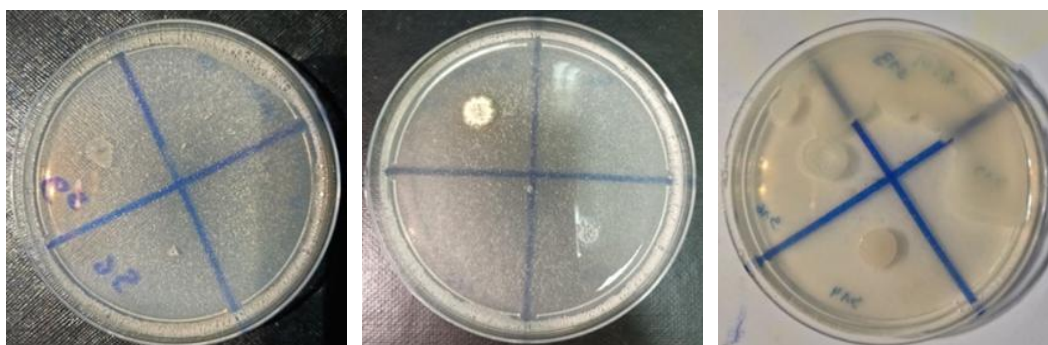


Figure 18 : Croissance des souches bactériennes sur milieu solide contenant du CaCO_3 avec 1,5 M de NaCl (Photos personnelles).

L'absence de solubilisation du calcium observée, y compris chez les souches capables de croître en conditions salines, suggère que la tolérance à la salinité n'est pas nécessairement corrélée à la capacité de solubiliser le calcium. Cette absence totale de solubilisation, même en condition non saline, peut être expliquée par plusieurs hypothèses. Il est possible que ces bactéries ne possèdent pas, ou n'expriment pas, les mécanismes nécessaires à la solubilisation du calcium dans le milieu utilisé (Shirakawa et al., 2011). Par ailleurs, en présence de sources carbonées plus simples ou plus facilement assimilables, les souches ont pu privilégier ces substrats au détriment du carbonate de calcium (Vincent et al., 2020). Enfin, il est possible que ces souches appartiennent à des genres bactériens non reconnus pour cette activité spécifique.

Après une revue approfondie de la littérature, il apparaît que les études portant spécifiquement sur la solubilisation du calcium par des PGPR en conditions de stress salin sont rares, voire inexistantes. La majorité des recherches sur les PGPR se focalisent principalement sur la solubilisation du phosphate ou d'autres nutriments, ainsi que sur leur rôle dans la tolérance au stress salin à travers la production d'acides organiques, de phytohormones ou la formation de biofilms protecteurs.

4. La production d'ammoniac (NH_3)

La production d'ammoniac par les douze souches bactériennes est évaluée qualitativement à l'aide du réactif de Nessler. Après l'ajout de 0,5 ml de ce réactif dans les tubes contenant les cultures, un précipité jaune-brun caractéristique se forme pour toutes les souches, indiquant la production d'ammonium à travers toutes les concentrations de NaCl testées (de 0 M à 1,5 M) (**Tableau 01**). Il est observé que plus l'intensité de la coloration jaune-brun augmente, plus la production d'ammoniac est élevée. Le tube de la souche SS6 en absence de NaCl présente une coloration marron foncé, révélant une production particulièrement importante d'ammoniac. Aucune inhibition de la production d'ammoniac n'est constatée, même à des concentrations élevées de sel.

Tableau 01 : Production d'ammoniac par les douze souches bactériennes selon différentes concentrations de NaCl (0 à 1,5 M).








[NaCl] (M)	Photographies
0	
0,25	
0,5	
0,75	

Tableau 01 : Production d'ammoniac par les douze souches bactériennes selon différentes concentrations de NaCl (0 à 1,5 M) (**Suite**).

[NaCl] (M)	Photographies
1	
1,25	
1,5	

La production d'ammoniac est une caractéristique importante des bactéries promotrices de croissance des plantes. Bien qu'agissant de manière indirecte, elle joue un rôle essentiel dans le développement végétal (Hyder et al., 2020). Dans les sols salinisés, l'absorption de l'azote par les plantes est souvent réduite en raison de la compétition ionique et de la perturbation des processus racinaires. La libération d'ammoniac dans la rhizosphère par ces bactéries entraîne son accumulation dans le sol et constitue une source d'azote assimilable, un élément nutritif fondamental. Cet apport favorise l'élongation des racines et des tiges, ainsi qu'une augmentation de la biomasse totale (Bhattacharyya et al., 2020).

Des résultats similaires ont été rapportés récemment. Par exemple, Kapadia et al. (2022) ont montré que plusieurs souches bactériennes halophiles isolées de sols salins produisent de l'ammoniac à des concentrations élevées de NaCl, atteignant jusqu'à 92,67 µg/mL à 15 % de NaCl et 64,00 µg/mL à 20 %. La concordance entre nos résultats et ceux de cette étude suggère que la production d'ammoniac en conditions salines est un trait commun chez diverses souches de PGPR, et qu'il pourrait être exploité pour améliorer la fertilité des sols affectés par la salinité. Nos souches, capables de maintenir cette activité

jusqu'à 1,5 M de NaCl, présentent donc un potentiel comparable à celui des bactéries halotolérantes isolées d'environnements extrêmes.

5. La formation de biofilm

La formation de biofilm par les souches bactériennes a été évaluée qualitativement dans des tubes en verre secs à l'aide de la technique au cristal violet (CV). L'intensité de la coloration par le CV est proportionnelle à la capacité de production de biofilm : une coloration intense indique une forte production, tandis qu'une coloration faible reflète une production réduite (**Tableau 02**).

Tableau 02 : Capacité de formation de biofilm par les souches étudiées.

La souche	S1	S4	S6	S9	S11	S13	S14	S16	S17	SS6	SS7	SS9
La formation de biofilm	–	ND	+	+++	–	–	–	++	+	–	+	+++

(+++): Production forte ; (++) : Production modérée ; (+) : Production faible ; (–) : Absence de production ; ND : Non Disponible.

Les résultats présentés dans le **Tableau 02** indiquent que six souches sont capables de former des biofilms. Les souches S9 et SS9 présentent une production forte de biofilm (**Figure 19**), suivies d'une production modérée par la souche S16, et d'une production faible par les souches S6, S17 et SS7. En revanche, les souches S1, S11, S13, S14 et SS6 n'ont montré aucune formation de biofilm.

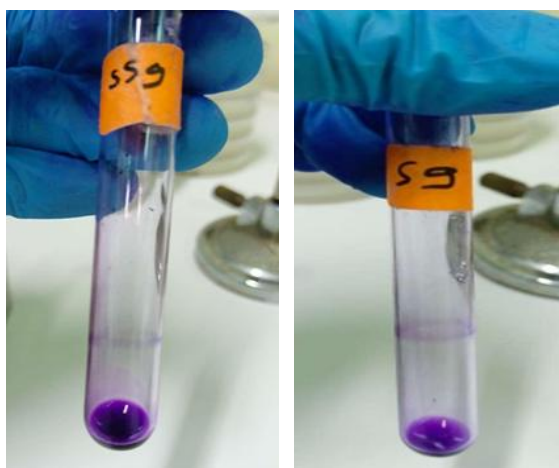


Figure 19 : Biofilm formé par les souches présentant la plus forte capacité d'adhésion (**Photographie personnelles**).

Un biofilm est une communauté structurée de microorganismes adhérant à une surface biotique ou abiotique, et intégrée dans une matrice extracellulaire qu'ils produisent eux-mêmes, principalement composée d'exopolysaccharides (Munazza et al., 2024). Cette matrice, également constituée de protéines, d'ADN extracellulaire et de lipides, joue un rôle essentiel dans la protection des cellules, la facilitation des échanges intercellulaires, et le maintien de l'adhésion aux surfaces. Elle confère en outre aux bactéries une résistance accrue aux agents antimicrobiens, rendant leur élimination plus difficile (Flemming et al., 2010 ; Ajijah et al., 2023). Chez les PGPR, la formation de biofilm contribue également à la protection des plantes hôtes contre les stress environnementaux, et améliore la croissance ainsi que la qualité des cultures, notamment en augmentant la disponibilité des nutriments (Batra et al., 2022).

Dans notre étude, la formation de biofilm a été observée chez plusieurs souches bactériennes, notamment S9, SS9, S16, S6, S17 et SS7. Cela suggère qu'elles possèdent les structures d'adhésion et les mécanismes moléculaires nécessaires, tels que les protéines de surface, les fimbriae, les pili ou les flagelles (Tremblay et al., 2014 ; Martinez et Vadyvaloo, 2014). En revanche, d'autres souches (S1, S11, S13, S14 et SS6) n'ont pas montré cette capacité, ce qui pourrait être dû à l'absence ou à l'inhibition de gènes impliqués dans la synthèse des structures d'adhésion ou de la matrice extracellulaire (Brokate et al., 2024).

Ces différences soulignent la diversité des profils génétiques des PGPR et leur variabilité d'adaptation aux conditions environnementales (Batra et al., 2022). Nos résultats concordent avec ceux de Rafique et al. (2024), qui ont mis en évidence la capacité de plusieurs isolats rhizobactériens issus des sols agricoles de Faisalabad (Pakistan), notamment *Ochrobactrum intermedium* BF10 et *Lysinibacillus macroides* BF15, ainsi que d'autres appartenant au genre *Brucella*, à former des biofilms. Cette convergence suggère que la formation de biofilms est un trait courant chez de nombreuses souches PGPR, contribuant ainsi à leur efficacité dans la promotion de la croissance végétale (Martinez et Vadyvaloo, 2014).

6. L'activité antagoniste

L'activité antagoniste des douze souches bactériennes a été évaluée sur milieu PDA vis-à-vis de six moisissures phytopathogènes : *P. griseofulvum* (AY 373917.1), *A. flavus*

(LN 482517.1), *A. niger* (KY 566164.1), *A. fumigatus* (KF 815581.1) *Fusarium* sp. et *Alternaria* sp.

Les résultats obtenus sont présentés sous forme d'histogrammes illustrant les pourcentages d'inhibition de la croissance mycélienne des moisissures testées.

Concernant *Fusarium* sp. (**Figure 20**), onze des douze souches bactériennes ont montré une activité antifongique notable, avec des pourcentages d'inhibition compris entre environ 70 % et 81 %. Seule la souche S6 n'a exercé aucun effet inhibiteur.

La souche S11 se démarque par un taux d'inhibition maximal, proche de 81 %, révélant un fort potentiel antagoniste. D'autres souches, telles que S13, SS6 et SS7, affichent également une inhibition marquée, supérieure ou proche de 77 %. Les souches S1, S4, S9, S14, S16, SS9 et S17 présentent quant à elles une inhibition modérée, comprise globalement entre 70 % et 76 %.

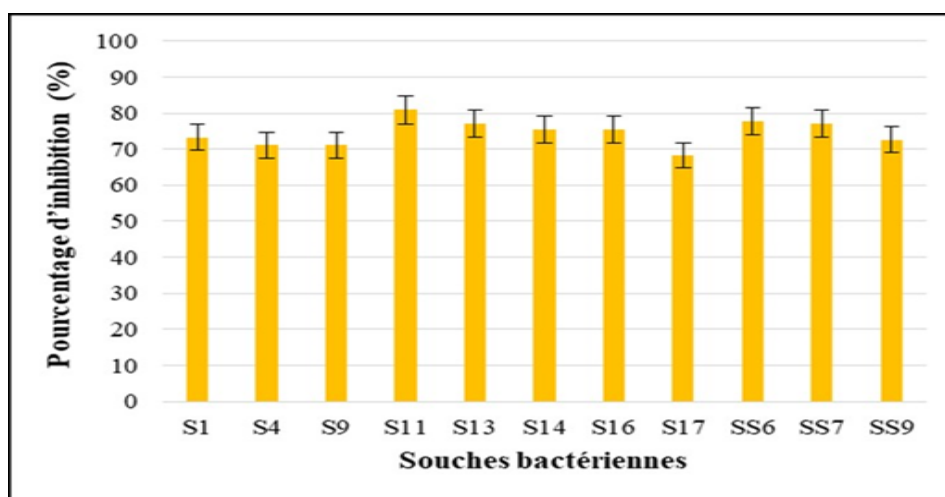


Figure 20 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique *Fusarium* sp.

Pour *Penicillium griseofulvum* (**Figure 21**), huit souches bactériennes ont exercé une action inhibitrice, avec des pourcentages variant de 63 % à 84 %, tandis que quatre souches (S6, S17, SS6 et SS7) sont restées inefficaces.

La souche S11 affiche le taux d'inhibition le plus élevé (84,44 %), indiquant une forte activité antifongique. Des inhibitions notables, comprises entre 77 % et 79 %, ont également été relevées chez S1, S9, S13, S14 et SS9. À l'inverse, S4 et S16 montrent des effets plus modestes, avoisinant 63 %.

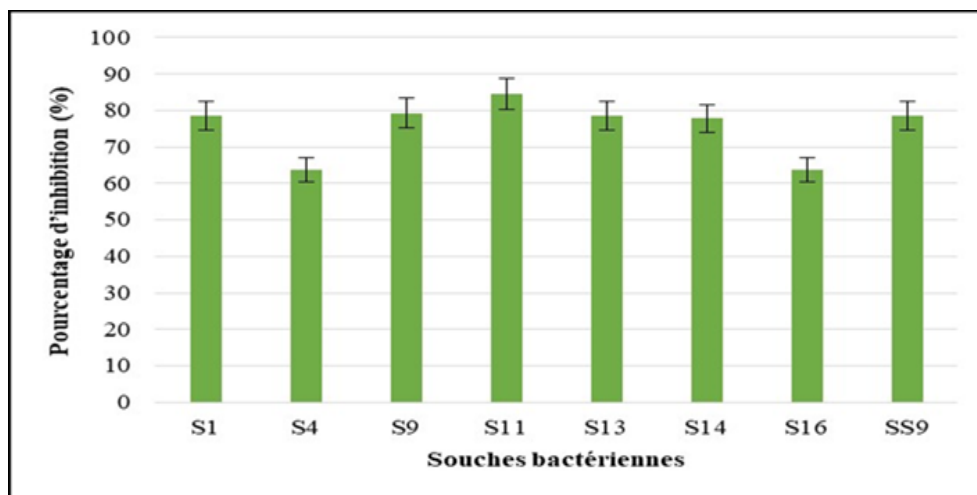


Figure 21 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique *Penicillium griseofulvum*.

Concernant *Alternaria* sp. (**Figure 22**), huit souches ont démontré un effet antifongique avec des inhibitions comprises entre 51 % et 75 %, alors que quatre souches (S1, S4, S6 et S17) sont restées sans effet.

La souche SS7 se distingue par l'activité la plus forte, avec un taux d'environ 75 %. S11 et SS6 affichent également des inhibitions importantes, proches de 68 %. En revanche, S9, S13, S14, S16 et SS9 présentent une efficacité modérée, située entre 51 % et 62 %.

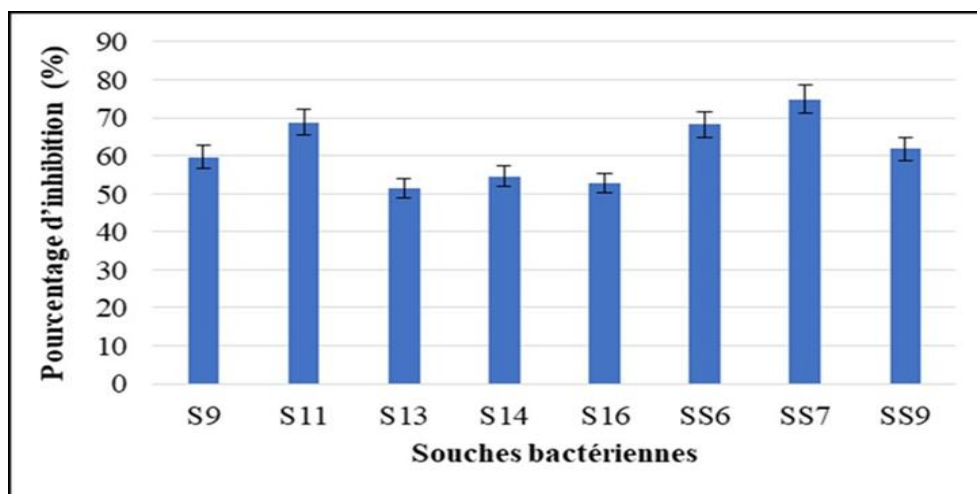


Figure 22 : Pourcentage d'inhibition des souches bactériennes vis-à-vis de la souche fongique *Alternaria* sp.

Contrairement aux résultats précédents, aucune activité antagoniste n'a été détectée contre les moisissures *Aspergillus flavus*, *Aspergillus niger* et *Aspergillus fumigatus*. Aucune des souches bactériennes testées n'a induit la formation de zones d'inhibition sur le milieu de culture.

Les maladies des plantes entraînent d'importantes pertes économiques et représentent une menace pour la sécurité alimentaire ainsi que pour l'environnement (Santos et al., 2024). Les champignons phytopathogènes sont responsables de 70 à 80 % des maladies végétales, ce qui affecte négativement la croissance et le rendement des cultures (Peng et al., 2021). À ce jour, la gestion de ces maladies repose principalement sur l'utilisation intensive de fongicides chimiques, dont les effets indésirables sont bien documentés : pollution de l'environnement, perturbation des microorganismes bénéfiques du sol et risques pour la santé humaine (Carvalho, 2006 ; 2017).

Dans ce contexte, l'utilisation des bactéries promotrices de la croissance des plantes comme agents de lutte biologique constitue une alternative prometteuse, plus respectueuse de l'environnement et durable que les fongicides chimiques (Syed Ab Rahman et al., 2018). L'activité antagoniste des PGPR repose en grande partie sur leur capacité à produire des métabolites bioactifs (Santos et al., 2024). Ces métabolites incluent des antibiotiques tels que les phénazines, la pyrrolnitrine, le 2,4-diacétylphloroglucinol, la pyolutéorine, la viscosinamide, la tensine et les iturines, ainsi que des composés volatils comme le cyanure d'hydrogène et l'ammoniac (Jayaprakashvel et al., 2019). Ces substances exercent une action antifongique directe en perturbant la membrane cellulaire, en inhibant la respiration mitochondriale, la synthèse de l'ADN et de l'ARN, et en générant un stress oxydatif à l'intérieur des cellules fongiques. Elles contribuent ainsi à créer un environnement défavorable à la croissance des champignons pathogènes (Raaijmakers et al., 2010).

Dans notre étude, certaines souches bactériennes ont montré une efficacité antifongique notable, avec des taux d'inhibition atteignant 81 % contre *Fusarium* sp. et 75 % contre *Alternaria* sp. Ces résultats sont en accord avec ceux de Santos et al. (2024), qui ont montré que certaines souches de PGPR, notamment *Bacillus* sp. et *Pseudomonas* sp., possèdent une activité antifongique marquée contre *Fusarium* sp. et *Alternaria* sp. Les auteurs ont observé que l'association de ces souches en co-culture renforçait leur pouvoir antagoniste, en grande partie grâce à la production synergique de lipopeptides tels que les fengycines et les surfactines. Ces métabolites ont été identifiés comme responsables de la perturbation des membranes cellulaires fongiques, contribuant ainsi à une inhibition significative de la croissance de ces moisissures phytopathogènes. Cette approche a permis d'atteindre des taux d'inhibition allant jusqu'à 74 % contre *Alternaria* sp. et environ 65 % contre *Fusarium* sp.

En revanche, aucune des souches examinées dans notre travail n'a inhibé la croissance de *Aspergillus niger* et *A. flavus*, contrairement aux résultats rapportés par Ali et al. (2020). Ces auteurs ont évalué 277 isolats bactériens pour leur activité antifongique contre plusieurs champignons phytopathogènes, notamment *A. niger* et *A. flavus*. Parmi ces isolats, 48 ont présenté une activité antifongique supérieure à 60 %. Les souches les plus efficaces ont été principalement identifiées comme appartenant aux genres *Pseudomonas* et *Bacillus*.

À notre connaissance, la littérature ne rapporte pas d'études portant spécifiquement sur l'évaluation de l'activité antagoniste de souches bactériennes rhizosphériques contre *Penicillium griseofulvum* et *Aspergillus fumigatus*. Cette absence de données comparatives limite l'interprétation de nos résultats pour ces deux espèces fongiques.

Conclusion et perspectives

La présente étude a montré que les douze souches bactériennes étudiées présentaient chacune au moins deux traits bénéfiques liés à la promotion de la croissance végétale ou à la lutte biologique. Certaines d'entre elles se sont particulièrement distinguées par la combinaison de plusieurs propriétés remarquables.

En effet, ces souches ont révélé plusieurs caractéristiques intéressantes. Toutes ont montré une capacité à solubiliser le zinc, aussi bien en conditions normales qu'aux différentes concentrations de NaCl testées, à l'exception de la souche S14, qui n'a présenté aucune activité de solubilisation à 1,5 M de NaCl. La souche SS7 s'est distinguée par une efficacité maximale, atteignant 400 % sans sel et 362,47 % sous stress salin à 1,5 M. Concernant la solubilisation du manganèse, 41,66 % des souches étaient positives sans stress, la souche SS6 étant la plus performante (286,11 %). Sous stress salin, 91,66 % des souches ont exprimé une activité de solubilisation du manganèse, y compris certaines qui étaient inactives en conditions normales. À 1,5 M de NaCl, la souche S6 a présenté la plus forte activité, atteignant un taux de 567,96 %. Toutes les souches ont produit de l'ammoniac quelles que soient les conditions, et la moitié a formé un biofilm, notamment les souches S9 et SS9, renforçant leur capacité d'interaction racinaire.

Par ailleurs, les tests d'antagonisme ont mis en évidence leur efficacité contre plusieurs moisissures phytopathogènes. La majorité des souches (92 %) ont inhibé la croissance de *Fusarium* sp., tandis que 67 % ont montré une action contre *Penicillium griseofulvum* et *Alternaria* sp. La souche SS7 a exercé une forte inhibition sur *Alternaria* sp. (75%), tandis que S11 a été particulièrement active contre *Fusarium* sp. (81 %) et *P. griseofulvum* (84,44%).

Ces résultats ouvrent des perspectives prometteuses quant à l'utilisation des souches évaluées comme bioinoculants en agriculture. Leur tolérance aux conditions salines élevées, leur aptitude à solubiliser des minéraux essentiels et leur activité antagoniste suggèrent une application possible en sols normaux comme salins.

Des recherches complémentaires sont nécessaires pour évaluer plus largement leur potentiel, notamment leur capacité à solubiliser d'autres nutriments essentiels, comme le phosphore, en conditions variées. La mise en place d'essais en pot et en serre permettra également de confirmer leur efficacité en conditions quasi-réelles. Il serait pertinent d'étudier

leur effet sur diverses cultures et contre un large éventail d'agents pathogènes afin de valider leur utilisation à plus grande échelle.

Ces approches contribueraient à valoriser ces bactéries comme bioinoculants multifonctionnels, potentiellement utilisables à l'échelle commerciale, tout en soutenant une agriculture durable et moins dépendante des intrants chimiques.

Références bibliographiques

- Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., et Meftah Kadmiri, I. (2021). Nitrogen fixing *Azotobacter* species as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in Microbiology*, 12, 628379. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>
- Abaid Ullah, M., Hassan, M., Jamil, M., Brader, G., Shah, M., Sessitsch, A., et Hafeez, F. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria: An alternate way to improve yield and quality of wheat (*Triticum aestivum*). *International Journal of Agriculture and Biology*, 17, 51-60.
- Aisha, S., Ismail Khan, M., Chen, Y., Hu, B., et Khan, I. (2020). An efficient chiral polarization rotator with asymmetric transmission for large incidence angles. *Journal of Applied Physics*, 128(21), 213102. <https://doi.org/10.1063/5.0022574>
- Akbar, M., Aslam, N., Khalil, T., Akhtar, S., Siddiqi, E. H., et Iqbal, M. S. (2019). Effects of seed priming with plant growth-promoting rhizobacteria on wheat yield and soil properties under contrasting soils. *Journal of Plant Nutrition*, 42(17), 2080-2091. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1655041>
- Alejandro, S., Höller, S., Meier, B., et Peiter, E. (2020). Manganese in plants: From acquisition to subcellular allocation. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00300>
- Ali, B., Hafeez, A., Ahmad, S., Javed, M. A., Sumaira, Afridi, M. S., Dawoud, T. M., Almaary, K. S., Muresan, C. C., Marc, R. A., Alkhalifah, D. H. M., et Selim, S. (2022). *Bacillus thuringiensis* PM25 ameliorates oxidative damage of salinity stress in maize via regulating growth, leaf pigments, antioxidant defense system, and stress responsive gene expression. *Frontiers in Plant Science*, 13, 921668. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.921668>
- Ali, S., Akhtar, M. S., Siraj, M., et Zaman, W. (2024). Molecular communication of microbial plant biostimulants in the rhizosphere under abiotic stress conditions. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(22), 12424. <https://doi.org/10.3390/ijms252212424>
- Ali, S., Hameed, S., Shahid, M., Iqbal, M., Lazarovits, G., & Imran, A. (2020). Functional characterization of potential PGPR exhibiting broad-spectrum antifungal activity. *Microbiological Research*, 232, 126389. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126389>

- Aloo, B. N., Tripathi, V., Makumba, B. A., et Mbega, E. R. (2022). Plant growth-promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production : The past, present, and future. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1002448. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1002448>
- Al-Turki, A., Murali, M., Omar, A. F., Rehan, M., et Sayyed, R. Z. (2023). Recent advances in PGPR-mediated resilience toward interactive effects of drought and salt stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1214845. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1214845>
- Alzate Zuluaga, M. Y., Fattorini, R., Cesco, S., et Pii, Y. (2024). Plant-microbe interactions in the rhizosphere for smarter and more sustainable crop fertilization : The case of PGPR-based biofertilizers. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1440978. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1440978>
- Amour, K. (2018). Caractérisation de quelques modes d'action des PGPR chez 30 souches bactériennes isolées de la rhizosphère et le rhizoplan du blé dur. Mémoire de Master: Biotechnologie et génomique végétale. Université des Frères Mentouri Constantine, 6 p.
- Arora, N. K., Tewari, S., et Singh, R. (2013). Multifaceted plant-associated microbes and their mechanisms diminish the concept of direct and indirect PGPRs. *Plant microbe symbiosis : Fundamentals and advances* (p. 411-449). Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-1287-4_16
- Ashraf, M., Hasnain, S., Berge, O., et Mahmood, T. (2004). Inoculating wheat seedlings with exopolysaccharide-producing bacteria restricts sodium uptake and stimulates plant growth under salt stress. *Biology and Fertility of Soils*, 40(3). <https://doi.org/10.1007/s00374-004-0766-y>
- Askeland, R. A., et Morrison, S. M. (1983). Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology*, 45(6), 1802-1807. <https://doi.org/10.1128/aem.45.6.1802-1807.1983>
- Atieno, M., Herrmann, L., Nguyen, H. T., Phan, H. T., Nguyen, N. K., Srean, P., Than, M. M., Zhiyong, R., Tittabutr, P., Shutsrirung, A., Bräu, L., et Lesueur, D. (2020). Assessment of biofertilizer use for sustainable agriculture in the Great Mekong Region. *Journal of Environmental Management*, 275, 111300. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111300>

- Bahloul, F. L., et Hamimid, Z. (2021). Rôles et effets bénéfiques des microorganismes PGPR. Mémoire Master Synthèse : Microbiologie. Université Mohamed El Bachir El Ibrahim - B.B.A., 7 p.
- Bai, Y., Zhou, X., et Smith, D. L. (2003). Enhanced soybean plant growth resulting from coinoculation of *Bacillus* Strains with *Bradyrhizobium japonicum*. *Crop Science*, 43(5), 1774-1781. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1774>
- Barea, J. M., Pozo, M. J., Azcón, R., et Azcón-Aguilar, C. (2005). Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56(417), 1761-1778. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri197>
- Barriuso, J., Pereyra, M. T., García, J. A. L., Megías, M., Mañero, F. J. G., et Ramos, B. (2005). Screening for putative PGPR to improve establishment of the symbiosis *Lactarius deliciosus*-*Pinus* sp. *Microbial Ecology*, 50(1), 82-89. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0112-9>
- Bashan, Y., et Holguin, G. (1998). Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications : Biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(8-9), 1225-1228. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00187-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00187-9)
- Bashan, Y., Kamnev, A. A., et de-Bashan, L. E. (2012). Tricalcium phosphate is inappropriate as a universal selection factor for isolating and testing phosphate-solubilizing bacteria that enhance plant growth: A proposal for an alternative procedure. *Biology and Fertility of Soils*, 49(4), 465-479. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0737-7>
- Basu, A., Prasad, P., Das, S. N., Kalam, S., Sayyed, R. Z., Reddy, M. S., et El Enshasy, H. (2021). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants : Recent developments, constraints, and prospects. *Sustainability*, 13(3), 1140. <https://doi.org/10.3390/su13031140>
- Beauchamp, C. J. (2005). Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection*, 74(1), 19-27. <https://doi.org/10.7202/706033ar>
- Ben Abdallah, S., Aung, B., Amyot, L., Lalin, I., Lachâal, M., Karray-Bouraoui, N., et Hannoufa, A. (2016). Salt stress (NaCl) affects plant growth and branch pathways of carotenoid and flavonoid biosyntheses in *Solanum nigrum*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38(3), 72. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2096-8>

- Beneduzi, A., Ambrosini, A., et Passaglia, L. M. P. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) : Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genetics and Molecular Biology*, 35(4 suppl 1), 1044-1051. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572012000600020>
- Benhamou, N., et Picard, K. (2005). La résistance induite : Une nouvelle stratégie de défense des plantes contre les agents pathogènes. *Phytoprotection*, 80(3), 137-168. <https://doi.org/10.7202/706189ar>
- Benkhalifa, B., et Bouchair, M. (2022). Les PGPR et leur impact sur la biofertilisation. Mémoire Master Synthèse : Biochimie Appliquée. Centre Universitaire Abdelhafid BOUSSOUF- Mila, 12 p.
- Bhat, B. A., Tariq, L., Nissar, S., Islam, S. T., Islam, S. U., Mangral, Z., Ilyas, N., Sayyed, R. Z., Muthusamy, G., Kim, W., et Dar, T. U. H. (2022). The role of plant-associated rhizobacteria in plant growth, biocontrol and abiotic stress management. *Journal of Applied Microbiology*, 133(5), 2717-2741. <https://doi.org/10.1111/jam.15796>
- Bhat, M. A., Kumar, V., Bhat, M. A., Wani, I. A., Dar, F. L., Farooq, I., Bhatti, F., Koser, R., Rahman, S., et Jan, A. T. (2020). Mechanistic insights of the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with plant roots toward enhancing plant productivity by alleviating salinity stress. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01952>
- Bhattacharyya, C., Banerjee, S., Acharya, U., Mitra, A., Mallick, I., Haldar, A., Haldar, S., Ghosh, A., et Ghosh, A. (2020). Evaluation of plant growth promotion properties and induction of antioxidative defense mechanism by tea rhizobacteria of Darjeeling, India. *Scientific Reports*, 10(1), 15536. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72439-z>
- Bhattacharyya, P. N., et Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(4), 1327-1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- Bhattarai, S., Biswas, D., Fu, Y.-B., et Biliget, B. (2020). Morphological, physiological, and genetic responses to salt stress in Alfalfa : A Review. *Agronomy*, 10(4), 577. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040577>
- Brijesh Singh, S., Gowtham, H. G., Murali, M., Hariprasad, P., Lakshmeesha, T. R., Narasimha Murthy, K., Amruthesh, K. N., et Niranjana, S. R. (2019). Plant

- growth promoting ability of ACC deaminase producing rhizobacteria native to Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 18, 101089. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101089>
- Bruto, M., Prigent-Combaret, C., Muller, D., et Moënne-Loccoz, Y. (2014). Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria. *Scientific Reports*, 4(1), 6261. <https://doi.org/10.1038/srep06261>
 - Bunt, J. S., et Rovira, A. D. (1955). Microbiological studies of some subantarctic soils. *Journal of Soil Science*, 6(1), 119-128. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1955.tb00836.x>
 - Campos, E. V. R., Proença, P. L. F., Oliveira, J. L., Bakshi, M., Abhilash, P. C., et Fraceto, L. F. (2019). Use of botanical insecticides for sustainable agriculture : Future perspectives. *Ecological Indicators*, 105, 483-495. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.038>
 - Cappuccino, J. C., et Scherman, N., 1992. In *Microbiology: A laboratory manual*, 3rd ed. Benjamin/ Cummings, New York, p: 125-179.
 - Carvalho, F. P. (2006). Agriculture, pesticides, food security and food safety. *Environmental Science & Policy*, 9(7-8), 685-692. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2006.08.002>
 - Carvalho, F. P. (2017). Pesticides, environment, and food safety. *Food and Energy Security*, 6(2), 48-60. <https://doi.org/10.1002/fes3.108>
 - Chandran, H., Meena, M., et Swapnil, P. (2021). Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture. *Sustainability*, 13(19), 10986. <https://doi.org/10.3390/su131910986>
 - Chattaraj, S., Samantaray, A., Ganguly, A., et Thatoi, H. (2025). Employing plant growth-promoting rhizobacteria for abiotic stress mitigation in plants : With a focus on drought stress. *Discover Applied Sciences*, 7(1), 68. <https://doi.org/10.1007/s42452-025-06468-6>
 - Chauhan, A. K., Maheshwari, D. K., Kim, K., et Bajpai, V. K. (2016). Termitarium-inhabiting *Bacillus endophyticus* TSH42 and *Bacillus cereus* TSH77 colonizing *Curcuma longa* L. : Isolation, characterization, and evaluation of their biocontrol and plant-growth-promoting activities. *Canadian Journal of Microbiology*, 62(10), 880-892. <https://doi.org/10.1139/cjm-2016-0249>

- Chen, Y., Dan, Z., et Li, S. (2024). Growth regulating factor 7 - mediated arbutin metabolism enhances rice salt tolerance. *The Plant Cell*, 36(8), 2834-2850. <https://doi.org/10.1093/plcell/koae140>
- Cherif, H. (2014). Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de Doctorat : Microbiologie. Université Ferhat Abbas Sétif 1, 13p.
- Cherif-Silini, H., Silini, A., Yahiaoui, B., Ouzari, I., et Boudabous, A. (2016). Phylogenetic and plant-growth-promoting characteristics of *Bacillus* isolated from the wheat rhizosphere. *Annals of Microbiology*, 66(3), 1087-1097. <https://doi.org/10.1007/s13213-016-1194-6>
- Chibani, H. R. (2017). Sélection et caractérisation des bactéries solubilisant le phosphate isolées du sol salin dans l'ouest algérien : Effet sur la promotion de la croissance du blé (*Triticum* sp.). Thèse de Doctorat : Microbiologie appliquée. Université Abdelhamid Benbadis, 14p.
- Choudhary, S., Saharan, B. S., Gera, R., Kumar, S., Prasad, M., Gupta, A., et Duhan, J. S. (2024). Molecular characterization and validation of zinc solubilization potential of bacteria isolated from onion (*Allium cepa* L.) rhizosphere. *The Microbe*, 4, 100145. <https://doi.org/10.1016/j.microb.2024.100145>
- Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C., et Barka, E. A. (2005). Use of Plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: Principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(9), 4951-4959. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005>
- Compant, S., Nowak, J., Coenye, T., Clément, C., et Ait Barka, E. (2008). Diversity and occurrence of *Burkholderia* spp. In the natural environment. *FEMS Microbiology Reviews*, 32(4), 607-626. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00113.x>
- De Andrade, L. A., Santos, C. H. B., Frezarin, E. T., Sales, L. R., et Rigobelo, E. C. (2023). Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production. *Microorganisms*, 11(4), 1088. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041088>
- Djebaili, R. (2021). Criblage des souches d'actinobactéries pour leurs pouvoirs PGPR : Essais *in vitro* et *in planta* sur *Solanum lycopersicum* L., *Triticum durum*

- Desf., et *Daucus carota* L. Thèse de Doctorat : Microbiologie générale et appliquée. Université Frères Mentouri Constantine 1, 67 p.
- Djelouat, W., et Mahdeb, D. (2019). Effet PGPR de quelques souches actinomycétales sur les caractères morpho-biochimiques de la tomate *Solanum Lycopersicum*. Mémoire Master Synthèse : Biologie Moléculaire des Microorganismes. Université Frères Mentouri Constantine 1, 29 p.
 - Druege, U. (2020). Overcoming physiological bottlenecks of leaf vitality and root development in cuttings : A systemic perspective. *Frontiers in Plant Science*, 11, 907. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00907>
 - Ducouso-Détrez, A., Fontaine, J., Lounès-Hadj Sahraoui, A., et Hijri, M. (2022). Diversity of phosphate chemical forms in soils and their contributions on soil microbial community structure changes. *Microorganisms*, 10(3), 609. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030609>
 - El-Esawi, M. A., Al-Ghamdi, A. A., Ali, H. M., et Alayafi, A. A. (2019). *Azospirillum lipoferum* FK1 confers improved salt tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) by modulating osmolytes, antioxidant machinery and stress-related genes expression. *Environmental and Experimental Botany*, 159, 55-65. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.12.001>
 - Etesami, H., et Adl, S. M. (2020). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and their action mechanisms in availability of nutrients to plants. In M. Kumar, V. Kumar, & R. Prasad (Éds.), *Phyto-microbiome in stress regulation* (p. 147-203). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2576-6_9
 - Etesami, H., et Glick, B. R. (2020). Halotolerant plant growth-promoting bacteria : Prospects for alleviating salinity stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 178, 104124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104124>
 - Fields, B., et Friman, V. P. (2022). Microbial eco-evolutionary dynamics in the plant rhizosphere. *Current Opinion in Microbiology*, 68, 102153. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2022.102153>
 - Gamez, R., Cardinale, M., Montes, M., Ramirez, S., Schnell, S., et Rodriguez, F. (2019). Screening, plant growth promotion and root colonization pattern of two rhizobacteria (*Pseudomonas fluorescens* Ps006 and *Bacillus amyloliquefaciens* Bs006) on banana cv. Williams (*Musa acuminata* Colla). *Microbiological Research*, 220, 12-20. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.11.006>

- Garrity, G.M. (2005). Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd Ed, vol. 2, SpringerVerlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 131085.
- Ghassemi-Golezani, K., et Farhangi-Abri, S. (2021). Biochar-based metal oxide nanocomposites of magnesium and manganese improved root development and productivity of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) under salt stress. *Rhizosphere*, 19, 100416. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100416>
- Gholami, A., Biyari, A., Gholipour, M., et Asadi Rahmani, H. (2012). Growth promotion of maize (*Zea mays* L.) by plant-growth-promoting rhizobacteria under field conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 43(9), 1263-1272. <https://doi.org/10.1080/00103624.2012.666302>
- Giannelli, G., Potestio, S., et Visioli, G. (2023). The contribution of PGPR in salt stress tolerance in crops: Unravelling the molecular mechanisms of cross-talk between plant and bacteria. *Plants (Basel, Switzerland)*, 12(11), 2197. <https://doi.org/10.3390/plants12112197>
- Goswami, D., Thakker, J. N., et Dhandhukia, P. C. (2016). Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) : A review. *Cogent Food & Agriculture*, 2(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500>
- Gowtham, H. G., Brijesh Singh, S., Murali, M., Shilpa, N., Prasad, M., Aiyaz, M., Amruthesh, K. N., et Niranjana, S. R. (2020). Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. *Microbiological Research*, 234, 126422. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126422>
- Gray, E. J., et Smith, D. L. (2005). Intracellular and extracellular PGPR : Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 395-412. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.08.030>
- Gupta, G., Parihar, S., Ahirwar, N., Snehi, Dr. S. K., et Singh, V. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Journal of Microbial & Biochemical Technology*, 07. <https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000188>
- Habib, S. H., Kausar, H., et Saud, H. M. (2016). Plant growth-promoting rhizobacteria enhance salinity stress tolerance in Okra through ROS-scavenging

- p>enzymes.
- BioMed Research International*
- , 2016, 1-10.
-
- <https://doi.org/10.1155/2016/6284547>
- Hachicha, M., Kahlaoui, B., Khamassi, N., Misle, E., et Jouzdan, O. (2018). Effect of electromagnetic treatment of saline water on soil and crops. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 17(2), 154-162.
<https://doi.org/10.1016/j.jssas.2016.03.003>
 - Haque, M. M., Mosharaf, M. K., Khatun, M., Haque, Md. A., Biswas, M. S., Islam, Md. S., Islam, Md. M., Shozib, H. B., Miah, M. M. U., Molla, A. H., et Siddiquee, M. A. (2020). Biofilm producing rhizobacteria with multiple plants growth-promoting traits promote growth of tomato under water-deficit stress. *Frontiers in Microbiology*, 11, 542053. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.542053>
 - Hasanuzzaman, M., Raihan, Md. R. H., Masud, A. A. C., Rahman, K., Nowroz, F., Rahman, M., Nahar, K., et Fujita, M. (2021). Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(17), 9326. <https://doi.org/10.3390/ijms22179326>
 - Hassan, A., Usman, J., Kaleem, F., Omair, M., Khalid, A., et Iqbal, M. (2011). Evaluation of different detection methods of biofilm formation in the clinical isolates. *The Brazilian journal of infectious diseases: an official publication of the Brazilian Society of Infectious Diseases*, 15(4), 305–311.
 - Höfte, M., et De Vos, P. (2007). Plant pathogenic *Pseudomonas* species. In S. S. Gnanamanickam, Plant-associated bacteria (p. 507-533). Springer Netherlands.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4538-7_14
 - Hou, Y., Zeng, W., Hou, M., Wang, Z., Luo, Y., Lei, G., Zhou, B., et Huang, J. (2021). Responses of the soil microbial community to salinity stress in maize fields. *Biology*, 10(11), 1114. <https://doi.org/10.3390/biology10111114>
 - Huang, Z., Wang, C., Feng, Q., Liou, R. M., Lin, Y. F., Qiao, J., Lu, Y., et Chang, Y. (2022). The mechanisms of sodium chloride stress mitigation by salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria in wheat. *Agronomy*, 12(3), 543.
<https://doi.org/10.3390/agronomy12030543>
 - Hugenholtz, P. (2002). Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome Biology*, 3(2), reviews0003.1. <https://doi.org/10.1186/gb-2002-3-2-reviews0003>
 - Hussain, S., Shaukat, M., Ashraf, M., Zhu, C., Jin, Q., et Zhang, J. (2019). Salinity stress in arid and semi-arid climates: Effects and management in field crops.

- Climate change and agriculture. IntechOpen.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.87982>
- Hyder, S., Gondal, A. S., Rizvi, Z. F., Ahmad, R., Alam, M. M., Hannan, A., Ahmed, W., Fatima, N., et Inam-ul-Haq, M. (2020). Characterization of native plant growth promoting rhizobacteria and their anti-oomycete potential against *Phytophthora capsici* affecting chilli pepper (*Capsicum annum* L.). *Scientific Reports*, 10(1), 13859. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69410-3>
 - Ijaz, A., Mumtaz, M. Z., Wang, X., Ahmad, M., Saqib, M., Maqbool, H., Zaheer, A., Wang, W., et Mustafa, A. (2021). Insights into manganese solubilizing *Bacillus* spp. for improving plant growth and manganese uptake in maize. *Frontiers in Plant Science*, 12, 719504. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.719504>
 - Iqbal, M. Z., Singh, K., et Chandra, R. (2024). Recent advances of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for eco-restoration of polluted soil. *Cleaner Engineering and Technology*, 23, 100845. <https://doi.org/10.1016/j.clet.2024.100845>
 - Jalal-Ud-Din, S., Elahi, N. N., et Mubeen, F. (2024). Significance of zinc-solubilizing plant growth-promoting rhizobacterial strains in nutrient acquisition, enhancement of growth, yield, and oil content of canola (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Microbiology*, 15, 1446064. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1446064>
 - Jayaprakashvel, M., Chitra, C., et Mathivanan, N. (2019). Metabolites of plant growth-promoting rhizobacteria for the management of soilborne pathogenic fungi in crops. In: Singh, H., Keswani, C., Reddy, M., Sansinenea, E., García-Estrada, C. (eds) Secondary metabolites of plant growth promoting rhizomicroorganisms. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-5862-3_15
 - Jha, Y., Subramanian, R. B., et Patel, S. (2011). Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(3), 797-802. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0604-9>
 - Jourdan, E., Ongena, M., et Thonart, P. (2008). Caractéristiques moléculaires de l'immunité des plantes induite par les rhizobactéries non pathogènes. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 12(4), 437-449 URL : <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=3304>

- Kamran, M., Parveen, A., Ahmar, S., Malik, Z., Hussain, S., Chattha, M. S., Saleem, M. H., Adil, M., Heidari, P., et Chen, J.-T. (2019). An overview of hazardous impacts of soil salinity in crops, tolerance mechanisms, and amelioration through selenium supplementation. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(1), 148. <https://doi.org/10.3390/ijms21010148>
- Kapadia, C., Patel, N., Rana, A., Vaidya, H., Alfarraj, S., Ansari, M. J., Gafur, A., Poczai, P., et Sayyed, R. Z. (2022). Evaluation of plant growth-promoting and salinity ameliorating potential of halophilic bacteria isolated from saline soil. *Frontiers in Plant Science*, 13, 946217. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.946217>
- Kenawy, A., Dailin, D. J., Abo-Zaid, G. A., Malek, R. A., Ambehatabi, K. K., Zakaria, K. H. N., Sayyed, R. Z., et El Enshasy, H. A. (2019). Biosynthesis of antibiotics by PGPR and their roles in biocontrol of plant diseases. Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable stress management (Vol. 13, p. 1-35). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6986-5_1
- Khabbaz, S. E., Ladhalakshmi, D., Babu, M., Kandan, A., Ramamoorthy, V., Saravanakumar, D., Al-Mughrabi, T., et Kandasamy, S. (2019). Plant growth promoting bacteria (PGPB)—A versatile tool for plant health management. *Canadian Journal of Pesticides & Pest Management*, 1(1), 1-25. <https://doi.org/10.34195/can.j.ppm.2019.05.001>
- Khalid, S., Chaudhary, N., Irum, A., Aas, M., Noor, S., Munsha, A., Toor, S., Iqbal, R., Hussain, M., et Farooq, M. (2024). Impact of salt stress on plant growth and approaches for enhanced tolerance. *Biological and Clinical Sciences Research Journal*, 2024(1), 1356. <https://doi.org/10.54112/bcsrj.v2024i1.1356>
- Khan, N., Bano, A., Ali, S., et Babar, Md. A. (2020). Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, 90(2), 189-203. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00571-x>
- Khanghahi, M. Y., Ricciuti, P., Allegretta, I., Terzano, R., et Crecchio, C. (2018). Solubilization of insoluble zinc compounds by zinc solubilizing bacteria (ZSB) and optimization of their growth conditions. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(26), 25862-25868. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-2638-2>
- Khoshru, B., Mitra, D., Nosratabad, A. F., Reyhanitabar, A., Mandal, L., Farda, B., Djebaili, R., Pellegrini, M., Guerra-Sierra, B. E., Senapati, A., Panneerselvam, P., et Mohapatra, P. K. D. (2023). Enhancing manganese availability for plants through

- microbial potential: A sustainable approach for improving soil health and food security. *Bacteria*, 2(3), 129-141. <https://doi.org/10.3390/bacteria2030010>
- Kim, I., Woo, H., Chhetri, G., Park, S., et Seo, T. (2024). A novel exopolysaccharide-producing bacterium, *Pseudodescherichia liriopis* sp. Nov. Isolated from *Liriope platyphylla*, enhances the growth of *Daucus carota* subsp. *Sativus* under drought and salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1417639. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1417639>
 - Kloepper, J. W. (1993). Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. In: Soil microbial ecology. Metting, B.F. (Eds.), Hispanoamericana's, New York, USA. pp. 255-274.
 - Kloepper, J. W., Leong, J., Teintze, M., et Schroth, M. N. (1980). Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature*, 286(5776), 885-886. <https://doi.org/10.1038/286885a0>
 - Kloepper, J., et Schroth, M. N. (1978). Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. IV international conference on plant pathogenic bacteria. *France*, 2, 879-882.
 - Knowles, C. J., et Bunch, A. W. (1986). Microbial cyanide metabolism. A. H. Rose & D. W. Tempest, Éd. Vol. 27, p. 73-111). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2911\(08\)60304-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2911(08)60304-5)
 - Krieg, N. R., Staley, J. T., Brown, D. R., Hedlund, B. P., Paster, B. J., Ward, N. L., Ludwig, W., et Whitman, W. B. (2010). *Bergey's manual® of systematic bacteriology: Volume four the Bacteroidetes, Spirochaetes, Tenericutes (Mollicutes), Acidobacteria, Fibrobacteres, Fusobacteria, Dictyoglomi, Gemmatimonadetes, Lentisphaerae, Verrucomicrobia, Chlamydiae, and Planctomycetes*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-68572-4>
 - Kumar, A., Naroju, S. P., Langthasa, M., Behera, I., Tyagi, S., Sharma, N., et Gautam, R. K. (2023). Bioremediation potential of green wastes and plant growth promoting rhizobacteria and its enhancement by their combination: A review. *Environmental Advances*, 12, 100379. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2023.100379>
 - Kumar, A., Patel, J. S., Meena, V. S., et Ramteke, P. W. (2019). Plant growth-promoting rhizobacteria: Strategies to improve abiotic stresses under sustainable

- agriculture. *Journal of Plant Nutrition*, 42(11-12), 1402-1415.
<https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1616757>
- Kumar, V., Raghuvanshi, N., Pandey, A. K., Kumar, A., Thoday-Kennedy, E., et Kant, S. (2023). Role of halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria in mitigating salinity stress : Recent advances and possibilities. *Agriculture*, 13(1), 168. <https://doi.org/10.3390/agriculture13010168>
 - Kumawat, C., Kumar, A., Parshad, J., Sharma, S. S., Patra, A., Dogra, P., Yadav, G. K., Dadhich, S. K., Verma, R., et Kumawat, G. L. (2022). Microbial diversity and adaptation under salt-affected soils : A review. *Sustainability*, 14(15), 9280. <https://doi.org/10.3390/su14159280>
 - Kumawat, K. C., Sharma, B., Nagpal, S., Kumar, A., Tiwari, S., et Nair, R. M. (2023). Plant growth-promoting rhizobacteria : Salt stress alleviators to improve crop productivity for sustainable agriculture development. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1101862. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1101862>
 - Kusvuran, S., Kiran, S., et Ellialtioglu, S. S. (2016). Antioxidant enzyme activities and abiotic stress tolerance relationship in vegetable crops. In A. K. Shanker & C. Shanker (Éds.), *Abiotic and biotic stress in plants—Recent advances and future perspectives*. InTech. <https://doi.org/10.5772/62235>
 - Kyaw, E. P., Soe, M. M., Yu, S. S., Latt, Z. K., et Lynn, T. M. (2019). Study on plant growth promoting activities of *Azotobacter* isolates for sustainable agriculture in myanmar. *Journal of Biotechnology & Bioresearch*, 1(5), 1-6. JBB.000524.
 - Labuschagne, I., Phan, K. L., Wood, A., Angstadt, M., Chua, P., Heinrichs, M., Stout, J. C., et Nathan, P. J. (2010). Oxytocin attenuates amygdala reactivity to fear in generalized social anxiety disorder. *Neuropsychopharmacology*, 35(12), 2403-2413. <https://doi.org/10.1038/npp.2010.123>
 - Latif, A., Ahmad, R., Ahmed, J., Shah, M. M., Ahmad, R., et Hassan, A. (2023). Novel halotolerant rhizobacterial strains mitigated the salt stress in-vitro and in-vivo and improved the growth of tomato plants. *Scientia Horticulturae*, 319, 112115. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112115>
 - Lenart, B. A., Sherman, S. L., Mall, N. A., Gochanour, E., Twigg, S. L., et Nicholson, G. P. (2012). Arthroscopic repair for posterior shoulder instability. *Arthroscopy: The Journal of Arthroscopic & Related Surgery*, 28(10), 1337-1343. <https://doi.org/10.1016/j.arthro.2012.03.011>

- Letrech A., et Kermich A. (2021). Caractérisation de quelques modes d'action des PGPR chez des souches isolées des deux régions de la wilaya de Constantine. Mémoire Master Recherche : Biotechnologie et Génomique Végétale. Université des Frères Mentouri Constantine 1, 19 p.
- Liu, X., Chai, J., Zhang, Y., Zhang, C., Lei, Y., Li, Q., et Yao, T. (2022). Halotolerant Rhizobacteria mitigate the effects of salinity stress on maize growth by secreting exopolysaccharides. *Environmental and Experimental Botany*, 204, 105098. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105098>
- Lobo, C. B., Juárez Tomás, M. S., Viruel, E., Ferrero, M. A., et Lucca, M. E. (2019). Development of low-cost formulations of plant growth-promoting bacteria to be used as inoculants in beneficial agricultural technologies. *Microbiological Research*, 219, 12-25. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.10.012>
- Lotfi, N., Soleimani, A., Çakmakçı, R., Vahdati, K., et Mohammadi, P. (2022). Characterization of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in Persian walnut associated with drought stress tolerance. *Scientific Reports*, 12(1), 12725. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16852-6>
- Lugtenberg, B. J. J., Malfanova, N., Kamilova, F., et Berg, G. (2013). Plant growth promotion by microbes. Molecular microbial ecology of the rhizosphere (1^{re} éd., p. 559-573). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118297674.ch53>
- Mantelin, S., et Touraine, B. (2004). Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: Impacts on root development and nitrate uptake. *Journal of experimental botany*, 55(394), 27–34. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh010>
- Martinez, L. C., et Vadyvaloo, V. (2014). Mechanisms of post-transcriptional gene regulation in bacterial biofilms. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2014.00038>
- Martínez-Viveros, O., Jorquera, M. A., Crowley, D. E., Gajardo, G., et Mora, M. L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by Rhizobacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(3). <https://doi.org/10.4067/S0718-95162010000100006>
- Massaoud Boureghda, B., et Rihane, N. (2024). Utilisation des bactéries (PGPR) pour améliorer la production agricole et lutter contre les champignons nuisibles : Étude appliquée sur le blé. Mémoire Master Recherche : Génétique. Université Frères Mentouri Constantine 1, 7 p.

- Meena, V. S., Maurya, B. R., et Verma, J. P. (2014). Does a rhizospheric microorganism enhance K⁺ availability in agricultural soils? *Microbiological Research*, 169(5-6), 337-347. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.003>
- Mendes, R., Garbeva, P., et Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome : Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5), 634-663. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
- Mendoza-Arroyo, G. E., Chan-Bacab, M. J., Aguila-Ramírez, R. N., Ortega-Morales, B. O., Canché Solís, R. E., Chab-Ruiz, A. O., Cob-Rivera, K. I., Dzib-Castillo, B., Tun-Che, R. E., et Camacho-Chab, J. C. (2020). Inorganic phosphate solubilization by a novel isolated bacterial strain *Enterobacter* sp. ITCB-09 and its application potential as biofertilizer. *Agriculture*, 10(9), 383. <https://doi.org/10.3390/agriculture10090383>
- Mia, M., Shamsuddin, Z., et Mahmood, M. (2010). Use of plant growth promoting bacteria in banana : A new insight for sustainable banana production. *International Journal of Agriculture and Biology*, 12.
- Mishra, P., Mishra, J., et Arora, N. K. (2021). Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants – Recent developments and prospects : A review. *Microbiological Research*, 252, 126861. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126861>
- Mizuno, T., Hirano, K., Hosono, A., Kato, S., et Obata, H. (2006). Continual pH lowering and manganese dioxide solubilization in the rhizosphere of the Mn-hyperaccumulator plant *Chengiopanax sciadophylloides*. *Soil Science and Plant Nutrition*, 52(6), 726-733. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2006.00099.x>
- Monroy-Velandia, D., et Coy-Barrera, E. (2021). Effect of salt stress on growth and metabolite profiles of Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) along three growth stages. *Molecules*, 26(9), 2756. <https://doi.org/10.3390/molecules26092756>
- Mukhtar, S., Mirza, B. S., Mehnaz, S., Mirza, M. S., Mclean, J., et Malik, K. A. (2018). Impact of soil salinity on the microbial structure of halophyte rhizosphere microbiome. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 34(9), 136. <https://doi.org/10.1007/s11274-018-2509-5>
- Murali, M., Gowtham, H. G., Singh, S. B., Shilpa, N., Aiyaz, M., Niranjana, S. R., et Amruthesh, K. N. (2021). Bio-prospecting of ACC deaminase producing

- Rhizobacteria towards sustainable agriculture : A special emphasis on abiotic stress in plants. *Applied Soil Ecology*, 168, 104142. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104142>
- Musk, D. J., Banko, D. A., et Hergenrother, P. J. (2005). Iron salts perturb biofilm formation and disrupt existing biofilms of *Pseudomonas aeruginosa*. *Chemistry & Biology*, 12(7), 789-796. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2005.05.007>
 - Nath, S., Matozzo, V., Bhandari, D., et Faggio, C. (2019). Growth and liver histology of *Channa punctatus* exposed to a common biofertilizer. *Natural Product Research*, 33(11), 1591-1598. <https://doi.org/10.1080/14786419.2018.1428586>
 - Novo, L. A. B., Castro, P. M. L., Alvarenga, P., et Da Silva, E. F. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria-assisted phytoremediation of mine soils. In *Bio-Geotechnologies for Mine Site Rehabilitation* (p. 281-295). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812986-9.00016-6>
 - Ohyama, T. (2010). Nitrogen as a major essential element of plants. (p. 1-18).
 - Olaniyan, F. T., Alori, E. T., Adekiya, A. O., Ayorinde, B. B., Daramola, FY., Osemwegie, O. O., et Babalola, O. O. (2022). The use of soil microbial potassium solubilizers in potassium nutrient availability in soil and its dynamics. *Annals of Microbiology*, 72(1), 45. <https://doi.org/10.1186/s13213-022-01701-8>
 - Olanrewaju, O. S., Glick, B. R., et Babalola, O. O. (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(11), 197. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2364-9>
 - Oleńska, E., Małek, W., Wójcik, M., Swiecicka, I., Thijs, S., et Vangronsveld, J. (2020). Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions : A methodical review. *Science of The Total Environment*, 743, 140682. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>
 - Oyedele, A. O., Ezaka, E., et Taiwo, L. B. (2024). Microbial biosynthesis of the classical phytohormones by plant growth-promoting microorganisms in plants. In *Microbial Biostimulants for Plant Growth and Abiotic Stress Amelioration* (p. 345-366). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13318-3.00004-5>
 - Pandurang, K. P. (2021). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) : A review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 10(4), 882-886. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2021.1004.093>

- Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V. P., et Prasad, S. M. (2015). Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies : A review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(6), 4056-4075. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3739-1>
- Pawlowski K. et Sprent J. (2008). Comparison between actinorhizal and legume symbiosis. In: Pawlowski K, Newton W E. Nitrogen-fixing actinorhizal symbioses, nitrogen fixation: Origins, applications, and research progress. Springer. 6: 261-288.
- Pellegrini, M., Ercole, C., Di Zio, C., Matteucci, F., Pace, L., et Del Gallo, M. (2020). *In vitro* and *in planta* antagonistic effects of plant growth-promoting rhizobacteria consortium against soilborne plant pathogens of *Solanum tuberosum* and *Solanum lycopersicum*. *FEMS Microbiology Letters*, 367(13), fnaa099. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa099>
- Peng, Y., Li, S. J., Yan, J., Tang, Y., Cheng, J. P., Gao, A. J., Yao, X., Ruan, J. J., et Xu, B. L. (2021). Research progress on phytopathogenic fungi and their role as biocontrol agents. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.670135>
- Peper, A., Brenneisen, T., et Yang, L. (2022). Calcite dissolving bacteria from peanut (*Arachis hypogaea*) pegging zone influences soil calcium level. *Frontiers in Microbiology*, 1, 1019134. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1019134>
- Pison, G., et Ponikvar, S. (2024). Tous les pays du monde (2024): *Population & Sociétés*, n° 626(9), 1-8. <https://doi.org/10.3917/popsoc.626.0001>
- Pittman, J. K. (2005). Managing the manganese: Molecular mechanisms of manganese transport and homeostasis. *New Phytologist*, 167(3), 733-742. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01453.x>
- Raaijmakers, J. M., De Bruijn, I., Nybroe, O., et Ongena, M. (2010). Natural functions of lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas* : More than surfactants and antibiotics. *FEMS Microbiology Reviews*, 34(6), 1037-1062. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2010.00221.x>
- Rafique, E., Mumtaz, M. Z., Ullah, I., Rehman, A., Qureshi, K. A., Kamran, M., Rehman, M. U., Jaremko, M., et Alenezi, M. A. (2022). Potential of mineral-solubilizing bacteria for physiology and growth promotion of *Chenopodium quinoa* Willd. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1004833.

- <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1004833>
- Rafique, M., Naveed, M., Mumtaz, M. Z., Niaz, A., Alamri, S., Siddiqui, M. H., Waheed, M. Q., Ali, Z., Naman, A., Rehman, S. U., Brtnicky, M., et Mustafa, A. (2024). Unlocking the potential of biofilm-forming plant growth-promoting rhizobacteria for growth and yield enhancement in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 14(1), 15546. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-66562-4>
 - Rahal, S. (2022). Isolement et identification génotypique des rhizobactéries associées aux légumineuses de sols miniers. Résistance aux métaux lourds et séquençage des gènes de résistance. Thèse de Doctorat : Microbiologie. Université Badji Mokhtar – Annaba, 32 p.
 - Rahman, A., Hossain, Md. S., Mahmud, J.-A., Nahar, K., Hasanuzzaman, M., et Fujita, M. (2016). Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings : Regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 22(3), 291-306. <https://doi.org/10.1007/s12298-016-0371-1>
 - Riaz, U., Murtaza, G., Anum, W., Samreen, T., Sarfraz, M., et Nazir, M. Z. (2021). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) as biofertilizers and biopesticides. *Microbiota and biofertilizers* (p. 181-196). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-48771-3_11
 - Saberi Riseh, R., Ebrahimi-Zarandi, M., Tamanadar, E., Moradi Pour, M., et Thakur, V. K. (2021). Salinity stress : Toward sustainable plant strategies and using plant growth-promoting rhizobacteria encapsulation for reducing it. *Sustainability*, 13(22), 12758. <https://doi.org/10.3390/su132212758>
 - Sagar, A., Rai, S., Ilyas, N., Sayyed, R. Z., Al-Turki, A. I., El Enshasy, H. A., et Simarmata, T. (2022). Halotolerant rhizobacteria for salinity-stress mitigation : Diversity, mechanisms and molecular approaches. *Sustainability*, 14(1), 490. <https://doi.org/10.3390/su14010490>
 - Saleh, J., Maftoun, M., Safarzadeh, S., et Gholami, A. (2009). Growth, mineral composition, and biochemical changes of broad bean as affected by sodium chloride and zinc levels and sources. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 40(19-20), 3046-3060. <https://doi.org/10.1080/00103620903261619>
 - Samain, E., Duclercq, J., Ait Barka, E., Eickermann, M., Ernenwein, C., Mazoyon, C., Sarazin, V., Dubois, F., Aussenac, T., et Selim, S. (2023). PGPR-soil microbial

- communities' interactions and their influence on wheat growth promotion and resistance induction against *Mycosphaerella Graminicola*. *Biology*, 12(11), 1416. <https://doi.org/10.3390/biology12111416>
- Sanket, A. S., Ghosh, S., Sahoo, R., Nayak, S., et Das, A. P. (2017). Molecular identification of acidophilic manganese (Mn)-solubilizing bacteria from mining effluents and their application in mineral beneficiation. *Geomicrobiology Journal*, 34(1), 71-80. <https://doi.org/10.1080/01490451.2016.1141340>
 - Santos, A. M., Soares, A., Luz, J., Cordeiro, C., Sousa Silva, M., Dias, T., Melo, J., Cruz, C., et Carvalho, L. (2024). Microbial interactions as a sustainable tool for enhancing PGPR antagonism against phytopathogenic fungi. *Sustainability*, 16(5), 2006. <https://doi.org/10.3390/su16052006>
 - Sarkar, A., Pramanik, K., Mitra, S., Soren, T., et Maiti, T. K. (2018). Enhancement of growth and salt tolerance of rice seedlings by ACC deaminase-producing *Burkholderia* sp. MTCC 12259. *Journal of Plant Physiology*, 231, 434-442. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.10.010>
 - Sawada, H., Kuykendall, L. D., et Young, J. M. (2003). Changing concepts in the systematics of bacterial nitrogen-fixing legume symbionts. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 49(3), 155-179. <https://dMicrosoft.QuickAction.WiFioi.org/10.2323/jgam.49.155>
 - Sayyed, R. Z., Chincholkar, S. B., Reddy, M. S., Gangurde, N. S., et Patel, P. R. (2013). Siderophore producing pgpr for crop nutrition and phytopathogen suppression. *Bacteria in agrobiology : Disease management* (p. 449-471). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33639-3_17
 - Sehrawat, A., Sindhu, S. S., et Glick, B. R. (2022). Hydrogen cyanide production by soil bacteria : Biological control of pests and promotion of plant growth in sustainable agriculture. *Pedosphere*, 32(1), 15-38. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(21\)60058-9](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(21)60058-9)
 - Seshadri, B., Bolan, N. S., et Naidu, R. (2015). Rhizosphere-induced heavy metal (loid) transformation in relation to bioavailability and remediation. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, ahead, 0-0. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000043>
 - Sethi, G., Behera, K. K., Sayyed, R., Adarsh, V., Sipra, B. S., Singh, L., Alamro, A. A., et Behera, M. (2025). Enhancing soil health and crop productivity : The role of

- zinc-solubilizing bacteria in sustainable agriculture. *Plant Growth Regulation*. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01294-7>
- Shao, J., Tang, W., Huang, K., Ding, C., Wang, H., Zhang, W., Li, R., Aamer, M., Hassan, M. U., Elnour, R. O., Hashem, M., Huang, G., et Qari, S. H. (2023). How does zinc improve salinity tolerance? Mechanisms and future prospects. *Plants*, 12(18), 3207. <https://doi.org/10.3390/plants12183207>
 - Sharma, I., Sharma, S., Sharma, V., Singh, A. K., Sharma, A., Kumar, A., Singh, J., et Sharma, A. (2024). PGPR-enabled bioremediation of pesticide and heavy metal-contaminated soil: A review of recent advances and emerging challenges. *Chemosphere*, 362, 142678. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.142678>
 - Sharma, S., Kulkarni, J., et Jha, B. (2016). Halotolerant rhizobacteria promote growth and enhance salinity tolerance in peanut. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01600>
 - Shekhawat, K., Fröhlich, K., García-Ramírez, G. X., Trapp, M. A., et Hirt, H. (2022). Ethylene : A master regulator of plant–microbe interactions under abiotic stresses. *Cells*, 12(1), 31. <https://doi.org/10.3390/cells12010031>
 - Shilev, S. (2013). Soil Rhizobacteria regulating the uptake of nutrients and undesirable elements by plants. Plant microbe symbiosis: Fundamentals and advances (p. 147-167). Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-1287-4_5
 - Shirakawa, M. A., Cincotto, M. A., Atencio, D., Gaylarde, C. C., et John, V. M. (2011). Effect of culture medium on biocalcification by *Pseudomonas putida*, *Lysinibacillus sphaericus* and *Bacillus subtilis*. *Brazilian journal of microbiology: [publication of the Brazilian Society for Microbiology]*, 42(2), 499–507. <https://doi.org/10.1590/S1517-838220110002000014>
 - Shirling, E. B., et Gottlieb, D. (1966). Methods for characterization of *Streptomyces* species. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 16(3), 313-340. <https://doi.org/10.1099/00207713-16-3-313>
 - Siddiqui, Z. A., et Mahmood, I. (1999). Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: A review. *Bioresource Technology*, 69(2), 167-179. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(98\)00122-9](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(98)00122-9)
 - Skidmore, A. M., et Dickinson, C. H. (1976). Colony interactions and hyphal interference between *Septoria nodorum* and phylloplane fungi. *Transactions of the*

- British Mycological Society*, 66(1), 57-64. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(76\)80092-7](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(76)80092-7)
- Sood, Y., Singhmar, R., Singh, V., et Malik, D. K. (2023). Isolation and characterization of potential potassium solubilizing bacteria with various plant growth promoting traits. *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 20(1), 79-84. <https://doi.org/10.13005/bbra/3070>
 - Srithaworn, M., Jaroenthanayakorn, J., Tangjitjaroenkun, J., Suriyachadkun, C., et Chunhachart, O. (2023). Zinc solubilizing bacteria and their potential as bioinoculant for growth promotion of green soybean (*Glycine max* L. Merr.). *PeerJ*, 11, e15128. <https://doi.org/10.7717/peerj.15128>
 - Sturz, A. V., et Christie, B. R. (2003). Beneficial microbial allelopathies in the root zone : The management of soil quality and plant disease with rhizobacteria. *Soil and Tillage Research*, 72(2), 107-123. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(03\)00082-5](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(03)00082-5)
 - Suleimanova, A., Bulmakova, D., Sokolnikova, L., Egorova, E., Itkina, D., Kuzminova, O., Gizatullina, A., et Sharipova, M. (2023). Phosphate solubilization and plant growth promotion by *Pantoea brenneri* soil isolates. *Microorganisms*, 11(5), 1136. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051136>
 - Syed Ab Rahman, S. F., Singh, E., Pieterse, C. M. J., et Schenk, P. M. (2018). Emerging microbial biocontrol strategies for plant pathogens. *Plant Science*, 267, 102-111. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.11.012>
 - Sziderics, A. H., Rasche, F., Trognitz, F., Sessitsch, A., et Wilhelm, E. (2007). Bacterial endophytes contribute to abiotic stress adaptation in pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Canadian Journal of Microbiology*, 53(11), 1195-1202. <https://doi.org/10.1139/W07-082>
 - Tabassum, B., Khan, A., Tariq, M., Ramzan, M., Iqbal Khan, M. S., Shahid, N., et Aaliya, K. (2017). Bottlenecks in commercialization and future prospects of PGPR. *Applied Soil Ecology*, 121, 102-117. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.030>
 - Talaat, N. B. (2015). Effective microorganisms improve growth performance and modulate the ROS-scavenging system in Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants exposed to salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34(1), 35-46. <https://doi.org/10.1007/s00344-014-9440-2>

- Tejera, N. A., Ortega, E., Gonzalez-Lopez, J., et Lluch, C. (2003). Effect of some abiotic factors on the biological activity of *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Journal of Applied Microbiology*, 95(3), 528-535. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2003.02007.x>
- Verma, T., Bhardwaj, S., Singh, J., Kapoor, D., et Prasad, R. (2022). Triaccontanol as a versatile plant growth regulator in overcoming negative effects of salt stress. *Journal of Agriculture and Food Research*, 10, 100351. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2022.100351>
- Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*, 255(2), 571-586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>
- Vincent, J., Sabot, R., Lanneluc, I., Refait, P., Turcry, P., Mahieux, P.-Y., Jeannin, M., et Sablé, S. (2020). Biomineralization of calcium carbonate by marine bacterial strains isolated from calcareous deposits. *Matériaux & Techniques*, 108(3), 302. <https://doi.org/10.1051/mattech/2020027>
- Vincent, M. N., Harrison, L. A., Brackin, J. M., Kovacevich, P. A., Mukerji, P., Weller, D. M., et Pierson, E. A. (1991). Genetic analysis of the antifungal activity of a soilborne *Pseudomonas aureofaciens* strain. *Applied and Environmental Microbiology*, 57(10), 2928-2934. <https://doi.org/10.1128/aem.57.10.2928-2934.1991>
- Wang, H., Liu, R., You, M. P., Barbetti, M. J., et Chen, Y. (2021). Pathogen biocontrol using plant growth-promoting bacteria (PGPR) : Role of bacterial diversity. *Microorganisms*, 9(9), 1988. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091988>
- Wang, Z., Lu, K., Liu, X., Zhu, Y., et Liu, C. (2023). Comparative functional genome analysis reveals the habitat adaptation and biocontrol characteristics of plant growth-promoting bacteria in NCBI databases. *Microbiology Spectrum*, 11(3), e05007-22. <https://doi.org/10.1128/spectrum.05007-22>
- Weller, D. M. (1988). Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 26(1), 379-407. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.26.090188.002115>
- Xia, F., Hao, H., Qi, Y., Bai, H., Li, H., Shi, Z., et Shi, L. (2023). Effect of salt stress on microbiome structure and diversity in Chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) rhizosphere soil. *Agronomy*, 13(6), 1444.

- <https://doi.org/10.3390/agronomy13061444>
- Yadav, R. C., Sharma, S. K., Varma, A., Rajawat, M. V. S., Khan, M. S., Sharma, P. K., Malviya, D., Singh, U. B., Rai, J. P., et Saxena, A. K. (2022). Modulation in biofertilization and biofortification of wheat crop by inoculation of zinc-solubilizing rhizobacteria. *Frontiers in Plant Science*, 13, 777771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.777771>
 - Yadav, R. C., Sharma, S. K., Varma, A., Singh, U. B., Kumar, A., Bhupenchandra, I., Rai, J. P., Sharma, P. K., et Singh, H. V. (2023). Zinc-solubilizing *Bacillus* spp. In conjunction with chemical fertilizers enhance growth, yield, nutrient content, and zinc biofortification in wheat crop. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1210938. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1210938>
 - Yang, P., Condric, A., Scranton, S., Hebner, C., Lu, L., et Ali, M. A. (2024). Utilizing plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to advance sustainable agriculture. *Bacteria*, 3(4), 434-451. <https://doi.org/10.3390/bacteria3040030>
 - Yang, P., Liu, W., Yuan, P., Zhao, Z., Zhang, C., Opiyo, S. O., Adhikari, A., Zhao, L., Harsh, G., et Xia, Y. (2023). Plant growth promotion and stress tolerance enhancement through inoculation with *Bacillus proteolyticus* OSUB18. *Biology*, 12(12), 1495. <https://doi.org/10.3390/biology12121495>
 - Yang, P., Yuan, P., Liu, W., Zhao, Z., Bernier, M. C., Zhang, C., Adhikari, A., Opiyo, S. O., Zhao, L., Banks, F., et Xia, Y. (2024). Plant growth promotion and plant disease suppression induced by *Bacillus amyloliquefaciens* strain GD4a. *Plants*, 13(5), 672. <https://doi.org/10.3390/plants13050672>
 - Yasmin, R., Hussain, S., Rasool, M. H., Siddique, M. H., et Muzammil, S. (2021). Isolation, characterization of Zn solubilizing bacterium (*Pseudomonas protegens* RY2) and its contribution in growth of Chickpea (*Cicer arietinum* L) as deciphered by improved growth parameters and Zn content. *Dose-Response: A Publication of International Hormesis Society*, 19(3), 15593258211036791. <https://doi.org/10.1177/15593258211036791>
 - Yu, Z., Chen, C., Li, Z., Song, Y., Yan, C., Jiang, X., Jia, H., Shang, Y., et Tian, M. (2024). Potential biofertilizers for alkaline soil: Bacteria isolated from the rhizosphere of potatoes. *Agronomy*, 14(6), 1241. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061241>
 - Zhang, L., Khabbaz, S. E., Wang, A., Li, H., et Abbasi, P. A. (2015). Detection and

characterization of broad-spectrum antipathogen activity of novel rhizobacterial isolates and suppression of *Fusarium* crown and root rot disease of tomato. *Journal of Applied Microbiology*, 118(3), 685-703. <https://doi.org/10.1111/jam.12728>

- Zhao, C., Zhang, H., Song, C., Zhu, J. K., et Shabala, S. (2020). Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *The Innovation*, 1(1), 100017. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2020.100017>
- Zhu, L., Huang, J., Lu, X., et Zhou, C. (2022). Development of plant systemic resistance by beneficial rhizobacteria: Recognition, initiation, elicitation and regulation. *Frontiers in Plant Science*, 13, 952397. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.952397>

Annexes

Annexe n°1 : Composition des milieux de culture**• Milieu ISP 2**

Extrait de levure	4 g
Extrait de malt	10 g
D-Glucose	4 g
Agar	20 g
Eau distillée	1000 mL
pH	7,3

• Milieu GN

Extrait de levure	2,5 g
Extrait de viande	10 g
Peptone	5 g
Agar	15 g
Eau distillée	1000 mL
pH	7

• Milieu LB

Peptone	10 g
Extrait de levure	5 g
NaCl	0,5 g
Agar	20 g
Eau distillé	1000 mL
pH	7,5

• Milieu pour la solubilisation du zinc

Glucose	20 g
Peptone	1 g
Extrait de levure	1 g
Sulfate d'ammonium ((NH ₄) ₂ SO ₄)	0,5 g
Phosphate dipotassique (K ₂ HPO ₄)	0,4 g
Chlorure de magnésium (MgCl ₂)	0,1 g
Chlorure ferrique (FeCl ₃)	0,01 g

Oxyde de zinc (ZnO)	1 g
Agar	15 g
Eau distillée	1000 mL
pH	6,7

- **Eau peptonée**

Peptone	15 g
NaCl	5 g
Eau distillée	1000 mL
pH	7,2

- **Milieu pour la solubilisation du calcium**

CaCO ₃	5 g
Glucose	5 g
K ₂ HPO ₄	0,4 g
MgSO ₄	0,01 g
Peptone	1 g
(NH ₄) ₂ SO ₄	0,05 g
Extrait de levure	1 g
Agar	18 g
Eau distillée	1000 mL
pH	7,2

- **Milieu PDA**

Extrait de pomme de terre	4 g
D-glucose	20 g
Agar	15 g
Eau distillée	1000 mL
pH	5,8

Annexe n°2 : Solutions et réactifs

- **Solution de Lugol**

Iodure de potassium	2 g
Iode métalloïde	1 g
Eau distillée	100 mL

- **Solution de cristal violet à 1 %**

Cristal violet	1 g
Eau distillée	100 mL

- **Réactif de Nessler**

Iodure de mercure (II)	100 g
Iodure de potassium	70 g
Hydroxyde de sodium	160 g
Eau distillée	1000 mL

Année universitaire : 2024-2025	Présentée par : ZEBILAH Selssabila NOUI Imen DJEBOURI Menal
Caractérisation des traits promoteurs de croissance des plantes chez douze souches bactériennes en conditions normales et en conditions de stress salin	
Mémoire pour l'obtention du diplôme de Master en Microbiologie Appliquée	
<p>Résumé</p> <p>L'intensification de l'agriculture chimique a entraîné la dégradation des sols et une pollution croissante. Parallèlement, la salinité et les agents phytopathogènes représentent des contraintes majeures à la productivité agricole. Face à ces enjeux, les bactéries promotrices de croissance des plantes (PGPB) constituent une alternative durable pour améliorer la santé des cultures et renforcer leur tolérance au stress. Cette étude a pour but de déterminer les traits favorisant la croissance des plantes chez douze souches bactériennes, d'évaluer leur efficacité sous stress salin et de tester leur potentiel de biocontrôle contre plusieurs moisissures phytopathogènes. Les traits évalués incluent la solubilisation du zinc, du manganèse et du calcium, ainsi que la production d'ammoniac, en conditions normales et sous stress salin (0 à 1,5 M de chlorure de sodium [NaCl]). Les douze souches ont également été testées pour leur capacité à former des biofilms en conditions non salines, ainsi que pour leur activité antagoniste contre <i>Fusarium</i> sp., <i>Alternaria</i> sp., <i>Penicillium griseofulvum</i> (<i>P. griseofulvum</i>), <i>Aspergillus flavus</i> (<i>A. flavus</i>), <i>Aspergillus niger</i> (<i>A. niger</i>) et <i>Aspergillus fumigatus</i> (<i>A. fumigatus</i>). Les résultats ont montré que toutes les souches testées produisent de l'ammoniac, aussi bien en présence qu'en absence de NaCl. La solubilisation du zinc a été observée chez l'ensemble des souches en conditions normales, et chez 91,66 % d'entre elles sous stress salin. Pour le manganèse, 41,66 % des souches étaient actives en conditions normales, contre 91,66 % en conditions salines. En revanche, aucune souche n'a montré de capacité à solubiliser le calcium. Par ailleurs, 50 % des souches ont présenté une capacité à former un biofilm. L'activité antagoniste a été majoritairement marquée : 92 % des souches ont inhibé la croissance de <i>Fusarium</i> sp., et 67 % ont agi contre <i>P. griseofulvum</i> et <i>Alternaria</i> sp. Certaines souches, notamment SS6, SS7, SS9, S6, S9 et S11, se sont distinguées par la combinaison de plusieurs traits bénéfiques, soulignant leur potentiel en tant qu'agents biofertilisants et de biocontrôle, adaptés à la gestion des maladies des plantes et à l'atténuation des effets du stress salin.</p>	
Mots-clefs : biofilm, biocontrôle, PGPR, solubilisation, stress salin.	
Laboratoires de recherche : laboratoire de biologie moléculaire et cellulaire (U Constantine 1 Frères Mentouri).	
Président du jury : Mr. BOUDEMAGH Allaouaeddine (Professeur - U Constantine 1 Frères Mentouri).	
Encadrante : Dr. BOUFERCHA Oumeima (MCB - U Constantine 1 Frères Mentouri).	
Examinatrice : Dr. ABDELAZIZ Ouided (MCA - U Constantine 1 Frères Mentouri).	