

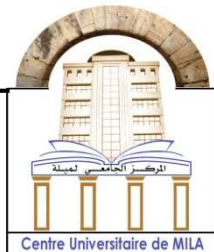
الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

Ministère de L'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

N° Ref :.....



Centre Universitaire Abdelhafid BOUSSOUF- Mila

Institut des Sciences de la Nature et de la Vie

Département des Sciences Biologiques et Agricoles

**Mémoire préparé en vue de l'obtention du diplôme de
Master**

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Microbiologie Appliquée

Thème :

**Évaluation des propriétés bioactives et des capacités de tolérance
environnementale des souches PGPR.**

Présenté par :

- CHERGUI Ikram
- ZELOUACHE Ikram

Devant le jury :

Nom et Prénom AISSOUS I

Grade MCB

Président

Nom et Prénom HADEF S

Grade MCB

Examineur

Nom et Prénom RABHI N

Grade MCB

Promoteur

Année Universitaire : 2024/2025

Dédicace

Je dédie ce modeste travail :

*Aux deux êtres les plus chers au monde, mes parents bien-aimés, que je ne
remercierai jamais assez pour leur soutien, leurs encouragements, leurs
sacrifices et leur patience tout au long de ma vie.*

*À mes chères sœurs et à mes chers frères, qui ont toujours été un pilier pour
moi.*

*À mes amis et collègues, pour leur présence précieuse tout au long de ce
parcours.*

À mes enseignants, qui m'ont éclairé le chemin du savoir.

*Et à toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation
de ce modeste travail.*

Ibrahim Fe

Dédicase

*Je remercie avant tout **ALLAH** tout puissant, de m'avoir guidé toutes les années d'étude et m'avoir donné la volonté, la patience et le courage pour terminer ce travail.*

Avant de passer dans le vif du sujet, je dédie ce travail à :

***A mon père**, qui est toujours présent et continue de l'être pour faire mon bonheur, Merci pour m'avoir donné cette vie si diverse, et de m'avoir permis d'aller au bout de mes choix sans restriction.*

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

***A mes cher frères** Hamza, Amine et Farouk et à **mes sœurs** Besma, Nawel, Saida et Semia et les femmes de mes frères Amel et Soundous pour m'encourager.*

***A mes amies** Iman, Ikram, Kenza, Hadil, Boutheyna, Khaoula*

A toute la promotion « Microbiologie appliquée »

Enfin, je remercie toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce mémoire. Que ce soit par leurs encouragements, leurs conseils ou leur soutien logistique, chacune de vos contributions a été précieuse.

Ikram Cher

Remerciements

Avant de commencer nous remercions Allah le tout puissant de nous avoir guide toutes ces années d'études car il nous a donné la volonté, la patience, le courage pour terminer ce travail.

*Nous remercions particulièrement Mme **RABHI Nour El Houda** pour son aide et ses encouragements indispensables à la réussite de ce projet. Les efforts qu'elle a déployés avec nous, ainsi que son soutien dépassant nos attentes, ont été essentiels à la réussite de ce mémoire. Nous la remercions sincèrement pour son dévouement et son engagement envers notre recherche.*

*Nous remercions également tous les membres du jury ; Mme **AISSOUS I***

*Et Mme **HADEF S** d'avoir accepté de juger ce travail.*

Tous l'enseignants qui ont contribué à notre formation chacun par son nom, à tous ces personnes nous remercions du fond du cœur.

ملخص

هدفت هذه الدراسة إلى تقييم الخصائص الحيوية وقدرة التحمل للإجهاد الملحي لسلاسلتين بكتيريتين جذريتين، *Bacillus pumilus* BR7 و *Pseudomonas cremoricolorata* MR4، والمعزولتين من جذور النبات الملحي *tetrandra Salsola* في منطقة بوسعادة. أظهرت السلالتان خصائص فيزيولوجية وكيميائية حيوية متباينة، تعكس تكيفات نوعية مع بيئتهما الأصلية. تنتج كلتا السلالتين حمض (IAA) indole-3-acetic acid ، وتذييان الفوسفات غير العضوي، وتتحملان ملوحة تصل إلى 1M NaCl مما يؤكد إمكاناتهما كبكتيريا محفزة لنمو النبات. (PGPR) مع ذلك، فإن MR4 فقط هي التي تنتج siderophores ، وtyrosinase، وتظهر مقاومة ل-crystal violet، كما تنتج بكميات ملحوظة كلاً من HCN وurease، مما يعزز من قابليتها في برامج مكافحة الحيوية. من جهة أخرى، تميزت BR7 بمعدل نمو مرتفع في ظل الإجهاد الملحي، بالإضافة إلى نشاط إنزيمي ملحوظ يشمل amylase، protease وcatalase، مما يدل على قابليتها للمساهمة في تحسين خصوبة التربة.

ومع ذلك، فإن تلقيح بذور القمح الصلب (صنف WAHA) بالسلالة BR7 لم يظهر تحسناً ملحوظاً في معدل الإنبات ولا في المؤشرات الفسيولوجية للنمو (طول الجذور والجزء الهوائي، الوزن الرطب والوزن الجاف)، سواء في الظروف العادية أو تحت الإجهاد الملحي. وتشير هذه النتائج إلى أن التأثيرات الإيجابية لهذه السلالة قد تظهر في مراحل متقدمة من تطور النبات. تبرز هذه المعطيات أهمية اعتماد مقاربات تكاملية والقيام بدراسات إضافية من أجل تعزيز استخدام هذه السلالات تحت ظروف زراعية مختلفة، دعماً لممارسات زراعية مستدامة.

الكلمات المفتاحية: البكتيريا المحفزة لنمو النبات (PGPR) ، *Bacillus pumilus* ، *Pseudomonas cremoricolorata*، الإجهاد الملحي، القمح الصلب.

Résumé

Cette étude a évalué les propriétés bioactives et la tolérance au stress salin de deux souches bactériennes rhizosphériques, *Bacillus pumilus* BR7 et *Pseudomonas cremoricolorata* MR4, isolées de la rhizosphère de l'halophyte *Salsola tetrandra* dans la région de Bousaâda. Les deux souches présentent des profils physiologiques et biochimiques contrastés, traduisant des adaptations spécifiques à leurs environnements respectifs. Toutes deux produisent de l'acide indole-3-acétique (AIA), solubilisent le phosphate inorganique et tolèrent un stress salin allant jusqu'à 1 M de NaCl, confirmant leur potentiel en tant que bactéries promotrices de croissance (PGPR). Toutefois, seule MR4 synthétise des sidérophores, exprime une tyrosinase, résiste au cristal violet et produit de manière marquée du HCN ainsi que de l'uréase, renforçant son aptitude au biocontrôle. En parallèle, BR7 se distingue par son taux de croissance élevé en conditions salines, ainsi qu'une activité enzymatique marquée (amylase, protéase et catalase), illustrant un potentiel intéressant pour l'amélioration de la fertilité des sols. Néanmoins, l'inoculation des graines de blé dur (variété WAHA) avec BR7 n'a pas induit d'amélioration significative du taux de germination, ni des paramètres physiologiques de croissance (longueur des racines et parties aériennes, poids frais et poids sec), aussi bien en conditions normales que sous stress salin. Ces résultats suggèrent que les effets bénéfiques de cette souche pourraient se manifester à des stades plus avancés du développement végétal. L'ensemble de ces données souligne l'intérêt d'approches combinées et de recherches complémentaires pour optimiser l'usage de ces souches dans des conditions agronomiques variées, en vue de promouvoir des pratiques agricoles durables.

Mots-clés : PGPR, *Bacillus pumilus*, *Pseudomonas cremoricolorata*, stress salin, blé dur.

Abstract

This study evaluated the bioactive properties and salt stress tolerance of two rhizospheric bacterial strains, *Bacillus pumilus* BR7 and *Pseudomonas cremoricolorata* MR4, isolated from the rhizosphere of the halophyte *Salsola tetrandra* in the Bousaâda region. The two strains exhibit contrasting physiological and biochemical profiles, reflecting specific adaptations to their respective environments. Both produce indole-3-acetic acid (IAA), solubilize inorganic phosphate, and tolerate salt stress up to 1 M NaCl, confirming their potential as plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). However, only MR4 synthesizes siderophores, expresses tyrosinase, resists crystal violet, and exhibits marked production of HCN and urease, thereby strengthening its biocontrol potential. In contrast, BR7 stands out for its high growth rate under saline conditions, along with notable enzymatic activity (amylase, protease, and catalase), indicating a strong potential for enhancing soil fertility. Nevertheless, inoculation of durum wheat seeds (WAHA variety) with BR7 did not result in any significant improvement in germination rate or physiological growth parameters (root and shoot length, fresh and dry weight), under either normal or saline conditions. These findings suggest that the beneficial effects of this strain may manifest at later stages of plant development. Overall, the data highlight the importance of combined approaches and further research to optimize the use of these strains under diverse agronomic conditions, with a view toward promoting sustainable agricultural practices.

Keywords: PGPR, *Bacillus pumilus*, *Pseudomonas cremoricolorata*, salt stress, durum wheat.

Liste des principales abréviations et acronyme

AIA : Acide indole acétique

BR7 : *Bacillus pumilus*

CAS: Chrome Azurol S agar

CK: Cytokinine

Cl : Chlore

COVs : Composés organiques volatiles

DO: Densité optique

EPS: Exopolysaccharides

HCN: Hydrogen cyanide

ISR: Induction of systemic resistance

mM: milliMolaire

MR4: *Pseudomonas cremoricolorata*

P: Phosphore

PBS: Tampon phosphate salin

PGPR: Plant Growth Promiting Rhizaobacteria

rpm: Rotation par minute

UV: Ultraviolet

Liste des figures

Figure 01 : Les zones de rhizosphère

Figure 02 : L'activité microbiologique de la rhizosphère

Figure 03 : Représentation schématique des interactions dans la rhizosphère et l'impact des facteurs associés à la relation plante-microbe

Figure 04 : PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique

Figure 05 : Mode d'action des PGPR

Figure 06 : Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique

Figure 07 : Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale

Figure 08 : Localisation géographique de la Sebkha Baniou et Sebkhet Mcif

Figure 09 : Aspects macroscopiques des souches

Figure 10 : Arbre phylogénétique basé sur une comparaison de la séquence de l'ADNr 16S des souches bactériennes

Figure 11 : Production de sidérophore

Figure 12 : Solubilisation de phosphate

Figure 13 : Production de l'AIA

Figure 14 : Optimum de croissance des PGPR sous stress salin.

Figure 15 : La croissance en présence du phénol

Figure 16 : La croissance en présence de cristal violet

Figure 17 : L'activité amylolytique des souches BR7 et MR4

Figure 18 : La production de protéase

Figure 19 : Dégradation de Tween 80

Figure 21 : La production de catalase

Figure 22 : La production d'uréase

Figure 23 : La production d'indole

Figure 24 : Production d'HCN sur milieu à la glycine

Figure 25 : La production des EPS

Figure 26 : Précipitation des EPS

Figure 27 : Les graines de blé avant l'incubation

Figure 28 : Effet de BR7 sur la germination de blé à des concentrations de NaCl de 0 et 1M

Figure 29 : Effet de stress salin (NaCl 1 M) sur la longueur, le nombre, le poids secs et frais des racines des graines de blé dur inoculées ou non par BR7

Figure 30 : Effet du stress salin (NaCl 1 M) sur la longueur, le poids secs et frais des feuilles des graines de blé dur inoculées ou non par BR7

Figure 31 : Effet de stress salin (NaCl 1 M) sur le taux de germination, le poids secs et frais total des graines de blé dur inoculées ou non par BR7

Liste des tableaux

Tableau 01 : Classification des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes contrôlées par les PGPR

Tableau 02 : Activités PGP des souches MR4 et BR7

Tableau 03 : Caractères des souches BR7 et MR4

Tableau 04 : Paramètres de germination de blé dur

Table des matières

<i>Dédicace</i>	I
<i>Remerciement</i>	III
<i>ملخص</i>	IV
<i>Résumé</i>	V
<i>Abstract</i>	VI
<i>Liste des principales abréviations et acronyme</i>	VII
<i>Liste des figures</i>	VIII
<i>Liste des tableaux</i>	X
Introduction	1
Synthèse bibliographique	
I- Généralité sur la rhizosphère et les PGPR	4
1- Le sol	4
2- La rhizosphère.....	4
3- Microbiome de la rhizosphère	5
3-1- Les bactéries	6
3-2- Les champignons.....	6
3-3- Les protozoaires	6
3-4- Les algues.....	7
4- Activité microbiologique de la rhizosphère	7
4-1- Interaction micro-organismes-plantes dans la rhizosphère	8
4-2- Interactions microorganismes-microorganismes	10
5- Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR).....	10
6- Biodiversité des PGPR dans la rhizosphère	11
6-1- Proteobacteries.....	12
A- Alphaproteobactéria	12
B- Betaproteobactéria	13

C- Gammaproteobactéria	13
6-2- Actinobacteria	15
6-3- Firmicutes.....	16
6-4- Bactéroïdes	16
II- Mécanismes directs et indirects des PGPR.....	17
1- Mécanismes directs	18
A- Fixation de l'azote	18
B - Solubilisation du phosphate.....	19
C- Solubilisation du potassium.....	19
D - Production de sidérophore	20
E - Production des phytohormones.....	21
➤ Acide indole acétique (AIA)	22
➤ Gibbérellines.....	23
➤ Cytokinines	23
➤ Acide abscissique.....	24
2- Mécanismes indirects.....	24
A- Production des enzymes lytiques	24
B- Composés Organiques Volatils (COVs).....	25
C- L'antibiose	25
D- Résistance Systémique Induite (ISR).....	26
E- Production des antibiotiques	26
III- L'utilisation des PGPR en agriculture	28
1- Usage des PGPR en agriculture.....	28
A- Biofertilisation	28
B- La phytoremédiation.....	29
C- Bioprotection	29
2- Les limites de l'utilisation des PGPR	31
Matériel et Méthode	

1- Origine des souches bactériennes	33
2- Identification taxonomique	33
3- Activités PGPR déjà testée	34
4- Analyse des activités enzymatiques, de tolérance et de production de métabolites secondaires	34
4-1- Réactivation des souches	34
4-2- Tolérance au stress abiotique	35
4-2-1- Croissance en présence de NaCl.....	35
4-2-2- Croissance en présence des inhibiteurs	35
4-3- Activités enzymatiques hydrolytiques.....	35
4-3-1- Production d'amylase.....	35
4-3-2- Production de protéase	35
4-3-3- Dégradation de Tween 80	36
4-3-4- Dégradation de la tyrosine.....	36
4-4- Production d'enzymes antioxydantes.....	36
4-4-1- Production de catalase	36
4-5- Activités enzymatiques de dégradation des composés azotés	36
4-5-1- Production d'uréase et d'indole	36
4-6- Production de métabolites secondaires d'intérêt	37
4-6-1- Production d'HCN.....	37
4-6-2- Production des exopolysaccharides (EPS).....	37
A- Extraction des EPS	37
5- Effet de <i>Bacillus pumilus</i> BR7 sur la germination des graines de blé dur (WAHA) sous stress salin	38
A- Blé dur	38
B- Souche bactérienne.....	38
5-1- Préparation de l'inoculum	38

5-2- Stérilisation et inoculation des graines de blé dur Waha	38
5-3- Mesure des paramètres de germination.....	39
5-4- Analyse des paramètres morphologiques	39
6- Analyses statistiques	39
Résultats	
1- Caractérisation phénotypique des souches.....	42
2- Identification moléculaire	42
3- Activités PGP des souches BR7 et MR4.....	43
4- Analyse des activités enzymatiques, de tolérance et de production de métabolites secondaires	45
4-1- Tolérance au stress abiotique	45
4-1-1- Croissance en présence de NaCl	45
4-1-2- La croissance en présence des inhibiteurs chimiques.....	45
4-2- Activités enzymatiques hydrolytiques.....	47
4-2-1- Production d'amylase.....	47
4-2-2- Production de protéase	47
4-2-3- Dégradation de Tween 80	48
4-2-4- Dégradation de la L-tyrosine.....	49
4-3- Production d'enzymes antioxydantes.....	49
4-3-1- Production de catalase	49
4-4- Activités enzymatiques de dégradation des composés azotés	50
4-4-1- Production d'uréase et d'indole	50
4-5- Production de métabolites secondaires d'intérêt	51
4-5-1- Production d'HCN.....	51
4-5-2- Production des exopolysaccharides (EPS).....	52
5- Effet de <i>Bacillus pumilus</i> BR7 sur la germination des graines de blé dur (WAHA) sous stress salin	55

5-1- Inoculation des graines de blé dur Waha	55
5-2- Mesure des paramètres de germination.....	56
5-3- Paramètres morphologiques	56
Discussion	61
Conclusion.....	68
Références bibliographiques	71
Annexes	84

INTRODUCTION

L'agriculture contemporaine est confrontée à une série de défis interconnectés, mettant en péril la sécurité alimentaire mondiale. Parmi ces défis figurent la baisse de la productivité agricole, la dégradation des sols, mais aussi la salinisation croissante des terres cultivables et les effets du changement climatique, tels que la variabilité des précipitations, les stress thermiques et hydriques, et l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes. Ces facteurs, combinés, altèrent la croissance des plantes, réduisent les rendements et aggravent la vulnérabilité des systèmes agricoles (**Wood, 2000**).

Selon les prévisions des Nations Unies, la population mondiale atteindra environ 9 milliards d'habitants d'ici 2050 (**Wood, 2000**), ce qui accentuera la pression sur les ressources agricoles. Pour y faire face, l'agriculture moderne a massivement recours aux engrais chimiques et aux pesticides afin d'intensifier la production (**Rubio et al., 2013**). Cependant, leur usage excessif contribue à la contamination des écosystèmes, nuit à la biodiversité microbienne des sols et aggrave leur détérioration physique et biologique (**Craswell., 2021**).

Dans ce contexte, se pose une problématique centrale : comment assurer une productivité agricole durable tout en préservant la qualité des sols et en répondant aux contraintes environnementales telles que la salinité et les effets du climat ? Une réponse innovante réside dans l'utilisation de microorganismes bénéfiques du sol, et en particulier des rhizobactéries promotrices de croissance végétale ou PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria).

Ces bactéries, naturellement présentes dans la rhizosphère, sont capables de stimuler la croissance des plantes par divers mécanismes (solubilisation des nutriments, production d'hormones végétales, activité antimicrobienne...) et peuvent aussi renforcer leur tolérance aux stress abiotiques, notamment la salinité, en modulant les réponses physiologiques des plantes (**Qureshi et al., 2012**). L'hypothèse centrale de ce travail est que certaines souches de PGPR, bien adaptées à l'environnement végétal, peuvent à la fois améliorer la germination et la croissance des plantes, et renforcer leur résilience face aux stress abiotiques comme la salinité, tout en limitant le recours aux intrants chimiques.

Dans cette optique, l'objectif principal de ce mémoire est d'évaluer le potentiel de deux souches bactériennes isolées : *Bacillus pumilus* (BR7) et *Pseudomonas cremoricolorata* (MR4) en tant qu'agents promoteurs de croissance.

Plus spécifiquement, ce travail vise à :

- Caractériser biologiquement et fonctionnellement ces deux souches, notamment en étudiant leur capacité à s'adapter à l'environnement rhizosphérique et à induire des effets bénéfiques sur les plantes ;
- Tester *in vivo* l'effet de l'inoculation de la souche BR7 sur la germination du blé dur, en comparant les résultats à un témoin non traité.

Ce mémoire s'organise de la manière suivante : une première partie est consacrée au contexte scientifique et agronomique, suivie de la description de la méthodologie expérimentale mise en œuvre. Les résultats obtenus sont ensuite présentés et discutés, en mettant l'accent sur les mécanismes d'action potentiels des souches étudiées et leur intérêt agronomique dans un contexte de stress salin et de changement climatique.

SYNTHÈSE

BIBLIOGRAPHIQUE

I- Généralité sur la rhizosphère et les PGPR

1- Le sol

Le sol est un environnement vivant hautement structuré, composé de cinq éléments distincts : les minéraux solides, les matières organiques, la fraction vivante, la phase gazeuse et la phase liquide. Grâce à son fonctionnement et à son organisation, il constitue un véritable système écologique dynamique, servant de milieu commun à tous les écosystèmes terrestres (forestiers, prairiaux, agricoles) et contribuant activement à leur fonctionnement (**Gros, 2002**).

Le sol constitue un réservoir microbien essentiel, abritant une flore microbienne complexe et variée. Il joue un rôle crucial dans l'écosystème terrestre ainsi que dans la vie des organismes multicellulaires qui y résident. Les plantes tirent profit de l'influence directe et/ou indirecte des micro-organismes, en particulier de la flore présente dans la rhizosphère. (**Munees et Mulugeta, 2014**).

2- La rhizosphère

Le terme "rhizosphère" (du grec *rhiza* : racine et *sphère* : ce qui entoure) a été introduit en 1904 par le chercheur Allemand Hiltner pour désigner la zone du sol qui entoure les racines et qui est influencée, directement ou indirectement, par celles-ci. Considérée comme la partie cachée du système racinaire, elle joue un rôle essentiel bien que souvent méconnu. Cette zone se distingue par une richesse en nutriments par rapport au sol environnant, en raison de l'accumulation de divers exsudats racinaires, notamment des acides aminés et des sucres, constituant une source d'énergie et de nutriments pour les bactéries du sol (**Gray et Smith, 2005**).

La rhizosphère est une zone du sol caractérisée par une concentration élevée en dioxyde de carbone et une faible teneur en oxygène dissous. En raison de ces conditions, elle constitue un milieu réducteur favorisant l'activité dénitrifiante, qui transforme les ions nitrates en oxyde d'azote, voire en ammoniac. Elle joue également un rôle essentiel dans la modification des propriétés du sol, influençant ses caractéristiques biologiques, la biodiversité, l'activité microbienne, ainsi que la fertilité et la qualité du sol (**Gobat et al., 2003**).

La rhizosphère est un habitat dont les frontières restent imprécises, car elle constitue un gradient microbiologique et physico-chimique qui s'étend de la racine elle-même jusqu'à une distance approximative de 1 à 5 mm, au-delà de laquelle l'influence de la rhizosphère s'atténue progressivement. Selon Schroder et Hartmann (2003), cette zone d'interaction peut être subdivisée en trois régions distinctes (**Figure 01**) :

1. La rhizosphère, au sens strict, désigne la mince couche de sol adhérant étroitement aux racines.
2. Le rhizoplan correspond à la surface des racines, dont la microflore peut être isolée par une agitation vigoureuse
3. L'endorhizosphère fait référence aux espaces intercellulaires du cortex envahis par les microorganismes, tandis que l'exorhizosphère désigne la zone du sol avoisinant la racine et influencée par celle-ci (Gobat et al., 2003).

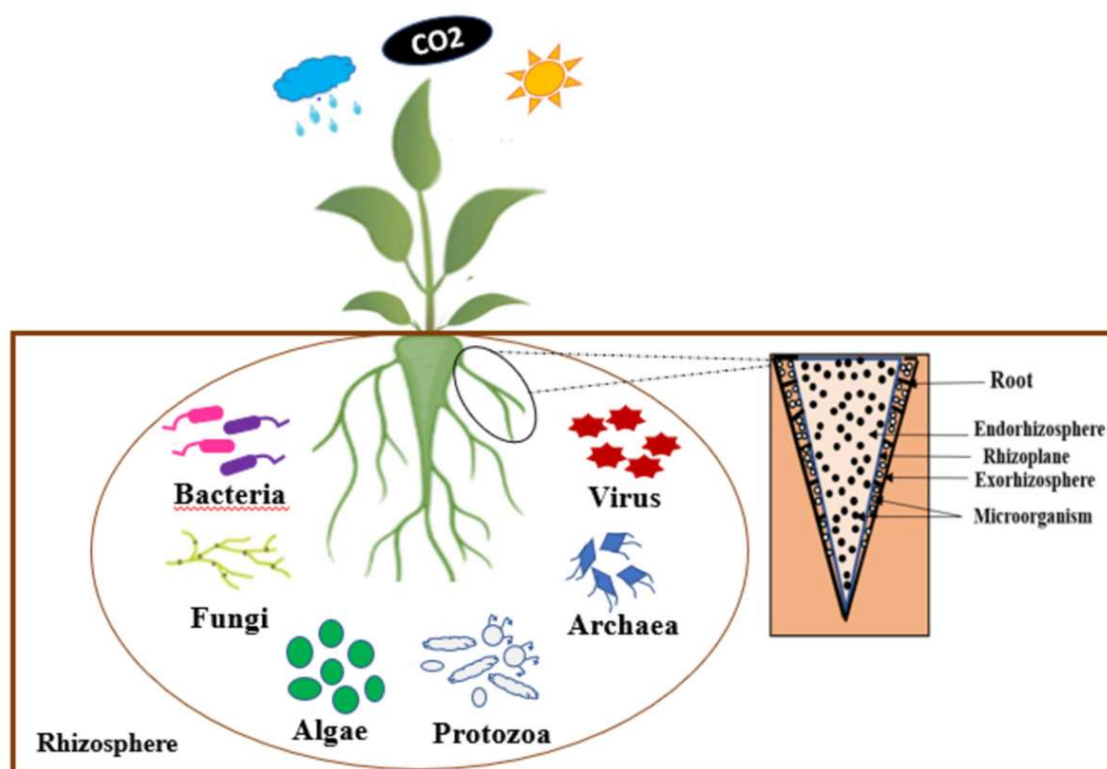


Figure 01 : Les zones de rhizosphère (Agbodjato et Babalola, 2024)

3- Microbiome de la rhizosphère

L'ensemble des microorganismes présents dans un environnement végétal est désigné sous le terme de microbiome de la plante ou encore appelé le génome microbien des plantes (Odelade et Babalola, 2019). Ce dernier est bien plus vaste que celui de la plante elle-même et est également qualifié de "deuxième génome" de la plante (Berendsen et al., 2012). La population de microorganismes colonisant l'environnement de la plante peut largement dépasser la concentration cellulaire de la plante (Odelade et Babalola, 2019). Le terme « microbiome de la rhizosphère » se réfère aux communautés microbiennes associées à la rhizosphère végétale (Ali et al., 2017 ; Mondal et Baksi, 2022). Par ailleurs, les microbiomes présents au niveau de

la rhizosphère montrent une structure et une composition variées, exerçant une influence significative sur la plante hôte, ce qui peut être dû à leur proximité avec les racines de la plante et à leur interaction constante avec celles-ci (**Odelade et Babalola, 2019**). La rhizosphère constitue une niche écologique particulièrement dynamique, caractérisée par une concentration élevée de glucides, acides aminés, acides organiques, isoflavones, régulateurs de croissance et enzymes produits par les plantes. Ce microenvironnement devient ainsi un site de grande activité biologique, abritant une diversité d'organismes tels que vers de terre, nématodes, protozoaires, algues, champignons et bactéries (**Pierson et Pierson, 2000**).

3-1- Les bactéries

La communauté bactérienne de la rhizosphère est issue des réservoirs de micro-organismes présents dans le sol (**Bakker et al., 2013**). Les rhizobactéries sont des bactéries capables de coloniser intensément les racines des plantes. Parmi les bactéries non symbiotiques répondant à cette caractéristique, plusieurs genres et espèces ont été largement étudiés, notamment *Agrobacterium* sp., *Azospirillum* sp., *Bacillus* sp et *Pseudomonas* sp.

3-2- Les champignons

Les champignons mycorhiziens de type arbusculaire (AMF : Arbuscular Mycorrhizal Fungi) représentent le groupe dominant dans la rhizosphère. Ils forment une symbiose avec les racines des plantes, facilitant ainsi l'absorption de divers éléments nutritifs essentiels. L'exemple le plus étudié concerne le phosphore présent dans le sol, qui est capté et transporté à travers les hyphes avant d'être transféré à la plante hôte. En outre, cette association mycorhizienne peut renforcer les mécanismes de défense de la plante contre les parasites et les agents pathogènes (**Clémentine, 2013**).

3-3- Les protozoaires

Le terme "protozoaire" signifie "premier animal". Ce sont des organismes eucaryotes, unicellulaires et hétérotrophes. Ils sont particulièrement abondants dans les sols humides et riches en matières organiques, où l'on peut en trouver entre 1 et 2 millions par gramme de terre. Les protozoaires jouent un rôle régulateur sur les populations bactériennes qu'ils consomment et contribuent à recycler rapidement une biomasse importante, la rendant ainsi disponible pour la communauté biologique (**Girad et al., 2005**).

3-4- Les algues

Les algues font partie du règne végétal, mais elles ne forment pas un groupe homogène. Elles peuvent être libres ou fixées à un support, et leur taille varie de quelques micromètres à plusieurs dizaines de mètres pour certaines espèces (Egan et al., 2008).

4- Activité microbiologique de la rhizosphère

L'activité microbiologique de la rhizosphère joue un rôle crucial dans les systèmes de production agricole. De nombreux micro-organismes entretiennent des relations ou des associations bénéfiques avec les plantes, souvent stimulées par des substances libérées par ces dernières, un phénomène appelé **l'effet rhizosphérique (Figure 02)**. Ces associations entre les plantes et les micro-organismes peuvent se développer dans la phyllosphère, la surface des feuilles, ou dans la rhizosphère, la zone du sol en contact direct avec les racines (Reyes.,2011).

La structure des racines et la composition des exsudats racinaires évoluent au fur et à mesure du développement de la plante, ainsi qu'en fonction de facteurs environnementaux tels que la disponibilité en eau et la température. Ainsi, la dynamique des populations de micro-organismes dans la rhizosphère peut également varier (Bertrand et al., 2000).

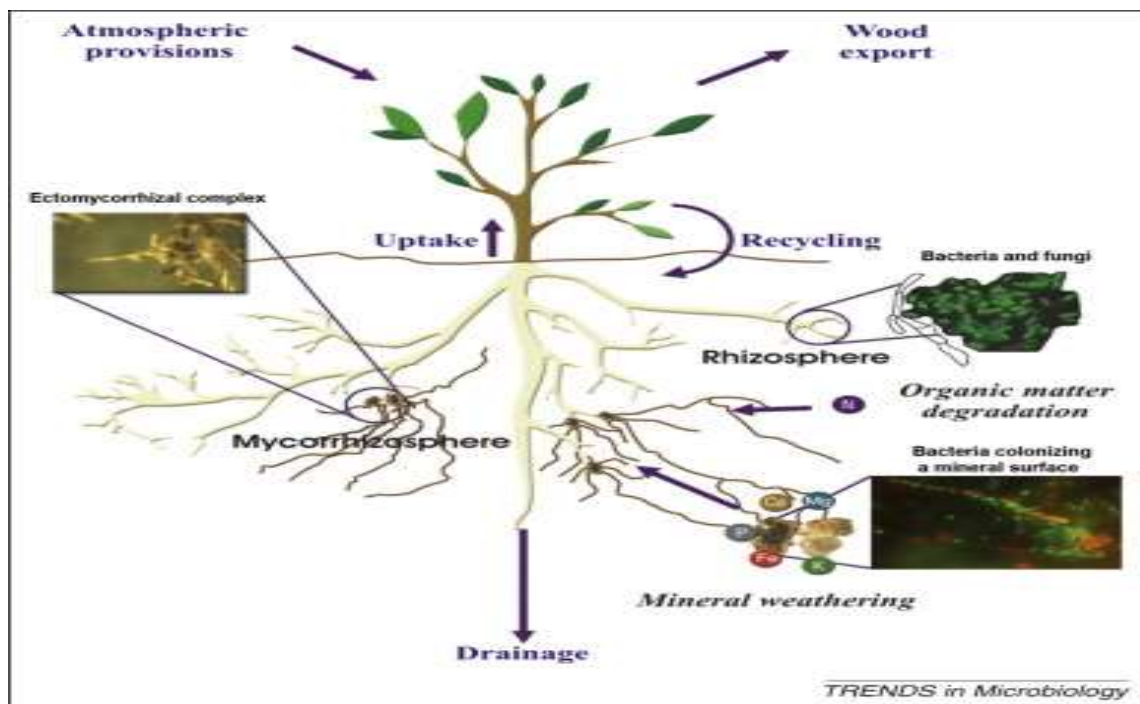


Figure 02 : L'activité microbiologique de la rhizosphère (Vittorio et Christoph, 2016)

4-1- Interaction micro-organismes-plantes dans la rhizosphère

La coopération entre PGPR et plante est une interaction ancienne. Le fonctionnement de la coopération PGPR-plante varie selon les génotypes de PGPR et la plante-hôte (**Narula et al., 2012 ; Drogue et al., 2014**). Les profils d'exsudation ou d'architecture racinaire diffèrent selon la plante, ce qui peut moduler l'écologie rhizosphérique et l'efficacité des PGPR (**Kuzmicheva et al., 2017 ; Moenne-Loccoz et al., 2019**).

La relation entre plantes- micro-organismes a tiré un très grand intérêt. Dans un premier temps, l'homme a exploité les interactions entre les plantes et les micro-organismes pour l'amélioration de rendement et la croissance végétale (**Joseph, 2007**). Des recherches récentes ont montré qu'au sein d'une population bactérienne, les cellules se communiquent entre elles afin de coordonner certaines activités (**Figure 03**). Ces communications sont les clefs de leur survie. En effet, la performance microbienne dépend de la capacité à percevoir et à réagir rapidement aux échanges environnementaux. De ce fait, les bactéries ont développé un mécanisme complexe de communication afin de contrôler l'expression de certaines fonctions, c'est le quorum sensing (**Ahmed et al., 2008**).

Le quorum sensing confère aux bactéries de nombreux avantages compétitifs par l'amélioration des chances de survie et la colonisation des niches écologiques. Ainsi l'envahissement de certaines plantes par des bactéries pathogènes telles que *Xanthomonas campestris* et *Pseudomonas syringae* (**Sarris et al., 2010 ; Bernal et al., 2017**).

Des études récentes réalisées ont rapporté sur l'importance de mécanismes de régulation chez les bactéries bénéfiques des plantes telle la promotion de la croissance, la protection contre les bactéries pathogènes et le stress salin, avec la libération de certaines molécules telles que l'acyl homoserine lactone (AHL), composé similaire aux molécules bactériennes. Des études antérieures ont rapporté sur la capacité de ces molécules de stimuler la défense contre les bactéries pathogènes et le blocage des interactions entre les bactéries (**Ahmed et al., 2008**).

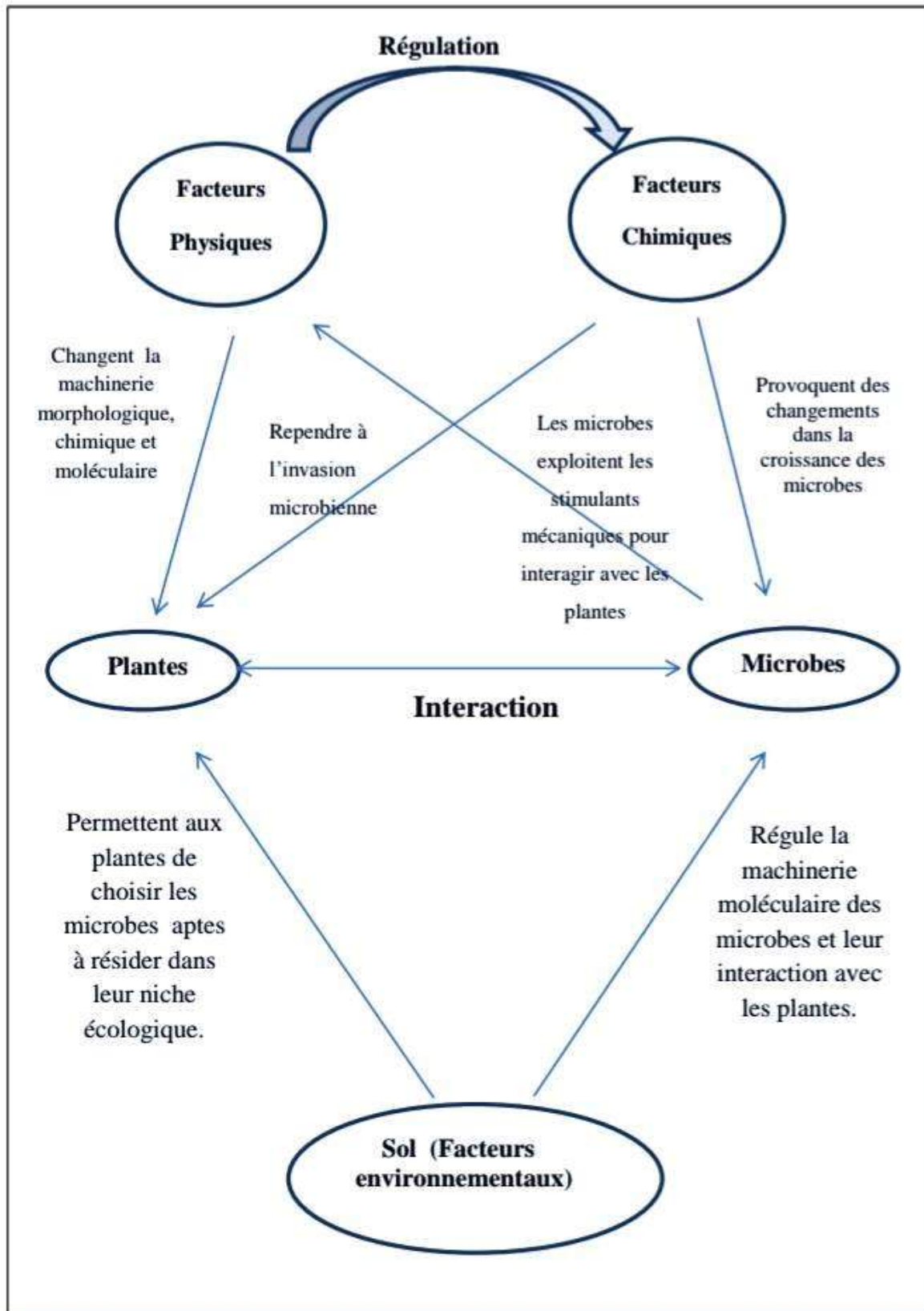


Figure 03 : Représentation schématique des interactions dans la rhizosphère et l'impact des facteurs associés à la relation plante-microbe (Singh et al., 2019).

4-2- Interactions microorganismes-microorganismes

Les microorganismes, en particulier les bactéries, sont souvent impliqués dans de nombreuses interactions avec d'autres microbes, notamment au niveau de la rhizosphère. Ces interactions sont généralement nutritionnelles, Un micro-organisme dépend d'un autre pour dégrader un produit ou un substrat spécifique, ou différents microorganismes se font concurrence pour le même substrat.

Dans d'autres cas, un microorganisme peut avoir des effets délétères sur d'autres microorganismes, par exemple en produisant des antibiotiques ou des composés toxiques. Les interactions entre les populations microbiennes peuvent être considérées comme négatives (compétitives), positives (symbiotiques) ou positives pour une population et négatives pour une autre (parasitisme ou prédation) (Trevors et al., 1997).

5- Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

Les racines des plantes synthétisent, accumulent et sécrètent divers composés en plus de fournir un soutien mécanique et de faciliter l'absorption de l'eau et des nutriments. Ces composés hétérogènes produits par les racines des plantes agissent comme des attractifs chimiques pour les communautés microbiennes du sol. Les substances appelées exsudats racinaires sont des produits que les racines libèrent dans le sol. Les micro-organismes présents dans les racines des plantes et qui apportent de nombreux bénéfices à leur croissance et développement sont appelés bactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR).

Bien que le terme PGPR ait été utilisé pour la première fois par (Kloepper et al., 1980) pour désigner les souches fluorescentes de *Pseudomonas* utilisées à des fins de biocontrôle contre les agents pathogènes et favorisant la croissance des plantes, son sens actuel a été employé par (Kapulnik et al., 1981) pour désigner les rhizobactéries ayant la capacité de stimuler la croissance des plantes. Aujourd'hui, le terme PGPR désigne toutes les bactéries présentes dans la rhizosphère qui assurent la croissance et le développement des plantes par un ou plusieurs mécanismes.

Parmi les propriétés les plus importantes des PGPR figurent la solubilisation du phosphate, la production de l'hormone AIA (acide indole-3-acétique) et des sidérophores, ainsi que la fixation de l'azote. De nombreuses bactéries appartenant aux genres *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Agrobacterium*, *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Enterobacter* et *Phyllobacterium* ont été identifiées comme des PGPR (Guler et al., 2024).

Les PGPR présentent également un grand intérêt pour l'agriculture, notamment en tant qu'inoculant dans le cadre de la biofertilisation, comme biopesticides ou agents de bioremédiation (Combes-Meynet et al., 2011).

6- Biodiversité des PGPR dans la rhizosphère

Au cours des dernières années, le nombre de PGPR identifiées a considérablement augmenté, en grande partie en raison de la reconnaissance croissante du rôle essentiel de la rhizosphère en tant qu'écosystème dans le fonctionnement de la biosphère, ainsi que des avancées dans la compréhension des mécanismes d'action des PGPR. Ces microorganismes cultivables, présentant une diversité de genres et d'espèces, appartiennent majoritairement aux quatre phyla suivants : Proteobacteries, Firmicutes, Actinobacteries et Bacteroidetes (Hugenholtz, 2002) (Figure 04) :

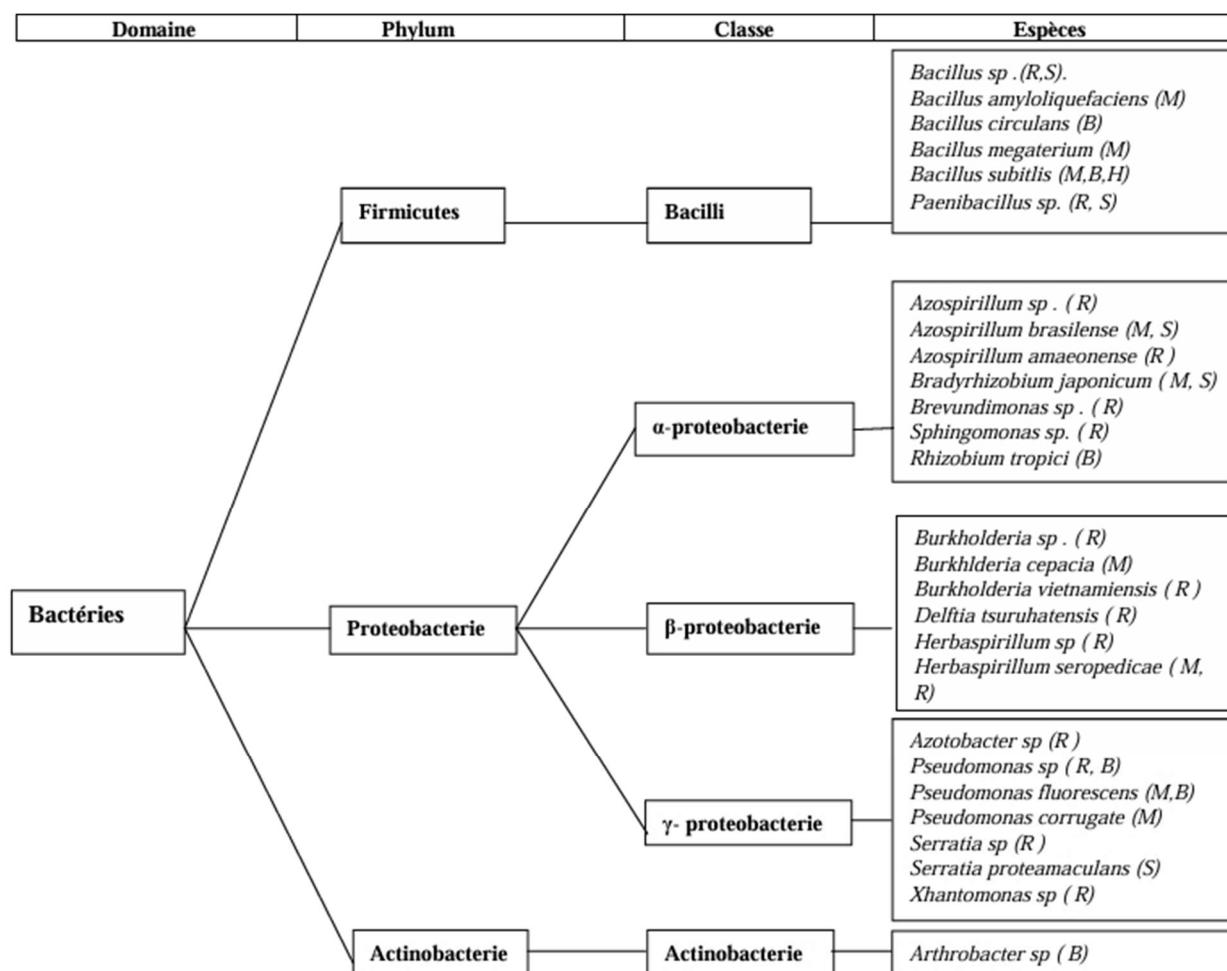


Figure 04 : PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique (Pérez-Montano et al., 2014). M: maïs, R: riz, B: Blé, S: soja, H: Haricot.

6-1- Proteobacteries

Le phylum de Proteobacteria comprend trois classes :

A- Alphaproteobactéria

Les PGPR appartenant à cette classe sont : Les bactéries du genre *Rhizobium* et Les bactéries du genre *Azospirillum*.

Les rhizobiums, ou rhizobia, sont des bactéries aérobies du sol appartenant à la famille des *Rhizobiaceae* (Sahgal et Johri, 2006). Elles ont la capacité de former une symbiose fixatrice d'azote avec les plantes de la famille des légumineuses. Cette symbiose donne lieu à la formation de nodules (nodosités) sur les racines de la plante hôte. Ces nodules sont le site de l'interaction symbiotique : la plante fournit des substances carbonées aux bactéries, tandis que ces dernières fournissent à la plante des composés azotés produits à partir de l'azote atmosphérique (Downie, 2005). Ce processus de fixation symbiotique de l'azote permet à la plante de survivre et de se développer efficacement dans des sols pauvres en azote.

L'inoculation par *Rhizobium* sp conduit à une amélioration de la croissance, du rendement et du nombre de nodules formés sur les racines, comparativement aux plantes non inoculées. En plus de leur rôle bénéfique dans la fixation de l'azote avec les légumineuses, les *Rhizobium* peuvent également favoriser la nutrition des plantes en facilitant la mobilisation des phosphates organiques et inorganiques (Akhtar et Siddiqui, 2009).

Le genre *Azospirillum* appartient au groupe des rhizobactéries stimulantes de la croissance des plantes (Castro-Sowinski et al., 2007 ; Rozier et al., 2017 ; Schmidt et Gaudin, 2018). *Azospirillum* est un genre appartient à la sous-classe α des Protéobactéries, au sein de la famille des *Rhodospirillaceae*. Ce sont des bactéries à Gram négatif, microaérophiles et non fermentaires. Isolées pour la première fois par Beijerinck en 1925 et initialement décrites sous le nom de *Spirillum lipoferum*, elles ont ensuite été renommées *Azospirillum*. Ces bactéries ont la capacité de fixer entre 20 et 40 kg de N/ha en association avec les racines et peuvent également produire des hormones telles que l'acide indole-3-acétique, l'acide gibbéréllique, les cytokinines, ainsi que des vitamines (Hossain et al., 2015).

Les principales espèces d'*Azospirillum* sont : *Azospirillum brasilense* et *Azospirillum lipoferum*. Autres espèces : *Azospirillum amazonense*, *Azospirillum halopraeferens* et *Azospirillum irakense*.

➤ Caractères généraux

Les Alphaproteobacteria sont des bactéries principalement oligotrophes, ce qui signifie qu'elles sont capables de survivre dans des environnements pauvres en nutriments. On les retrouve dans une grande diversité d'habitats, tels que les sols, les océans et les plantes. Certaines espèces sont des pathogènes intracellulaires obligatoires, ce qui implique qu'elles doivent infecter des cellules hôtes pour pouvoir se reproduire. Par ailleurs, certaines Alphaproteobacteria possèdent la capacité de fixer l'azote atmosphérique, ce qui les rend essentielles au bon fonctionnement du cycle de l'azote (Whitman et al., 2015).

B- Betaproteobactéria

Cette classe comprenant la famille de *Burkholderiaceae*, ou le genre *Burkholderia* forme un groupe monophylétique composé de diverses espèces ayant des propriétés physiologiques et écologiques variées. Elles sont isolées à partir des sols et des plantes. Quelques souches ont la capacité de fixer de facons asymbiotique l'azote. *Ralstonia* est un genre attribué également à la famille des *Burkholderiaceae*. Les genres précédemment cités sont omniprésent (Moulin et al., 2001).

➤ Caractères généraux

Les Betaprotéobacteria sont principalement des bactéries eutrophes, ce qui signifie qu'elles se développent dans des environnements riches en nutriments. Elles occupent divers habitats, notamment les sols, les eaux douces et les eaux usées. Certaines d'entre elles jouent un rôle essentiel dans le cycle de l'azote, en intervenant particulièrement dans les processus de nitrification et de dénitrification. Par ailleurs, certaines Betaprotéobacteria sont pathogènes pour l'être humain, comme *Bordetella pertussis*, l'agent responsable de la coqueluche (Garrity et al., 2001).

C- Gammaproteobactéria

Dans la famille des Pseudomonadaceae, le genre *Azotobacter* est composé de bactéries qui favorisent la croissance des plantes principalement à cause de sa capacité de fixer le l'azote et

ne pas noduler les plantes (Sturz et Christie, 2003). De plus, *Pseudomonas* est le genre le plus abondant dans la rhizosphère parmi les bactéries à Gram-négatif du sol, et l'activité PGPR de certaines de ces souches est connue depuis de nombreuses années, résultant d'une large connaissance des mécanismes impliqués. Par contre, les genres inclus dans la famille des Enterobacteriaceae assurant la fonction de PGPR sont : *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*, *Kluyvera*, *Pantoea* et *Serratia* (Garrrity, 2005).

- **Les bactéries du genre *Azotobacter***

Azotobacter est un genre bactérien appartenant à la sous-classe des *Gammaproteobacteria*, il a été découvert en 1901 par le microbiologiste néerlandais et le botaniste Martinus Beijerinck (Aisha et al., 2020). Ces bactéries sont des bacilles à Gram négatif trouvées dans des sols neutres et alcalins, dans l'eau et en association avec certaines plantes. Elles sont ovoïdes et relativement larges (2 à 4 μm , jusqu'à 6 μm) et peuvent prendre plusieurs formes (cocci ou batonnets) non sporulés, mobiles grâce des flagelles. Ces bactéries sont des aérobies strictes, hétérotrophes et présentent la capacité de fixer l'azote atmosphérique (Hassen et al., 2020). En plus de bénéficier directement aux plantes par une meilleure absorption des minéraux, les *Azotobacter* accélèrent également les activités bénéfiques d'autres biofertilisants.

Le genre *Azotobacter* est composé de 6 espèces : *Azotobacter armeniacus*, *Azotobacter beijerinckii*, *Azotobacter chroococcum*, *Azotobacter nigricans*, *Azotobacter paspalii* et *Azotobacter vinelandii*.

- **Les bactéries du genre *Pseudomonas***

Le genre *Pseudomonas* est découvert en 1894 par Migula, il appartient au phylum des Proteobacteria, classe des Gammaproteobacteria, Famille des Pseudomonaceae, Ordre des Pseudomonales (Moore et al., 2006). Le *Pseudomonas* est un bacille fin sous forme de bâtonnet de 1 à 5 μm de longueur et 0,5 à 1 μm de largeur (Chaker, 2012). Elles sont des bactéries Gram négatives, avec des flagelles polaires et en forme de bâtonnet. Les espèces de *Pseudomonas* et leurs produits ont été utilisés pour leurs applications en biotechnologie (Anayo et al., 2016). Elles sont des bactéries ubiquistes, rencontrées souvent dans les sols, classées comme étant les meilleurs candidats PGPR (Saharan et Nohra, 2011). Elles sont impliquées dans la promotion de la croissance et dans le biocontrôle des phytopathogènes. Ainsi elles colonisent efficacement les racines des plantes.

➤ **Caractères généraux**

Les Gammaproteobacteria sont principalement des eutrophes, capables de se développer dans des environnements riches en nutriments. On les retrouve dans une grande variété d'habitats, tels que les sols, les eaux douces, les océans, ainsi que dans les intestins des animaux. Certaines espèces jouent un rôle important dans des processus écologiques comme la décomposition de la matière organique et la fixation de l'azote. Par ailleurs, plusieurs Gammaproteobacteria sont des pathogènes humains majeurs, à l'instar de *Escherichia coli*, *Salmonella* et *Vibrio cholerae* (Madigan et al., 2018).

6-2- Actinobacteria

Le genre *Frankia* est un actinomycète appartenant à la famille des Frankiaceae, à l'ordre des Actinomycetales, au sous-ordre des Frankineae, et à la classe des Actinobacteria. Il constitue l'une des plus grandes unités taxonomiques parmi les 18 lignées actuellement reconnues dans les bactéries (Franche et al., 2009).

Le genre *Frankia* est une bactérie actinomycète filamenteuse, gram-positif, dotée d'une grande efficacité dans la fixation de l'azote (Ghodhbane-Gtari et al., 2013). Elle est capable de fixer l'azote atmosphérique (N_2) et de le convertir en ammoniac (NH_3) grâce à l'enzyme nitrogénase. Pour réaliser ce processus, *Frankia* forme des nodules sur les racines de plantes actinorhiziennes. Il s'agit également d'une bactérie symbiotique qui établit une relation de symbiose avec des plantes non légumineuses, telles que les aulnes (Salwan et Sharma, 2020).

➤ **Caractères généraux**

Frankia est un micro-organisme capable d'entrer en symbiose avec les racines de certaines plantes, en émettant des filaments très fins, ou hyphes, semblables à ceux des champignons. Ces structures, une fois sécrétées, déclenchent une série de réactions au sein des tissus de la plante hôte, pouvant provoquer la déformation des poils racinaires ainsi qu'une élévation du taux de calcium (Granqvist et al., 2015). En plus de cette interaction symbiotique, *Frankia* contribue à stimuler la croissance racinaire, à améliorer l'absorption des éléments minéraux, et à renforcer l'adaptation des plantes à divers stress environnementaux tels que la sécheresse et le froid (Aasfar et al., 2021). Par ailleurs, le développement d'outils génomiques et moléculaires, aussi bien pour *Frankia* que pour des plantes actinorhiziennes modèles comme

Alnus glutinosa et *Casuarina glauca*, a permis de mieux comprendre les mécanismes de cette endosymbiose racinaire (**Bogusz et Franche, 2020**).

6-3- Firmicutes

Parmi les bactéries telluriques à Gram positif, les *Bacillus* sont les types les plus communs et les plus prédominants, ils représentent 95 % de la flore isolée.

Bacillus est un genre de bactéries à Gram positif, appartenant à la famille des *Bacillaceae*. Principal représentant des bactéries aérobies formant des endospores, ce genre est l'un des plus diversifiés, comptant actuellement 273 espèces validées. Il est également le genre le plus abondant dans la rhizosphère, et l'activité PGPR (plantes growth-promoting rhizobacteria) de certaines de ses souches est connue depuis plusieurs années. Ces bactéries sont potentiellement utiles comme agents de lutte biologique (**Parmar et Sindhu, 2013**).

➤ Caractères généraux

Les espèces de *Bacillus* sont particulièrement intéressantes parmi les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes. Elles se distinguent par leur capacité à former des spores, ce qui leur permet de résister à des conditions environnementales difficiles et de jouer un rôle important dans les formulations commerciales utilisées en agriculture (**Probanza et al., 2002**). Les *Bacillus* ont la capacité de solubiliser le phosphate, de produire de l'AIA, des sidérophores et des antifongiques (**Charest et al., 2005**). De plus, ces bactéries peuvent dégrader une grande variété de matières organiques animales ou végétales (cellulose, amidon, protéines, hydrocarbures) grâce à la production d'enzymes extracellulaires, et elles sont capables de produire des antibiotiques peptidiques. Elles peuvent également survivre et se développer dans des conditions de pH, de température et de concentration en sel où peu d'autres organismes peuvent subsister (**Holt et al., 1994**).

6-4- Bactéroïdes

Les *Bactéroïdes* constituent un phylum de bactéries Gram-négatives largement présentes dans l'environnement, notamment dans le sol. Elles jouent un rôle crucial dans la dégradation des glucides dérivés de l'hôte, tels que les mucines ou les sulfates de chondroïtine, que l'on retrouve dans les sécrétions gastro-intestinales (**Salyers et al., 1977**). Par exemple, *Bacteroides thetaiotaomicron*, une espèce courante de la flore intestinale humaine, se nourrit principalement

des mucines O-glycanes de l'hôte. Ce processus influe sur sa colonisation et représente probablement un élément clé de son adaptation à l'habitat intestinal (**Martens et al., 2008**).

Dans le sol, les *Bactéroïdes* constituent un phylum dominant, ce qui leur confère un avantage compétitif par rapport à d'autres espèces. Ils possèdent un système de sécrétion spécifique au phylum, appelé système de sécrétion de type IX (T9SS), qui leur permet de sécréter des enzymes de dégradation des glucides et de les ancrer à la surface cellulaire. Ce système est étroitement lié à leur capacité à se déplacer rapidement sur des surfaces solides, favorisant ainsi une recherche active de nutriments (**Thomas et al., 2011**).

Les *Bactéroïdes* ont un impact significatif sur la santé des plantes et le cycle des nutriments dans le sol. Présents dans les microbiotes associés aux racines des plantes, ils jouent un rôle clé dans la dégradation des polymères végétaux, tels que la cellulose et l'hémicellulose, en produisant des enzymes spécifiques (*Bacteroidetes* bacteria in the soil : Glycan acquisition, enzyme...). Leur présence et leur activité contribuent à la décomposition de la matière organique et à la libération de nutriments essentiels pour la croissance des plantes (**Thomas et al., 2011**).

II- Mécanismes directs et indirects des PGPR

Une compréhension approfondie des mécanismes de promotion de la croissance des plantes (PGP) est essentielle pour manipuler la flore rhizosphérique et ainsi optimiser les processus qui améliorent la productivité végétale. Traditionnellement, ces mécanismes se divisent en deux catégories : directs et indirects (**Figure 05**). La différence entre ces deux types n'est pas toujours évidente. En général, les mécanismes indirects se déroulent à l'extérieur de la plante, tandis que les mécanismes directs agissent en son sein et influencent directement son métabolisme. Les mécanismes directs englobent notamment ceux qui modifient l'équilibre des régulateurs de croissance. Cela peut se produire lorsque les micro-organismes sécrètent eux-mêmes des régulateurs de croissance qui sont ensuite intégrés par la plante ou lorsqu'ils absorbent les hormones libérées par celle-ci, ainsi que par l'induction de changements métaboliques qui renforcent la capacité d'adaptation de la plante (**Goswami et al., 2016**). À l'inverse, les mécanismes indirects impliquent l'activation des processus métaboliques défensifs de la plante en réponse aux signaux envoyés par les bactéries influençant celle-ci. Ce groupe inclut deux mécanismes clés : l'induction d'une résistance systémique contre les agents pathogènes (stress biotique) et la protection contre des conditions environnementales défavorables (stress abiotique) (**Goswami et al., 2016**).

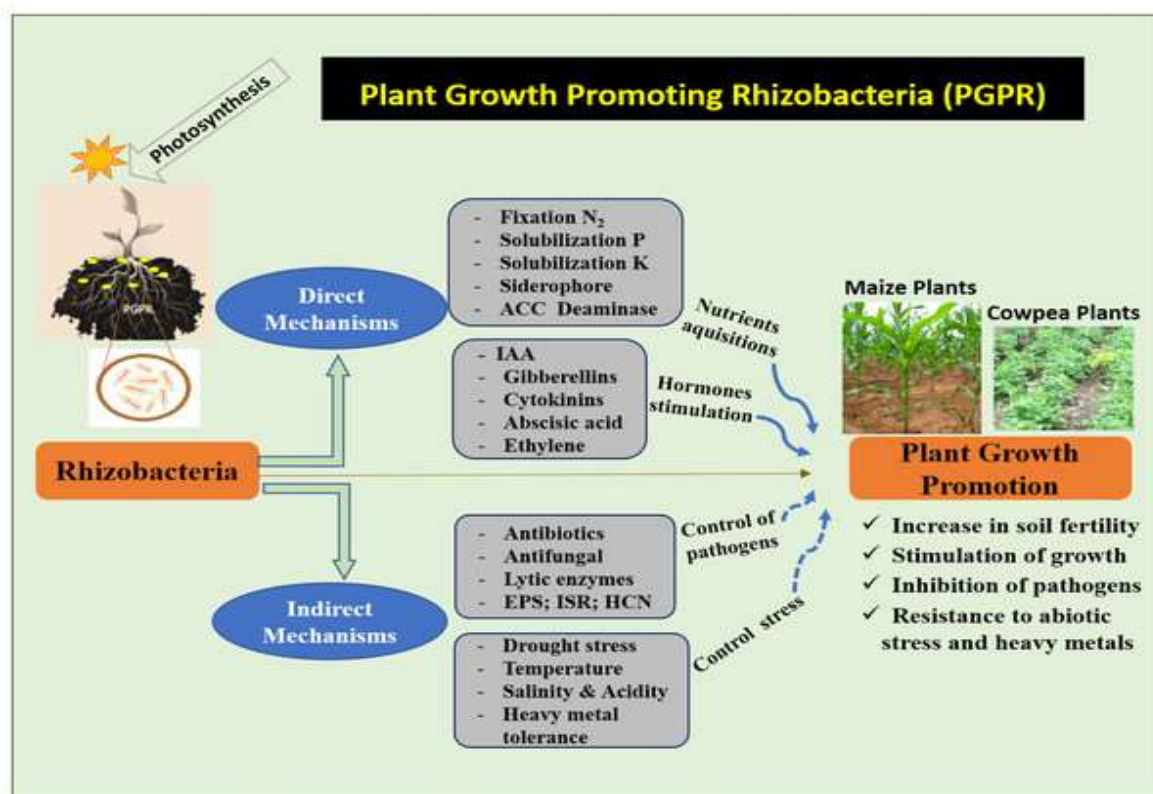


Figure 05 : Mode d'action des PGPR (Agbodjato et Babalola, 2024)

1- Mécanismes directs

A- Fixation de l'azote

La majeure partie de l'azote sur Terre est présente sous forme gazeuse (N_2), une forme qui n'est pas directement accessible aux plantes et aux animaux (Pujic et Normand, 2009). La fixation biologique de cet azote n'est réalisée que par certains procaryotes, grâce à une enzyme appelée **nitrogénase**, qui catalyse la réduction de l'azote atmosphérique en ammoniac (Weyens et al., 2010). Cette fixation peut se faire à travers des interactions symbiotiques ou non symbiotiques entre les micro-organismes et les plantes.

Parmi les PGPR symbiotiques capables de fixer fréquemment le N_2 dans le sol, on retrouve : *Rhizobium* sp., *Azoarcus* sp., *Beijerinckia* sp., *Pantoea agglomerans* et *Klebsiella pneumoniae*. D'autres bactéries sont libres dans la rhizosphère, telles que : *Achromobacter*, *Acetobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Azomonas*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Derxia*, *Enterobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Rhodospirillum*, *Rhodopseudomonas* et *Xanthobacter* (Tilak et al., 2005).

La capacité de fixation du N₂ est assurée par un gène spécifique, appelé **nif**, impliqué dans l'activation de certaines protéines, le transfert d'électrons, la biosynthèse de cofacteurs, ainsi que dans la régulation de plusieurs autres gènes nécessaires à la synthèse et à l'activité de la nitrogénase (Reed et al., 2011).

L'inoculation des sols agricoles par des PGPR fixateurs d'azote contribue à améliorer la croissance des plantes et à maintenir un niveau élevé d'azote dans le sol (Damam et al., 2016).

B - Solubilisation du phosphate

Le phosphore constitue le second nutriment essentiel pour assurer une croissance optimale des plantes (Goudaa et al., 2018). Il joue un rôle crucial dans de nombreux processus métaboliques fondamentaux tels que le transfert d'énergie, la transduction des signaux, la respiration, la biosynthèse ainsi que la photosynthèse (Anand et al., 2016). Toutefois, entre 95 % et 99 % du phosphore présent dans le sol se trouve sous des formes insolubles, immobilisées ou précipitées, ce qui limite considérablement sa disponibilité pour les plantes.

La solubilisation des minéraux phosphatés par les PGPR (rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) s'effectue notamment par la production d'acides organiques à faible poids moléculaire, comme l'acide gluconique (Sáenz-Mata et al., 2016). Plusieurs souches bactériennes telles que *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Rhizobium* et *Flavobacterium* possèdent la capacité de solubiliser le phosphate inorganique.

L'application de ces bactéries sous forme de bioinoculants permet d'augmenter la disponibilité du phosphore pour les plantes. De plus, ces PGPR contribuent à améliorer la croissance végétale, notamment en réduisant les effets néfastes du stress salin (Giri et al., 2003 ; Saharan et Nehra, 2011 ; Idris et al., 2016 ; Sáenz-Mata et al., 2016).

C- Solubilisation du potassium

Le potassium, après l'azote et le phosphore, est le troisième nutriment essentiel à la croissance des plantes (Ding et al., 2021 ; Patel et al., 2021). Bien qu'il soit largement présent dans le sol, seulement une petite fraction (1 à 2 %) est accessible aux plantes. Plus de 90 % du potassium sous forme insoluble se trouve dans les minéraux, tels que les silicates (Parmar et Sindhu, 2013). La carence en potassium représente un obstacle majeur pour la production agricole. Elle

peut causer des dommages aux plantes en ralentissant la croissance des racines et en entraînant la formation de graines petites et à faible rendement (Vijay, 2014). Les PGPR sont capables de solubiliser le potassium présent dans les roches potassiques grâce à la sécrétion d'acides organiques.

Les microorganismes les plus connues en solubilisant de potassium sont : *Arthrobacter* spp., *Streptomyces* spp. (Etesami et al., 2017), *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Klebsilla*, *Erwinia* (Wang et al., 2020), *Acidithiobacillus* spp., *Bacillus edaphicus*, *Ferrooxidans* spp., *Bacillus mucilaginosus*, *Pseudomonas* spp., *Bacillus edaphicus*, *Burkholderia* spp., et *Paenibacillus* spp., (Dos Santos et al., 2020).

D - Production de sidérophore

Les sidérophores sont des composés de faible poids moléculaire (entre 400 et 1500 daltons) qui chélatent préférentiellement le fer (Fe^{3+}) et le transportent à travers la membrane cellulaire jusqu'à l'intérieur de la cellule. La bactérie qui a initialement synthétisé les sidérophores capte le complexe fer-sidérophore en utilisant un récepteur spécifique à ce complexe, situé dans la membrane externe de la bactérie. Une fois à l'intérieur de la cellule, le fer est libéré et devient disponible pour soutenir la croissance microbienne.

Le fer est un micronutriment essentiel pour les bactéries, nécessaire à leur métabolisme. Cependant, dans le sol, il n'est pas directement assimilable par les micro-organismes car le fer ferrique (Fe^{3+}), qui prédomine dans la nature, est peu soluble et présent en concentration trop faible pour soutenir leur croissance. Pour survivre, les micro-organismes du sol synthétisent et sécrètent ces composés chélateurs de fer de faible poids moléculaire.

Les sidérophores se lient à la majeure partie du Fe^{3+} présent dans la rhizosphère et empêchent ainsi efficacement la prolifération des agents pathogènes fongiques en les privant du fer disponible. La suppression des agents pathogènes est due à la carence en fer, qui provoque une inhibition de la croissance, une diminution de la synthèse des acides nucléiques, une inhibition de la sporulation, ainsi que des modifications de la morphologie cellulaire (Jha et al., 2015).

Les PGPR comme *Pseudomonas putida* utilise les sidérophores produits par d'autres microbes présents dans la rhizosphère pour satisfaire leurs besoins en fer et afin d'augmenter sa disponibilité dans leur habitat (Rathore, 2015). Certaines souches bactériennes qui ne présentant aucun mécanisme de contrôle biologique peuvent agir comme agent de lutte

biologique en utilisant les sidérophores qu'elles produisent. Au fait, ces sidérophores peuvent prévenir certains phytopathogènes d'acquérir le fer, limitant par conséquent leur capacité à proliférer (Parrey et al., 2016).

E - Production des phytohormones

Les phytohormones, ou régulateurs de croissance des plantes, sont des composés organiques capables, même à des concentrations très faibles (<1 mM), de stimuler, d'inhiber ou de modifier le développement et la croissance des végétaux (Damam et al., 2016). Également appelées hormones végétales exogènes, ces substances peuvent être appliquées de manière externe par certaines bactéries PGPR. Parmi les phytohormones figurent notamment les gibbérellines, les cytokinines, l'acide abscissique, l'éthylène, les stéroïdes et les auxines (Figure 06). Les hormones végétales agissent comme des messagers chimiques modulant la capacité des plantes à s'adapter à leur environnement. Par ailleurs, elles jouent un rôle crucial dans la réaction des plantes face aux stress biotiques et abiotiques. Plusieurs études indiquent que ces hormones, en tant que molécules de signalisation, ne se destinent pas exclusivement aux plantes, mais interviennent également dans la communication entre bactéries et autres micro-organismes (Spaepen et al., 2007).

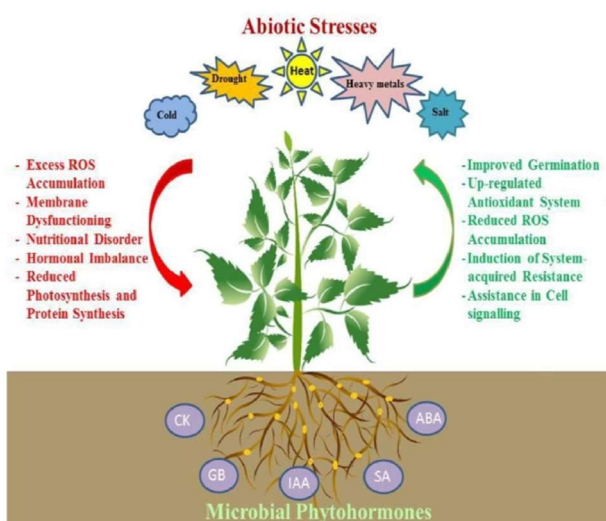


Figure 06 : Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique (Egamberdieva et al., 2017). Cytokinine (CK), Gibbérelline (GB), Acide indole-3 acétique (IAA), Acide salicylique (SA) et Acide abscisique (ABA).

➤ Acide indole acétique (AIA)

L'acide indole acétique (AIA) constitue l'auxine la plus importante (Ashrafuzzaman et al., 2009) et est la plus abondamment produite par les PGPR. Elle sert de molécule de signal essentielle pour réguler le développement des plantes, en agissant sur l'organogenèse, les réponses trophiques ainsi que sur divers processus cellulaires tels que l'expansion, la division, la différenciation cellulaire et la régulation de l'expression génique (Ryu et Patten, 2008). L'effet stimulant de l'AIA sur la croissance est illustré par son application directe sur les racines, ce qui reproduit l'influence exercée par les bactéries et favorise également leur survie dans la rhizosphère. Par ailleurs, l'ajout d'AIA a démontré un impact positif sur la biomasse des tiges et des racines des plants de blé (Narula et al., 2006) (Figure 07) :

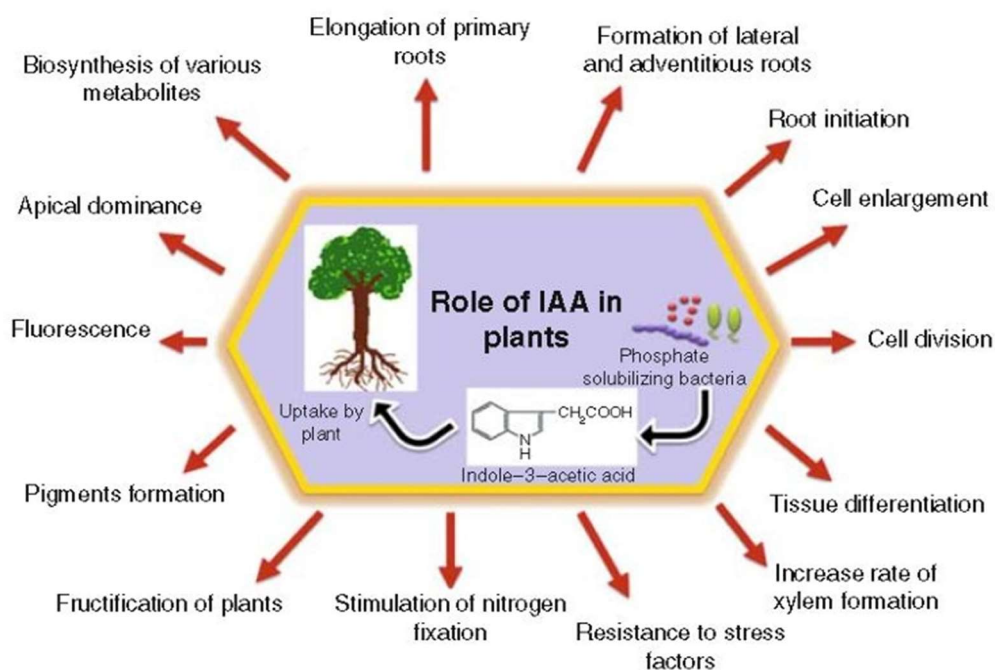


Figure 07 : Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (Khan et al., 2009).

➤ Gibbérellines

Les données concernant la production microbienne de gibbérellines restent limitées. Il est néanmoins établi que certaines bactéries symbiotiques, notamment les rhizobia présentes dans les nodules des légumineuses fixatrices d'azote, synthétisent en très faibles quantités des gibbérellines, ainsi que des auxines et des cytokinines, lors de la formation des nodules où la division cellulaire est intense. Par ailleurs, la production de gibbérellines par les PGPR demeure exceptionnelle, avec seulement deux espèces documentées pour cette capacité : *Bacillus*

pumilus et *Bacillus licheniformis*. Isolées de la rhizosphère d'*A. glutinosa*, ces bactéries ont démontré, in vitro, une capacité à produire en grande quantité les gibbérellines GA1, GA3, GA4 et GA20.

Les gibbérellines constituent le groupe le plus important des régulateurs de croissance végétale, rassemblant plus de 100 molécules présentant divers niveaux d'activité biologique. Leur structure commune repose sur un squelette diterpénique de 19 à 20 atomes de carbone, dont la configuration est étroitement liée à l'effet biologique observé. La capacité de ces hormones à être transloquées des racines vers les parties aériennes explique en partie leurs effets marqués sur la croissance de la plante, effets d'autant plus prononcés lorsque les bactéries produisent également des auxines, stimulant ainsi le développement racinaire et optimisant l'approvisionnement en nutriments des parties aériennes.

La première caractérisation physico-chimique des gibbérellines bactériennes fut réalisée par Atzorn et al. (1988), qui mirent en évidence la présence de GA1, GA3, GA4 et GA20 dans des cultures gnotobiotiques de *Rhizobium meliloti*. En dehors d'*Azospirillum* sp., et de *Rhizobium* sp., la production de substances semblables aux gibbérellines a été rapportée dans plusieurs genres bactériens, bien que les techniques utilisées (TLC, bioessais, HPLC-UV) présentent des limites en termes de résolution et de fiabilité. Des méthodes physico-chimiques irréprochables, comme la GC-MS, ont permis de confirmer la production de gibbérellines chez *Acetobacter diazotrophicus*, *Herbaspirillum seropedicae* et divers *Bacillus*. Chez les champignons, bien que la voie générale de biosynthèse soit similaire à celle des plantes supérieures, les gènes et enzymes impliqués diffèrent (Jha et al., 2015).

➤ Cytokinines

Les cytokinines sont des dérivés puriniques qui stimulent et maintiennent la division cellulaire dans les cultures végétales, tout en participant à divers processus de différenciation tels que la formation des pousses, la croissance des racines primaires et la formation de callus. Les plantes utilisent en permanence ces hormones pour maintenir leurs réserves de cellules souches totipotentes dans les méristèmes apicaux et radiculaires (Leibfried et al., 2005). Une surproduction endogène de cytokinines chez les plantes transgéniques entraîne divers effets phénotypiques pléiotropes, notamment une croissance anormale des callus in vitro (Howell et al., 2003).

➤ Acide abscissique

L'acide abscissique est synthétisé dans les chloroplastes des feuilles. Sa production s'intensifie sous contraintes environnementales, telles que le déficit en eau et les basses températures. Sa biosynthèse se déroule indirectement via la production de caroténoïdes. Le transport de cet acide s'effectue par le xylème et les tissus du phloème. L'acide abscissique stimule la fermeture stomatique, favorise la croissance des racines et induit la transcription génétique des protéinases. Il peut également agir contre certains pathogènes (Davies 1995). De plus, certaines PGPR, telles que *Rhizobium* sp et *Bradyrhizobium japonicum*, sont capables de produire ce phytohormone (Dobbelaere et al., 2003).

2- Mécanismes indirects

A- Production des enzymes lytiques

De nombreuses espèces microbiennes peuvent libérer des enzymes cataboliques (telles que les protéases, les β -1,3-glucanases et les chitinases) ainsi que de petits composés, ce qui peut contribuer à la lutte contre les maladies des plantes transmises par le sol (Ghosh et al., 2024).

Ces enzymes jouent un rôle clé dans la lyse des parois cellulaires des agents pathogènes (Goswami et al., 2016). En effet, la paroi des cellules fongiques est constituée principalement de β -1,4-N-acétylglucosamine et de chitine. Ainsi, les bactéries capables de produire de la glucanase et de la chitinase sont en mesure d'inhiber la croissance des champignons. Par exemple, les souches *Pseudomonas fluorescens* LPK2 et *Sinorhizobium fredii* KCC5 produisent respectivement de la β -glucanase et de la chitinase, ce qui permet de freiner le développement de *Fusarium oxysporum*, l'agent responsable de la fusariose (Goudaa et al., 2018). En revanche, l'activité chitinolytique semble moins efficace chez *S. plymutica* IC14 contre *S. sclerotiorum* et *B. cinerea*, lorsque les protéases et d'autres activités de biocontrôle sont impliqués. Similaire aux sidérophores et aux antibiotiques, la production des enzymes lytiques (protéases et les chitinases, en particulier) implique des systèmes de régulation tels GacA / GacS ou GrrA / GrrS (Parray et al., 2016).

B- Composés Organiques Volatils (COVs)

Lorsque les HT-PGPR sont soumises à des conditions de stress telles que la salinité, elles peuvent produire des composés organiques volatils (COVs) de faible poids moléculaire (inférieur à 300 Da) et de nature lipophile. Une grande diversité de composés volatils d'origine microbienne a été identifiée, dont plusieurs sont reconnus pour leur rôle bénéfique dans l'amélioration de la santé des plantes (**Kanchiswamy et al., 2015**).

Ces composés interviennent dans la régulation de la motilité bactérienne, les interactions plante-microorganisme, la modulation des facteurs de virulence, ainsi que dans la biosynthèse des osmolytes tels que la glycine bêtaïne, des phytohormones (auxines, cytokinines, gibbérellines), et des sidérophores (**Sharifi et Ryu, 2018**).

Selon une étude menée par (**Tahir et al., 2017**), les COVs tels que l'albutérol et le 1,3-propanediol, produits par *Bacillus subtilis* SYST2, influencent les niveaux d'hormones végétales comme l'expansine, l'auxine, la gibbérelline, la cytokinine et l'éthylène.

Parmi les COVs bactériens les plus étudiés, on retrouve la géosmine, le disulfure de diméthyle, le 2,3-butanediol et l'acétoïne, qui contribuent aux processus de formation des sols, de compostage, de nutrition en soufre, d'élongation cellulaire, d'induction de la tolérance systémique et de la résistance à la sécheresse chez les plantes (**Meldau et al., 2013**).

Enfin, deux composés volatils produits par *Pseudomonas simiae* tolérante au sel – le 4-nitroguaiacol et la quinoline – ont été identifiés comme favorisant la croissance du soja sous un stress salin de 150 mM de NaCl (**Vaishnav et al., 2016**).

C- L'antibiose

L'antibiose représente l'un des mécanismes les plus connus, et probablement l'un des plus efficaces, par lesquels les PGPR (rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) protègent leur plante hôte contre l'invasion des pathogènes. Ce mécanisme repose sur la production de composés antimicrobiens, tels que des antibiotiques ou des substances antifongiques, qui inhibent directement la croissance des agents pathogènes.

La synthèse de ces molécules est influencée par des facteurs abiotiques tels que la disponibilité en oxygène, la température, certaines sources spécifiques de carbone et d'azote ainsi que la présence d'oligo-éléments, par des facteurs biotiques comprenant l'interaction avec la plante

hôte, la nature du pathogène, la microflore environnante et la densité cellulaire de la souche bactérienne, et par des facteurs physiologiques, notamment les mécanismes de communication interbactérienne comme le quorum sensing, qui influencent la production d'antibiotiques par les agents bactériens de biocontrôle (**Dong et al., 2002**).

Les PGPR, notamment les espèces appartenant aux genres *Bacillus* et *Pseudomonas*, jouent un rôle crucial dans l'inhibition des micro-organismes pathogènes grâce à leur capacité à produire divers composés antibiotiques. Chez les *Pseudomonas spp.*, on retrouve une large gamme de molécules antimicrobiennes, parmi lesquelles figurent : l'amphisine, le 2,4-diacétylphloroglucinol (DAPG), le cyanure d'hydrogène, l'oomycine A, la phénazine, la pyolutéorine, la pyrrolnitrine, la tropolone ainsi que des lipopeptides cycliques (**Souza et Raaijmakers., 2003 ; Nielsen et Sorensen., 2003**). D'autres composés bioactifs tels que l'oligomycine A, la kanosamine, la zwittermicine A et la xanthobactine sont quant à eux produits par des bactéries appartenant aux genres *Bacillus*, *Streptomyces* et *Stenotrophomonas*.

D- Résistance Systémique Induite (ISR)

La résistance des plantes face aux agents pathogènes peut être classée en deux grandes catégories la résistance systémique acquise (SAR) et la résistance systémique induite (ISR). La **SAR** se déclenche généralement suite à une infection par un pathogène, et se manifeste souvent par l'apparition de nécroses au niveau des tissus infectés (**Glick, 2012**). Ce type de résistance est associé à l'activation de la voie de l'acide salicylique et à l'expression de gènes de défense appelés *PR* (Pathogenesis-Related proteins).

En revanche, la **résistance systémique induite (ISR)** est activée sans qu'il y ait d'infection directe par un pathogène. Elle résulte plutôt d'une interaction bénéfique entre la plante et certaines bactéries du sol, en particulier les PGPR (**Walters et al., 2013**). L'ISR repose principalement sur les voies de signalisation de l'acide jasmonique (JA) et de l'éthylène (ET) (**Henry et al., 2012 ; Parray et al., 2016**).

E- Production des antibiotiques

L'un des mécanismes les plus étudiés et les plus efficaces pour lutter contre les microbes pathogènes responsables des maladies des plantes est la production d'antibiotiques par les souches rhizobactériennes (**Hakim et al., 2021**). Ce processus consiste en la production et la libération de molécules capables de tuer ou de ralentir la croissance de l'agent pathogène cible

(Fravel, 1988 ; Pinton et al., 2007). Les antibiotiques sont des composés organiques hétérogènes de faible poids moléculaire, qui se classent en six catégories : les phénazines, les phloroglucinols, la pyolutéorine, la pyrrolnitrine, les lipopeptides cycliques et le HCN **(Haas et Défago, 2005 ; Meena et al., 2020).**

Parmi les différents PGPR, les espèces *Bacillus* spp., *B. subtilis* et *Pseudomonas* spp se distinguent par leur capacité à produire une large gamme d'antibiotiques capables de contrôler la croissance d'environ 23 types d'agents pathogènes des plantes **(Nagórska et al., 2007 ; Ulloa-Ogaz et al., 2015 ; Meena et al., 2020).** La majorité des espèces de *Pseudomonas* synthétisent une grande diversité d'antibiotiques, dont : i) des antifongiques tels que les phénazines, l'acide phénazine-1-carboxylique, la phénazine-1-carboxamide, la pyrrolnitrine, la pyolutéorine, le 2,4-diacétylphloroglucinol, les rhamnolipides, l'oomycine A, la cépaciamide A, les écomycines, la viscosinamide, les butyrolactones, le N-butylbenzène sulfonamide et la pyocyanine ; ii) antibactérienne (ex : acide pseudomonique andazomycine), antibiotiques, antitumoraux (FR901463 et cépafungines) et **iii)** antivirale (ex : Karalicine) **(Ramadan et al., 2016).**

La bactérie *Bacillus* spp produit également une large variété d'antibiotiques antifongiques et antibactériens, d'origine ribosomique ou non ribosomique. Parmi les antibiotiques ribosomiques, on trouve la subtilosine A, la subtilintase A et la sublancine, tandis que ceux d'origine non ribosomique incluent la chlorotétaine, la bacilysine, la mycobacilline, les rhizocitines, la difficidine et le bacillène, entre autres **(Wang et al., 2015).**

III- L'utilisation des PGPR en agriculture

1- Usage des PGPR en agriculture

L'utilisation intensive de produits phytopharmaceutiques est aujourd'hui fortement remise en question, tout comme l'usage généralisé des variétés génétiquement modifiées, qui suscite des débats dans de nombreux pays. Dans ce contexte, le développement de l'usage des PGPR en agriculture apparaît comme l'une des solutions les plus crédibles pour faire évoluer les pratiques agricoles (**Lugtenberg et al., 2002**).

Actuellement, diverses formulations commerciales de PGPR sont disponibles sur le marché. Plusieurs groupes de recherche ont réussi à valoriser leurs travaux scientifiques et leur capacité d'innovation à travers la commercialisation de produits PGPR, dans des domaines tels que : Les micro-organismes sont utilisés en agriculture pour trois fonctions principales : la biofertilisation afin d'améliorer le rendement des cultures, la phytostimulation pour stimuler la croissance des plantes, et la bioprotection pour inhiber la croissance des pathogènes (**Lugtenberg et al., 2002**) (**Tableau 01**).

A- Biofertilisation

Le terme « **biofertilisant** » est fréquemment employé pour désigner certains micro-organismes capables d'améliorer l'état nutritionnel des plantes hôtes (**Okon et Labandera-González, 1994**). Lorsqu'ils sont appliqués sur les graines, les surfaces des plantes ou directement dans le sol, ces micro-organismes colonisent la rhizosphère ou les tissus internes de la plante (**Vessey, 2003**).

- **Commercialisation des biofertilisants**

Actuellement, diverses formulations commerciales de PGPR sont disponibles sur le marché. Des formulations bactériologiques à base de *Rhizobium* spp. Sont proposées dans plusieurs pays pour favoriser la nodulation des légumineuses et réduire la fertilisation azotée des cultures. Par exemple, la formulation Zea-nit Plus est commercialisée en Italie. Il s'agit d'un inoculum à base de *Azospirillum* sp. Développé pour inoculer le maïs. De même, la formulation Quantum 4000, à base de *Bacillus subtilis*, est vendue aux États-Unis depuis 1985 pour lutter contre *Rhizoctonia solani* chez l'arachide, le haricot et le coton. En Chine, des PGPR sont utilisées pour accroître les rendements dans plusieurs cultures (**Beauchamp, 1993**).

B- La phytoremédiation

La phytoremédiation est une technique de dépollution des sols contaminés, reposant sur la capacité de certaines plantes à stabiliser, extraire, dégrader ou volatiliser les polluants présents dans leur environnement proche (**Pilon-Smits, 2005**). Toutefois, les plantes sont souvent affectées par la toxicité des métaux lourds, ce qui limite leur potentiel de phytoremédiation (**Dimkpa et al., 2009**).

L'inoculation des plantes avec des bactéries bénéfiques du sol permet d'améliorer significativement l'efficacité de ce processus (**Glick, 2003**). Comparée aux autres méthodes de dépollution, la phytoremédiation assistée par les PGPR apparaît comme une solution rentable et non destructive pour la structure du sol.

En effet, ces rhizobactéries peuvent renforcer la tolérance des plantes à des concentrations élevées de divers polluants du sol (**Dimkpa et al., 2009**). Étant donné que les plantes ne possèdent pas naturellement l'activité de l'ACC désaminase, des plantes transgéniques ont été développées en intégrant le gène bactérien codant cette enzyme. Une telle approche permet d'améliorer la croissance végétale et d'accroître la tolérance au stress induit par les métaux lourds (**Zhang et al., 2008**).

C- Bioprotection

Certaines bactéries colonisatrices des racines jouent un rôle essentiel dans la protection des plantes hôtes contre divers types de stress biotiques et abiotiques. Par exemple, les souches *P. fluorescens* TDK1, *Pseudomonas putida* UW4, *Bacillus* sp. Et *Arthrobacter* sp sont capables d'améliorer la résistance des plantes face à divers pathogènes tout en atténuant les effets négatifs du sel et de la sécheresse (**Barriuso et al., 2008**). La souche *Bacillus subtilis* est particulièrement utilisée pour ses propriétés de biocontrôle et sa tolérance à la toxicité du fer (**Terré et al., 2007**). Les sidérophores produits par les PGPR jouent un rôle important dans la protection des plantes contre les bactéries pathogènes en raison de leur forte affinité pour le fer. De plus, ces bactéries peuvent protéger les plantes contre le stress oxydatif causé par les métaux lourds (**Dimkpa et al., 2009**).

Cependant, les agents de biocontrôle doivent offrir une protection croisée contre plusieurs facteurs de stress, ce qui permet de mettre en place un système agricole écologiquement et économiquement durable, réduisant ainsi le recours aux pesticides.

Tableau 01 : Classification des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes contrôlées par les PGPR (Martinez-Viveros et al., 2010).

Terme	Définition	Mécanismes	Référence
Biofertilisateurs	Microorganismes vivants capables de coloniser la rhizosphère ou l'endophyte de la plante hôte, favorisant sa croissance par l'amélioration de la disponibilité des nutriments essentiels	- La fixation de l'azote. - La solubilisation du phosphate insoluble	(Vessey, 2003) ; (Somers et al., 2004) ; (Fuentes et Caballero, 2006).
Phytostimulateurs	Microorganismes capables de produire ou de moduler la concentration des régulateurs de croissance végétale	- Production des phytohormones. - Réduction de la concentration de l'éthylène à l'intérieur de la plante.	(Lugtenberg et al., 2002) ; (Somers et al., 2004).
Biopesticides	Microorganismes stimulant la croissance végétale par la production d'antibiotiques et de métabolites antifongiques	- Production des antibiotiques. - Production des enzymes qui dégradent les membranes des cellules fongiques. - La compétition - RSI et RSA	(Vessey, 2003) ; (Somers et al., 2004) ; (Chandler et al., 2008).

2- Les limites de l'utilisation des PGPR

L'efficacité variable des PGPR à stimuler la croissance végétale constitue un obstacle majeur à leur déploiement sur le terrain. Cette variabilité est liée à divers facteurs biotiques et abiotiques influençant leur survie et leur activité dans la rhizosphère (**Beauchamp, 1993**). La réussite de la colonisation racinaire et l'expression des composés bioactifs nécessitent une compréhension fine des premières étapes de l'interaction plante-PGPR.

Les bactéries non sporulantes exigent une logistique rigoureuse en circuit court afin de garantir un inoculum vivant et actif, avec des conditions optimales de transport et de conservation.

À cela s'ajoute la complexité administrative des essais en plein champ. La procédure d'obtention d'une Autorisation de Distribution pour Expérimentation (ADE) impose de prouver l'innocuité du microorganisme vis-à-vis de la santé humaine.

Certaines souches bénéfiques peuvent néanmoins représenter un risque opportuniste chez les personnes immunodéprimées (**Berg et al., 2005**). Cela s'explique par des mécanismes d'interaction végétale similaires à ceux observés chez les pathogènes humains, notamment chez les genres *Burkholderia*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Stenotrophomonas*, etc. (**Rahme et al., 1995 ; Berg et al., 2005**).

Les progrès récents en génomique et taxonomie permettent cependant de mieux distinguer les espèces pathogènes des souches bénéfiques, justifiant parfois une révision des classifications, comme dans le cas du genre *Burkholderia*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Objectif de l'étude

Cette étude a pour objectif la caractérisation de deux souches bactériennes isolées de la rhizosphère d'une plante halophyte : *Pseudomonas cremoricolorata* (MR4) et *Bacillus pumilus* (BR7). L'accent est mis sur l'évaluation de leurs propriétés biologiques et agronomiques, notamment leur potentiel en tant que promoteurs de croissance des plantes (PGPR). À l'issue de cette caractérisation, une souche sera sélectionnée pour son aptitude à être utilisée comme biofertilisant. Elle sera ensuite testée dans une expérimentation sur le blé dur (*Triticum durum* cv. Waha), afin d'évaluer son effet sur la croissance et le développement de cette culture d'intérêt agricole

1- Origine des souches bactériennes

Cette étude s'est focalisée sur deux isolats bactériens d'origine rhizosphérique présentant un potentiel PGPR : la souche BR7 (*Bacillus pumilus*) et la souche MR4 (*Pseudomonas cremoricolorata*). Ces isolats, fournis par notre promotrice Mme Rabhi Nour El Houda, ont été prélevés de la rhizosphère de l'halophyte *Salsola tetrandra* sur deux différents sites de la région de Bou Saâda Chott El Hodna (35° 22.000' N, 4° 32.513' E, alt. 390m), Sud Algérien. La souche BR7 a été isolée de la du site Sebkheth Baniou, tandis que la souche MR4 provient de Sebkheth Mcif (**Figure 08**) Ces souches ont été sélectionnées en raison de leurs propriétés bénéfiques étudiées auparavant, telles que la production de phytohormones (notamment l'acide indole-acétique), la solubilisation du phosphate, et la production des sidérophores.

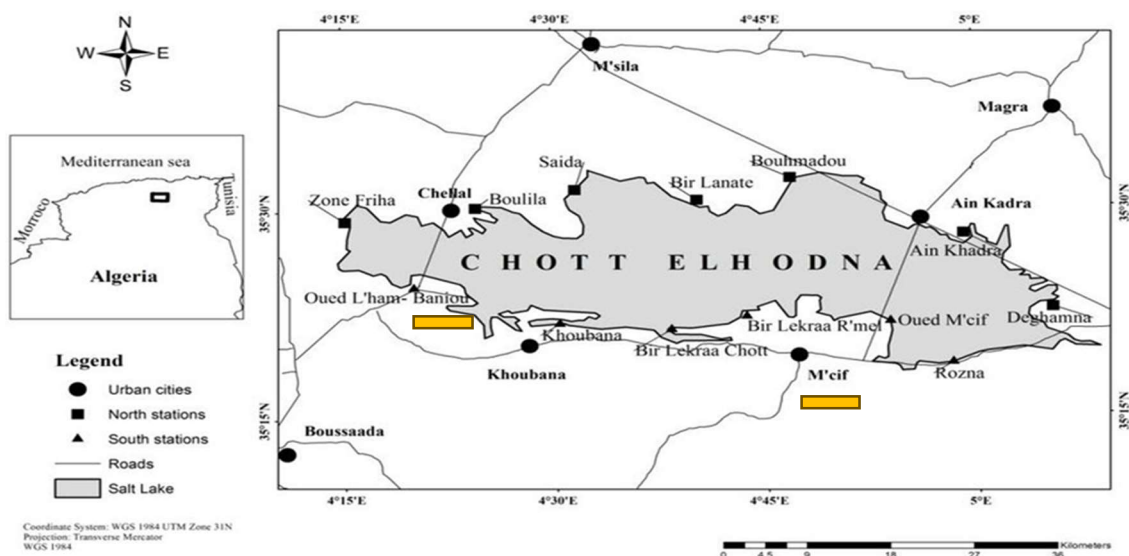


Figure 08 : Localisation géographique de la Sebkheth Baniou et Sebkheth Mcif (Bou Saâda)

2- Identification taxonomique

Le gène 16S rRNA de ces souches ont été amplifié par PCR en utilisant les amorces universelles 16SR (5'CTACGGCTACCTTGTACGA3') et 16SF (5'GAGTTTGATCCTGGCTCAG3'). Le produit amplifié a été extrait du gel, puis soumis au séquençage. Un arbre phylogénétique a été construit à l'aide du logiciel MEGA 11.0 et les séquences ont été alignées avec CLUSTAL-X. La distance évolutive paire à paire a été calculée selon la méthode du Neighbor-Joining avec un bootstrap de 1000 répliquats pour regrouper les taxons associés.

3- Activités PGPR déjà testées

Les souches sélectionnées ont été testé pour la production d'acide indole-3-acétique (IAA) comme décrit par **Brick et al. (1991)** et la capacité à dissoudre le phosphate de tricalcium $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ a été suivie dans un milieu liquide PVK selon la méthode de **Nautiyal (1999)**. L'isolement a également été testé pour la production de sidérophores dans le milieu liquide Chrom Azurol S (CAS) (**Schwyn et Neilands, 1987**).

Les unités de sidérophores ont été calculées comme suit :

$$\% \text{ sidérophore} = (\text{Ar}) - (\text{As}) / (\text{Ar}) \times 100$$

Où Ar est l'absorbance de la solution de CAS ; As est l'absorbance d'échantillons.

4- Analyse des activités enzymatiques, de tolérance et de production de métabolites secondaires

4-1- Réactivation des souches

Les souches bactériennes sélectionnées pour cette étude ont été conservées à long terme dans un milieu nutritif liquide additionnée de glycérol (BN), à -18 °C. Pour leur réactivation, la suspension bactérienne a été directementensemencée en strie sur milieu de gélose nutritive (GN). L'incubation a été effectuée à 28 °C pendant 24 à 48 heures afin d'obtenir une croissance active.

4-2- Tolérance au stress abiotique

4-2-1- Croissance en présence de NaCl

La tolérance au sel des souches étudiées a été évaluée en cultivant les bactéries sur un milieu bouillon nutritif (BN) supplémenté en concentrations croissantes de NaCl (0 M, 0,1 M, 0,2 M, 0,5 M et 1 M). Chaque souche a été inoculée de manière aseptique dans des tubes contenant

10 ml de milieu stérilisé, puis incubée à 28 °C pendant 24 heures. La croissance bactérienne a été estimée en mesurant la DO à 600 nm (**Kerbab, 2022**).

4-2-2- Croissance en présence des inhibiteurs

La tolérance des souches à certains composés antimicrobiens a été évaluée sur gélose nutritive enrichie en phénol (0,1 %, p/v) et en cristal violet (0,0001 %, p/v). Après incubation à 28 °C pendant 48 heures, la croissance bactérienne a été examinée visuellement. La présence de colonies indique une résistance à ces agents inhibiteurs (**Benhacene et al., 2016**).

4-3- Activités enzymatiques hydrolytiques

4-3-1- Production d'amylase

L'activité amylasique a été évaluée sur gélose nutritive enrichie à 1 % d'amidon (**Annexe 1**), selon la méthode de **Delarras (2014)**. Après ensemencement, les boîtes ont été incubées à 28 °C pendant 48 heures. La détection de l'amylase a été réalisée par inondation des boîtes avec une solution d'iode, qui colore l'amidon en bleu-noir. L'apparition d'un halo clair autour des colonies, correspondant à une zone non colorée, indique la dégradation de l'amidon et témoigne d'une activité enzymatique positive (**Holt et al., 1994**).

4-3-2- Production de protéase

La capacité des souches à produire des protéases a été évaluée selon une méthode basée sur l'hydrolyse des protéines du lait. Le test a été réalisé sur un milieu composé de gélose nutritive supplémentée par 10 % de lait écrémé stérile (**Annexe 2**). Après inoculé sous forme de spot avec 5µl de cultures fraîches, les boîtes ont été incubées à 30 °C pendant 24 à 48 heures. L'activité protéolytique est mise en évidence par l'apparition d'un halo clair autour des colonies, traduisant la dégradation des caséines présentes dans le lait (**Rabhi, 2019**).

4-3-3- Dégradation de Tween 80

L'activité estérasique a été mise en évidence sur un milieu solide contenant du Tween 80 (**Annexe 3**). Après 7 jours d'incubation à 28 °C, l'apparition d'un halo opaque autour des colonies révèle la libération d'acides gras résultant de l'hydrolyse enzymatique du Tween 80 (**Bouzigha et Bouchiba, 2017**).

4-3-4- Dégradation de la tyrosine

Le test de dégradation de la tyrosine a été réalisé sur une gélose spécifique (**Annexe 4**). Les souches ont été ensemencées en strie, puis incubées à 28 °C pendant 48 heures. Une activité positive est indiquée par la formation d'une auréole brune ou noire autour des colonies, due à l'oxydation de la tyrosine (**Bouzigha et Bouchiba, 2017**).

4-4- Production d'enzymes antioxydantes

4-4-1- Production de catalase

La production de catalase a été testée en détectant la libération d'oxygène à partir du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2). Une colonie fraîche a été déposée sur une lame propre, suivie de l'ajout de quelques gouttes de H_2O_2 à 3 %. L'émission immédiate de bulles gazeuses indique une activité catalasique positive, due à la décomposition du peroxyde en eau et en dioxygène (**Sebihi ,2016**).

4-5- Activités enzymatiques de dégradation des composés azotés

4-5-1- Production d'uréase et d'indole

La production d'uréase a été testée sur un milieu urée-indole en tube. Après ensemencement et incubation à 28 °C pendant 24 heures, la libération d'ammoniac issue de l'hydrolyse de l'urée entraîne une augmentation du pH, traduite par un virage de l'indicateur vers le rouge violacé. La production d'indole a été révélée par l'ajout de quelques gouttes de réactif de Kovacs : une coloration rouge dans la phase supérieure du tube indique un test positif (**Bouzigha et Bouchiba, 2017**).

4-6- Production de métabolites secondaires d'intérêt

4-6-1- Production d'HCN

La capacité des souches à produire de l'acide cyanhydrique (HCN) a été testée selon la méthode de **Bakker et Schipperes (1987)**, sur milieu King B additionné de glycine (4,4 g/l). Les isolats sont ensemencés par stries sur la gélose en boîtes de Pétri. Un disque de papier Whatman N°1 de 9 cm de diamètre imprégné d'une solution de picrate de sodium (5% d'acide picrique et 2% de carbonate de sodium anhydre) est déposé au fond du couvercle de la boîte. Celle-ci est scellée avec du papier parafilm et incubée à 30°C pendant 4 jours. Un résultat positif se traduit par le

virage du papier Whatman du jaune vers une couleur orange à marron, indiquant la production de HCN volatile (Rabhi, 2019).

4-6-2- Production des exopolysaccharides (EPS)

La capacité des souches à produire des exopolysaccharides a été évaluée sur un milieu solide enrichi en saccharose (Annexe 5), favorisant la synthèse de polysaccharides extracellulaires. Après incubation à 28 °C pendant 3 à 5 jours, les colonies présentant une consistance muqueuse, brillante ou visqueuse ont été considérées comme productrices d'EPS (Freitas et al., 2011).

A- Extraction des EPS

Un volume de 5 à 8 mL d'eau distillée stérile a été ajouté à la surface des colonies cultivées sur un milieu enrichi en saccharose. Les colonies ont ensuite été frottées délicatement à l'aide d'un étaloir stérile afin de solubiliser les exopolysaccharides (EPS) sécrétés. Le liquide obtenu a été récupéré et transféré dans un tube propre. Trois volumes d'éthanol absolu (95 %) ont été ajoutés, suivis d'un mélange doux. Après incubation à –20 °C pendant 30 minutes, la formation d'un précipité blanc, filamenteux ou visqueux a été interprétée comme un indicateur positif de production d'EPS.

Compte tenu de la capacité de la souche *Bacillus pumilus* BR7 à exprimer des activités PGP et à tolérer le stress salin tout en maintenant une bonne croissance, son utilisation en tant que biofertilisant apparaît envisageable

5- Effet de *Bacillus pumilus* BR7 sur la germination des graines de blé dur (WAHA) sous stress salin

A- Blé dur

Les graines d'une variété locale de blé dur Waha (*Triticum durum* L.c.v Waha) sont utilisées. Elles ont été fournies par l'Institut Technique des Grandes Cultures (I.T.G.C.) de Sétif –Algérie

B- Souche bactérienne

La souche *Bacillus pumilus* BR7, caractérisée comme une rhizobactérie promotrice de croissance végétale (PGPR), a été sélectionnée pour les tests d'inoculation. Cette souche a été préalablement évaluée pour plusieurs traits PGP, notamment la production d'acide indole-acétique (AIA), la sécrétion de sidérophores et la solubilisation des phosphates. Ses

performances élevées dans l'expression de ces activités en font un candidat prometteur pour les applications en biofertilisation, justifiant ainsi son utilisation dans les essais d'inoculation.

5-1- Préparation de l'inoculum

La souche BR7 est cultivée dans du BN et incubée à $28 \pm 2^{\circ}\text{C}$ pendant 2 jours. La culture est centrifugée (12 000 rpm/mn) et rincée deux fois dans du PBS (**Annexe 6**), puis ajustée à une densité de 108 UFC/mL (**Kerbab, 2022**).

5-2- Stérilisation et inoculation des graines de blé dur Waha

Les graines de blé sont désinfectées par immersion dans l'éthanol à 70% pendant 5min puis trempées dans une solution d'hypochlorite de sodium à 2,5% pendant 15 min. Ensuite, elles sont lavées 10 fois avec de l'eau distillée stérile. Les graines désinfectées sont imbibées dans l'eau distillée stérile et mises sous agitation pendant 24h. Les graines sont inoculées par immersion dans un tampon phosphate (contrôle) et/ou l'inoculum bactérien (10^8 UFC/ml) de BR7 pendant 4 h.

Ensuite, les graines sont placées sur du papier filtre, dans des boîtes de Pétri de 9 cm contenant 10 ml d'eau distillée stérile ou une solution de NaCl à 1 M. Les boîtes sont réparties en deux groupes (NaCl 0 M et 1 M) et chaque groupe est subdivisé en deux sous-groupes (témoin et graines bactérisées avec BR7) avec 6 boîtes par traitement.

L'expérience est réalisée en duplicata. Elle a été conduite pendant 15 jours d'avec une moyenne de températures diurnes/ nocturnes de 21°C et 18°C , respectivement, et une photopériode 16 h d'éclairage (**Rabhi, 2019**).

5-3- Mesure des paramètres de germination

La germination des graines est évaluée aux jours 3, 6, 9 et 11 après inoculation. Une graine est considérée comme germée lorsque la radicule atteint au moins 3 mm de longueur. Quatre paramètres sont évalués dans cette expérience :

Pourcentage de germination final (PGF) : déterminé au 11^e jour d'incubation, lorsqu'aucune nouvelle germination n'est observée, selon la formule :

$$\text{PGF (\%)} = (\text{Nombre de graines germées} / \text{Nombre total de graines}) \times 100$$

Indice du taux de germination (ITG) :

$$\text{ITG} = (G3 / 3) + (G6 / 6) + (G9 / 9)$$

où G3, G6 et G9 représentent les pourcentages de germination aux jours 3, 6 et 9.

Indice de vigueur de la longueur des semis (IVLS) :

$$\text{IVLS} = \text{Longueur moyenne des semis (cm)} \times \text{Pourcentage de germination}$$

Indice de vigueur du poids sec des semis (IVPS) :

$$\text{IVPS} = \text{Poids sec moyen des semis (mg)} \times \text{Pourcentage de germination}$$

Les indices IVLS et IVPS sont calculés selon la méthode proposée par Abdul-Baki et Anderson (1973).

5-4- Analyse des paramètres morphologiques

Après 15 jours de croissance, les plantes sont récoltées. Leurs tailles et leurs poids frais et sec (après 72h de séchage à 65°C) ainsi que le nombre des racines secondaires sont déterminés.

6- Analyses statistiques

L'analyse de la variance unifactorielle (ANOVA) et multifactorielle (ANOVA) est utilisée pour évaluer l'effet des différentes souches microbiennes dans diverses conditions de croissance, par rapport à l'échantillon témoin. Le niveau de signification statistique adopté pour tous les tests est de 5 % ($p < 0,05$). Lorsque des différences significatives sont observées au sein d'un groupe, le test de comparaison multiple de Tukey est appliqué. Des lettres différentes sont placées en haut de chaque colonne afin d'indiquer les différences entre les groupes. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du Microsoft office Excel (2016) et logiciel **JASP 0. 19.3.0**

RÉSULTATS

1- Caractérisation phénotypique des souches

L'observation morphologique des colonies sur le milieu GN révèle que la souche BR7 (*Bacillus pumilis*.) forme des colonies rondes, opaques, de couleur crème à blanchâtre, à contours réguliers, typiques du genre *Bacillus*. En revanche, la souche MR4 (*Pseudomonas cremoricolorata*) présente des colonies lisses, plates à légèrement convexes, de teinte jaune crème, avec des bords réguliers, caractéristiques du genre *Pseudomonas*. (Figure 09).

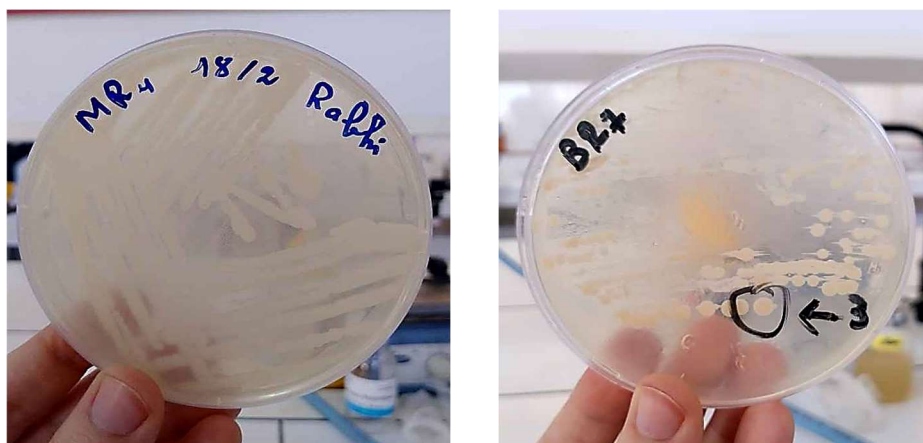


Figure 09 : Aspects macroscopiques des souches

2- Identification moléculaire

L'identification moléculaire des souches a été réalisée par l'analyse des séquences de l'ADNr 16S. La comparaison des séquences obtenues avec celles disponibles dans la base de données GenBank a permis d'identifier les isolats comme appartenant aux espèces *B. pumilis* et *P. cremoricolorata*. Les séquences correspondantes ont été soumises et déposées dans la base de données GenBank.

Un arbre phylogénétique a été construit à partir de ces séquences en utilisant le logiciel MEGA (version 11.0), selon la méthode du Neighbor-Joining avec 1000 répliques de bootstrap, afin de visualiser le positionnement évolutif des souches par rapport à des espèces de référence. Les deux isolats apparaissent clairement dans des clades distincts regroupant les espèces proches, confirmant ainsi leur identification taxonomique (Figure 10).

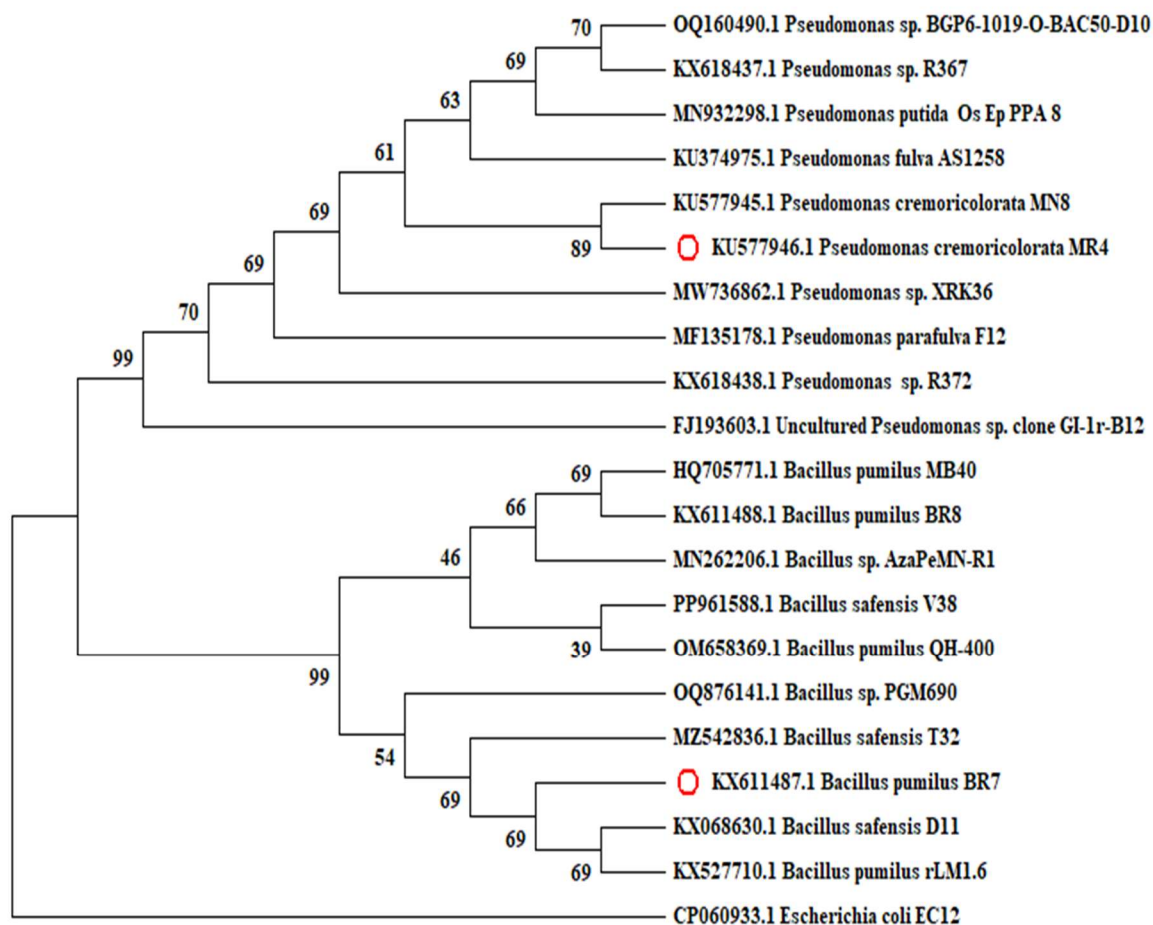


Figure 10 : Arbre phylogénétique basé sur une comparaison de la séquence de l'ADNr 16S des souches bactériennes. Les nombres sur l'arbre indiquent les pourcentages des dérivés de 1000 répliquations.

3- Activités PGP des souches BR7 et MR4

Les deux souches bactériennes testées dans cette étude ont démontré des activités PGP prometteuses in vitro. En effet, comme le montre le **Tableau 2 et Figure 11, 12 et 13**, elles sont toutes deux capables de produire l'acide indole-3-acétique (AIA), de solubiliser le phosphate inorganique, et pour le sidérophore seulement la souche MR4 peuvent produire. Ces activités sont particulièrement importantes en agriculture, car elles permettent respectivement de stimuler la croissance des racines, de rendre le phosphore disponible pour les plantes, et de mobiliser le fer dans le sol, un élément essentiel mais souvent peu accessible. Ces résultats confirment le potentiel des souches BR7 et MR4 comme candidates pour le développement de biofertilisants adaptés à des conditions de culture variée.



Figure 11 : Production de sidérophore

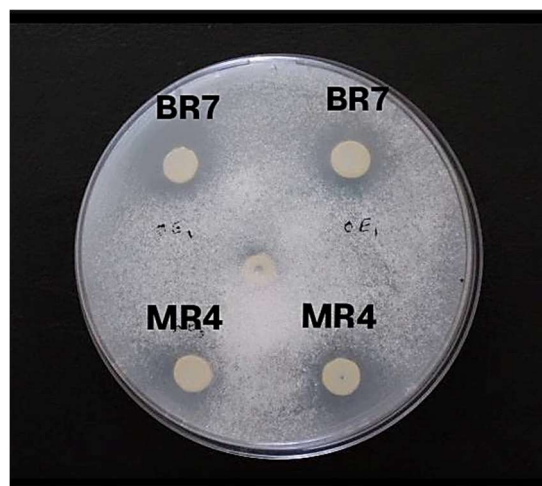


Figure 12 : Solubilisation de phosphate



Figure 13 : Production de l'AIA

Tableau 02 : les résultats d'activités PGP des souches MR4 et BR7

Les tests Les souches	Sidérophores (%)	Solubilisation de phosphate (mm)	AIA (µg/ml)
Souche 1 : BR7	0%	8	142.91 ^b
Souche 2 : MR4	10%	7	6.26 ^a

4- Analyse des activités enzymatiques, de tolérance et de production de métabolites secondaires

4-1- Tolérance au stress abiotique

4-1-1- Croissance en présence de NaCl

La tolérance des souches à la salinité a été évaluée en les cultivant sur un milieu BN supplémenté en NaCl à différentes concentrations (0, 100, 200, 500 et 1000 mM). Les résultats ont montré que les deux souches, *Pseudomonas cremoricolorata* (MR4) et *Bacillus pumilus* (BR7), sont capables de croître jusqu'à une concentration de 1 M de NaCl, traduisant une certaine tolérance à la salinité. Toutefois, la souche BR7 s'est distinguée par une croissance plus soutenue, notamment à 100 mM (0,1 M) où elle a atteint une densité optique supérieure à 1, indiquant une activité métabolique élevée malgré la présence de sel. Ces résultats suggèrent que BR7 possède une meilleure aptitude à se développer en conditions salines, comparée à MR4, dont la croissance est plus rapidement affectée par l'augmentation de la salinité (**Figure 14**).

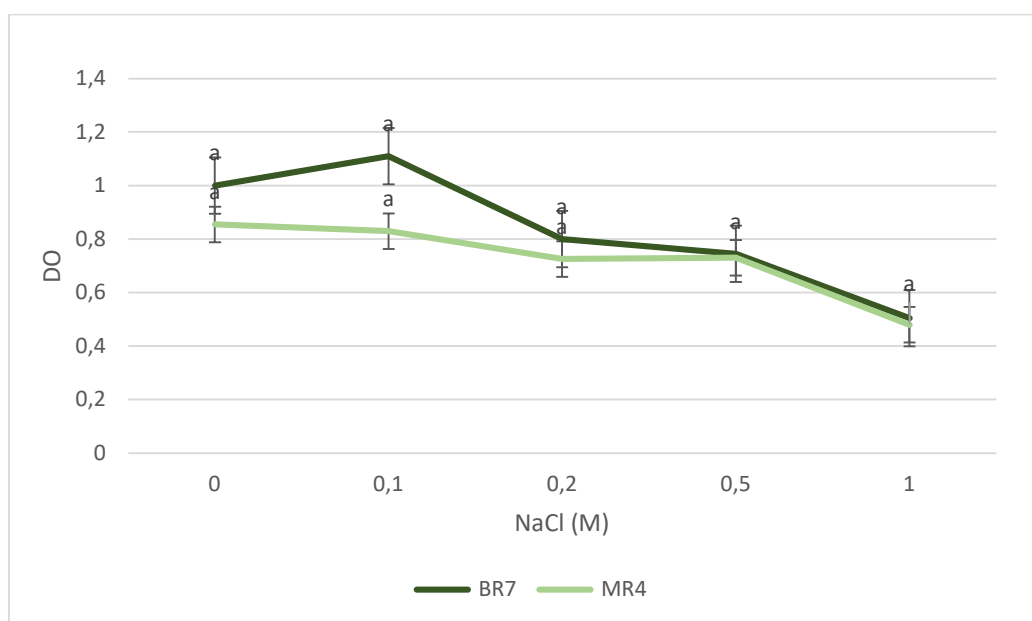


Figure 14 : Optimum de croissance des PGPR sous stress salin.

4-1-2- La croissance en présence des inhibiteurs chimiques

La tolérance des souches bactériennes aux inhibiteurs chimiques a été évaluée en les exposant à deux composés antimicrobiens : le phénol (0,1 % p/v) et le cristal violet. La capacité de croissance sur des milieux contenant ces substances témoigne de la résistance des bactéries à des stress chimiques, un atout potentiel pour leur persistance en environnement hostile. Comme

illustré dans les **Figures 15 et 16**, les deux souches ont montré une croissance en présence de phénol, ce qui reflète leur aptitude à tolérer cet agent toxique. En revanche, des différences notables ont été observées vis-à-vis du cristal violet : la croissance de la souche BR7 a été fortement inhibée, tandis que la souche MR4 a conservé une croissance active. Cette différence suggère que MR4 présente une plus grande résistance au cristal violet, et par conséquent une tolérance accrue aux stress antimicrobiens.



Figure 15 : la croissance en présence du phénol

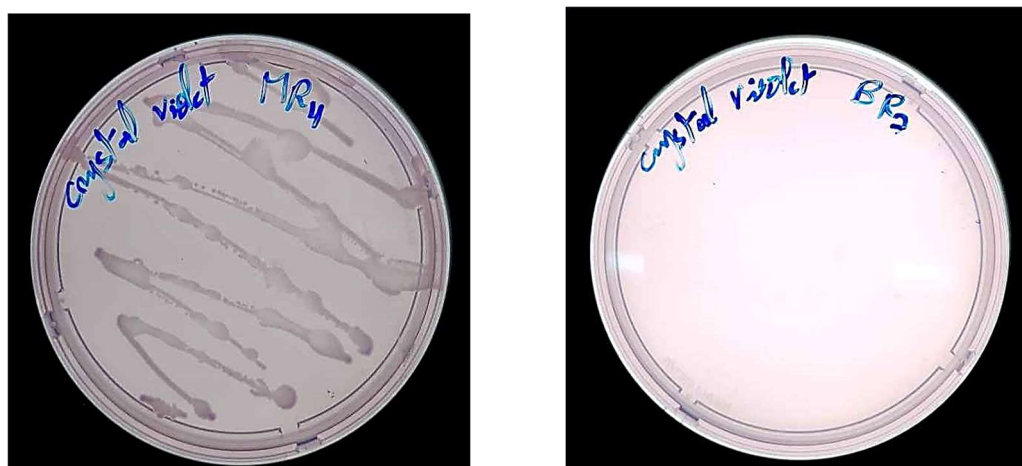


Figure 16 : la croissance en présence de cristal violet

4-2- Activités enzymatiques hydrolytiques

4-2-1- Production d'amylase

L'activité amylolytique a été mise en évidence par l'apparition d'un halo clair autour des colonies après l'ajout de lugol, indiquant la dégradation de l'amidon. Comme le montre la **Figure 17**, la souche BR7 a présenté une activité amylolytique marquée, traduite par une zone de lyse nette, tandis que la souche MR4 n'a pas montré de capacité significative à hydrolyser l'amidon.

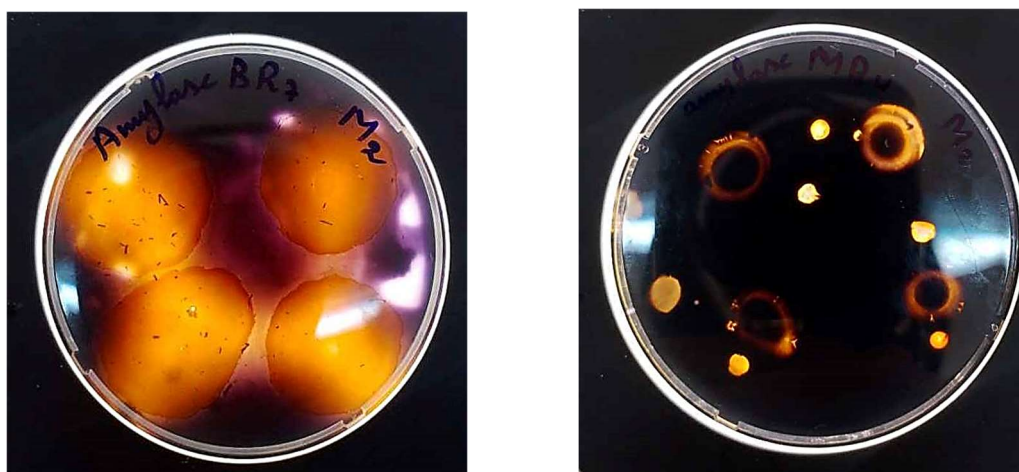


Figure 17 : l'activité amylolytique des souches BR7 et MR4

4-2-2- Production de protéase

L'activité protéolytique des souches bactériennes a été évaluée par leur capacité à hydrolyser les protéines présentes dans le milieu, mise en évidence par la formation d'un halo clair autour des colonies, sans ajout de réactif. Cette activité enzymatique est souvent associée à la libération de nutriments dans le sol, contribuant ainsi aux propriétés PGPR des bactéries. Comme illustré dans la **Figure 18**, la souche BR7 (*Bacillus pumilus*) présente une activité protéasique significative, traduite par une zone de clarification bien définie autour de la colonie. En revanche, la souche MR4 (*Pseudomonas cremoricolorata*) n'a montré aucune activité détectable dans les conditions expérimentales testées, suggérant une expression.

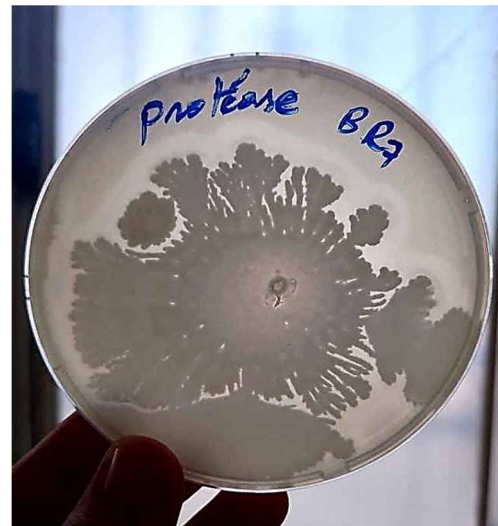


Figure 18 : la production de protéase

4-2-3- Dégradation de Tween 80

Le Tween 80, un surfactant non ionique dérivé du polysorbate 80 (ester de l'acide sorbique), est fréquemment utilisé dans les milieux de culture pour détecter la production d'enzymes lipolytiques telles que les estérases. Ces enzymes sont capables d'hydrolyser les liaisons ester des composés lipidiques, leur activité se traduisant par l'apparition d'un halo opaque autour des colonies bactériennes, sans nécessiter l'ajout de réactif. Dans notre étude, les souches BR7 et MR4 n'ont présenté aucun halo opaque autour de leur zone de croissance sur milieu contenant du Tween 80 (**Figure 19**). Ces résultats indiquent une absence d'activité estérasique détectable chez ces deux souches, suggérant qu'elles ne produisent pas, ou à des niveaux très faibles, d'enzymes capables de dégrader ce composé.

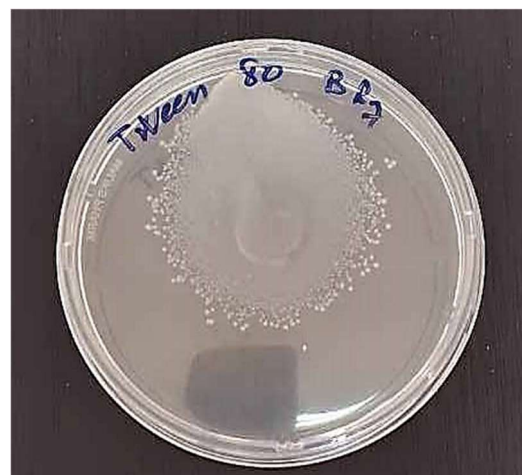
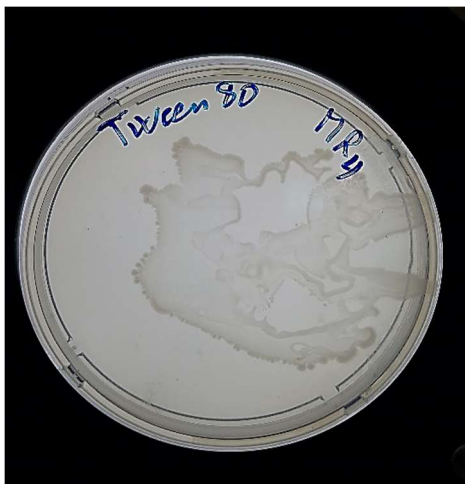


Figure 19 : dégradation de Tween 80

4-2-4- Dégradation de la L-tyrosine

La capacité de dégradation de la L-tyrosine a été évaluée par l'apparition d'un halo de coloration brun foncé à noire autour des colonies, indicatif d'une activité tyrosinase. Comme illustré dans la **Figure 20**, seule la souche MR4 a présenté une réaction positive, révélant une oxydation effective de la L-tyrosine. En revanche, la souche BR7 n'a montré aucun halo coloré, indiquant l'absence d'activité tyrosinase détectable. Cette enzyme est souvent impliquée dans la synthèse de composés phénoliques protecteurs, suggérant que MR4 pourrait disposer d'un avantage physiologique en conditions de stress oxydatif ou environnemental.

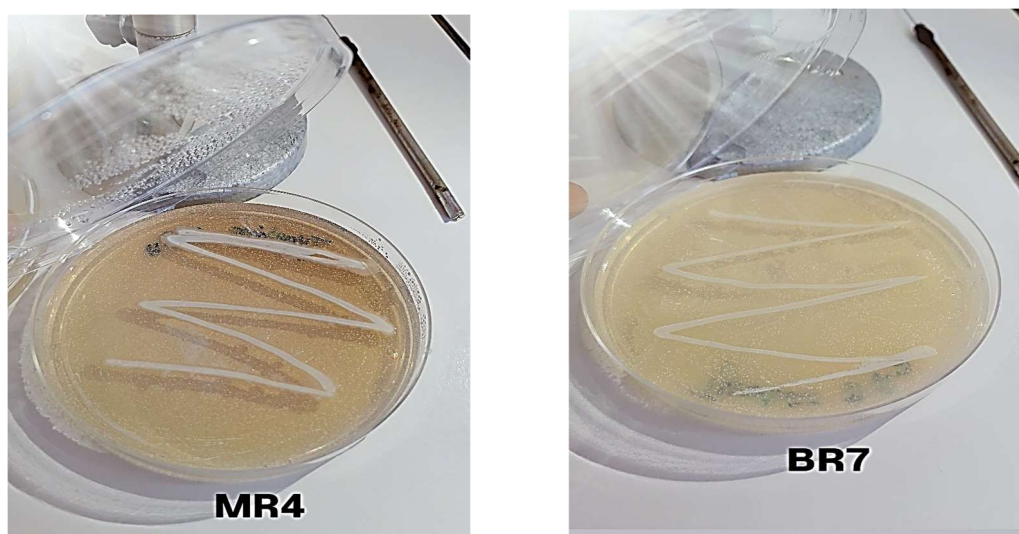


Figure 20 : l'activité tyrosinolytique

4-3- Production d'enzymes antioxydantes

4-3-1- Production de catalase

L'activité catalasique a été détectée chez les deux souches étudiées, BR7 (*Bacillus pumilus*) et MR4 (*Pseudomonas cremoricolorata*), comme le montre la **Figure 21**. La catalase est une enzyme ubiquitaire chez les organismes aérobies, jouant un rôle clé dans la protection cellulaire en catalysant la décomposition du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) en eau et oxygène, neutralisant ainsi les effets toxiques des espèces réactives de l'oxygène (ROS). La présence de cette activité chez les deux souches indique leur potentiel à résister au stress oxydatif, un avantage important pour leur survie en conditions environnementales défavorables et pour leur efficacité en tant qu'agents PGPR.

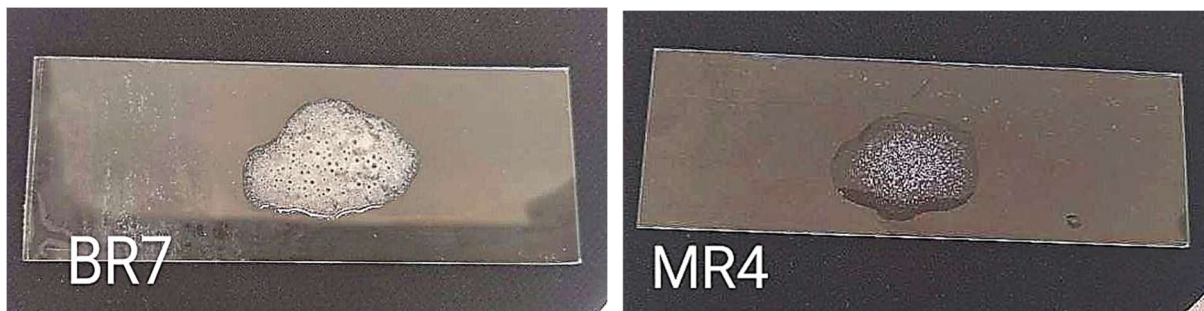


Figure 21 : la production de catalase

4-4- Activités enzymatiques de dégradation des composés azotés

4-4-1- Production d'uréase et d'indole

L'activité uréasique a été évaluée à l'aide du milieu urée-indole. L'hydrolyse de l'urée par l'enzyme uréase libère de l'ammoniac (NH_3), provoquant un changement de couleur du milieu vers le rose-violacé en raison de l'alcalinisation. En parallèle, le test de production d'indole repose sur la capacité des bactéries à dégrader le tryptophane en indole, détectée par l'apparition d'une couche rouge à la surface après l'ajout du réactif de Kovacs. Comme l'illustre la **Figure 22**, la souche MR4 a montré une activité uréasique positive, tandis que la souche BR7 ne présentait aucune modification de couleur, indiquant l'absence d'activité uréase détectable. Concernant le test d'indole (**Figure 23**), aucune des deux souches n'a produit de coloration rouge en surface, révélant une incapacité à produire de l'indole à partir du tryptophane.



Figure 22 : la production d'uréase



Figure 23 : la production d'indole

4-5- Production de métabolites secondaires d'intérêt

4-5-1- Production d'HCN

La production de cyanure d'hydrogène (HCN) a été évaluée qualitativement à l'aide d'un papier filtre imprégné d'une solution de picrate d'acide picrique et de carbonate de sodium, placé sur le couvercle de boîtes de Petri contenant un milieu enrichi en glycine. Après incubation, un changement de couleur du papier filtre vers le brun orangé a été interprété comme un indicateur positif de production de HCN. Les deux souches, MR4 et BR7, ont montré une capacité à produire du HCN, avec une production plus marquée chez MR4 (**Figure 24**). Cette différence pourrait être attribuée à une expression différentielle des gènes *hcnABC*, codant pour les enzymes impliquées dans la biosynthèse de l'acide cyanhydrique (HCN), bien connus pour leur activité chez plusieurs espèces de *Pseudomonas* (**Ramette et al., 2003**). Le HCN est un métabolite secondaire aux propriétés antifongiques, jouant un rôle clé dans la compétition microbienne et les mécanismes de biocontrôle au sein de la rhizosphère

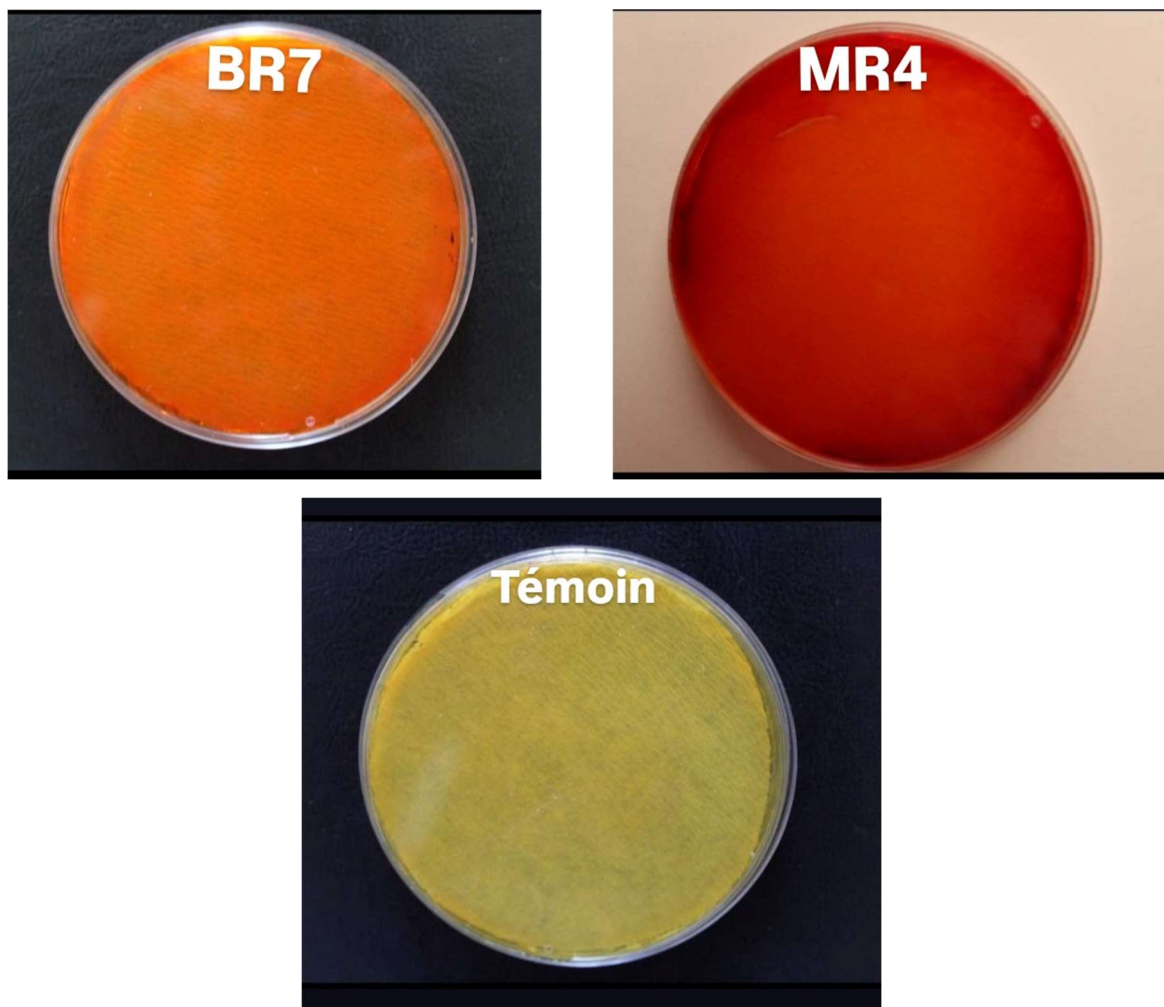


Figure 24 : production d'HCN sur milieu à la glycine

4-5-2- Production des exopolysaccharides (EPS)

Après incubation sur un milieu enrichi en saccharose, les colonies bactériennes ont présenté un aspect mucoïde et visqueux, suggérant une production des EPS (**Figure 25**). Cette production a été confirmée par l'ajout d'éthanol, entraînant la précipitation des polysaccharides sous forme d'un dépôt blanc, caractéristique d'une synthèse positive des EPS. Comme illustré à la **Figure 26**, les deux souches BR7 et MR4 ont démontré une capacité significative à produire des EPS, avec une production particulièrement abondante chez la souche BR7, ce qui peut constituer un avantage adaptatif en conditions environnementales stressantes.

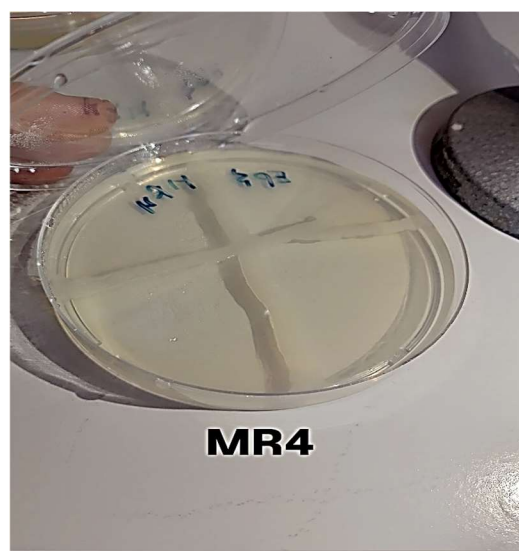


Figure 25 : la production des EPS

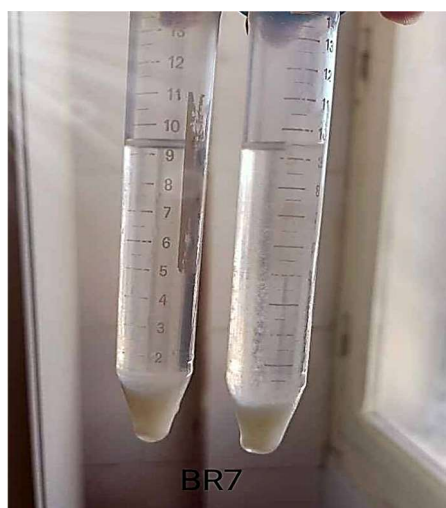


Figure 26 : précipitation des EPS

Le tableau récapitulatif des résultats des tests de PGPR regroupe l'ensemble des données obtenues lors des expérimentations menées sur deux souches bactériennes (**Tableau 03**).

Tableau 03 : Caractères des souches BR7 et MR4

Production des métabolites secondaires	Sidérophore	-	+
	EPS	+	+
	HCN	+	+
Test phytohor- mones	AIA	+	-
Mobilisation chimique	S. de phosphate	+	+
Dégrada- tion des composés azotés	Indol	-	-
	Uréase	-	+
Production d'enzymes antioxydant	catalase	+	+
Activité enzymatique	Tyrosine	-	+
	Tween 80	-	-
	Protease	+	-
	Amylase	+	+
Tolérance au stress abiotique	Cristal violet	-	+
	Phénol	+	+
	NaCl	+	+
Les Tests			
Les Souches			
	Souche1 BR7		
	Souche2 MR4		

5- Effet de *Bacillus pumilus* BR7 sur la germination des graines de blé dur (WAHA) sous stress salin

5-1- Inoculation des graines de blé dur Waha

Le traitement des graines de blé dur par la souche bactérienne BR7 (**Figure 27**) n'a pas entraîné d'amélioration notable des paramètres de germination, que ce soit en conditions normales ou salines (**Figure 28 A et B**). Le stress salin à une concentration de 1 M de NaCl a impacté négativement la germination, mais l'inoculation avec la souche BR7 n'a pas permis de compenser ou d'atténuer cet effet. Les résultats indiquent une absence d'effet bénéfique de la souche bactérienne sur le pourcentage de germination, la vitesse de germination ou la croissance des plantules. En l'absence de sel (0 M NaCl), le témoin non traité a présenté de meilleurs résultats que les graines inoculées, suggérant que BR7 n'a pas favorisé la germination du blé dur dans ces conditions expérimentales.

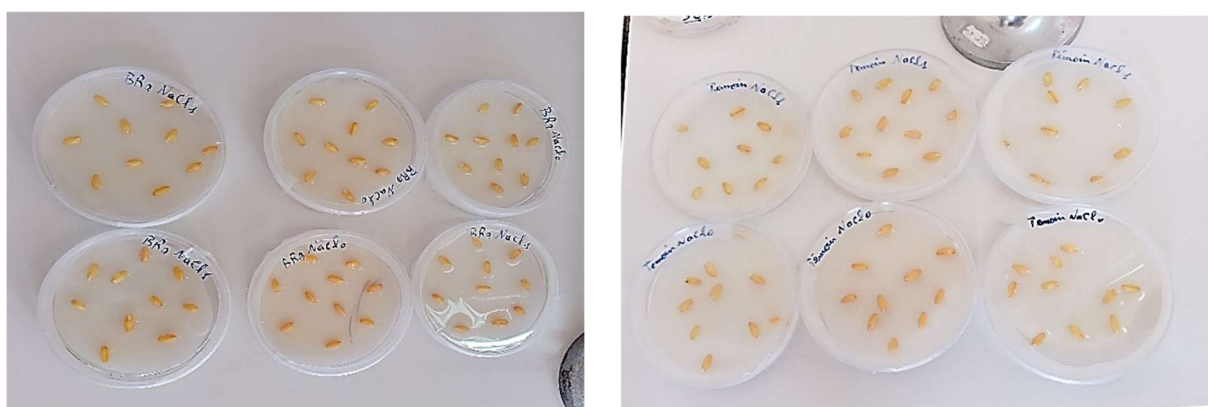


Figure 27 : Les graines de blé avant le germination



A



B

Figure 28 (A, B) : Effet de BR7 sur la germination de blé à des concentrations de NaCl de 0 et 1 M.

5-2- Mesure des paramètres de germination

Tableau 04 : Paramètres de germination de blé dur

Paramètre Traitement	PGF (%) (Pourcentage de germination final)	ITG (Indice du taux de germination)	IVLS (Indice de vigueur de la longueur des semis)	IVPS (Indice de vigueur du poids sec des semis)
Témoin	93	10.04	1028.58	1390
BR7	53	5.72	498.2	530

Les résultats ont montré que tous les indicateurs de germination étaient nettement inférieurs chez les graines traitées avec la souche BR7 par rapport au témoin, indiquant l'absence d'un effet bénéfique de cette souche à ce stade.

5-3- Paramètres morphologiques

L'efficacité de souche BR7 sur la germination des grains est effectuée par le calcul de certains paramètres : taux de germination, longueur des racines et des feuilles, poids sec et frais, Les résultats sont analysés statistiquement et représentés sous forme d'histogrammes (Figure 29,30 et 31).

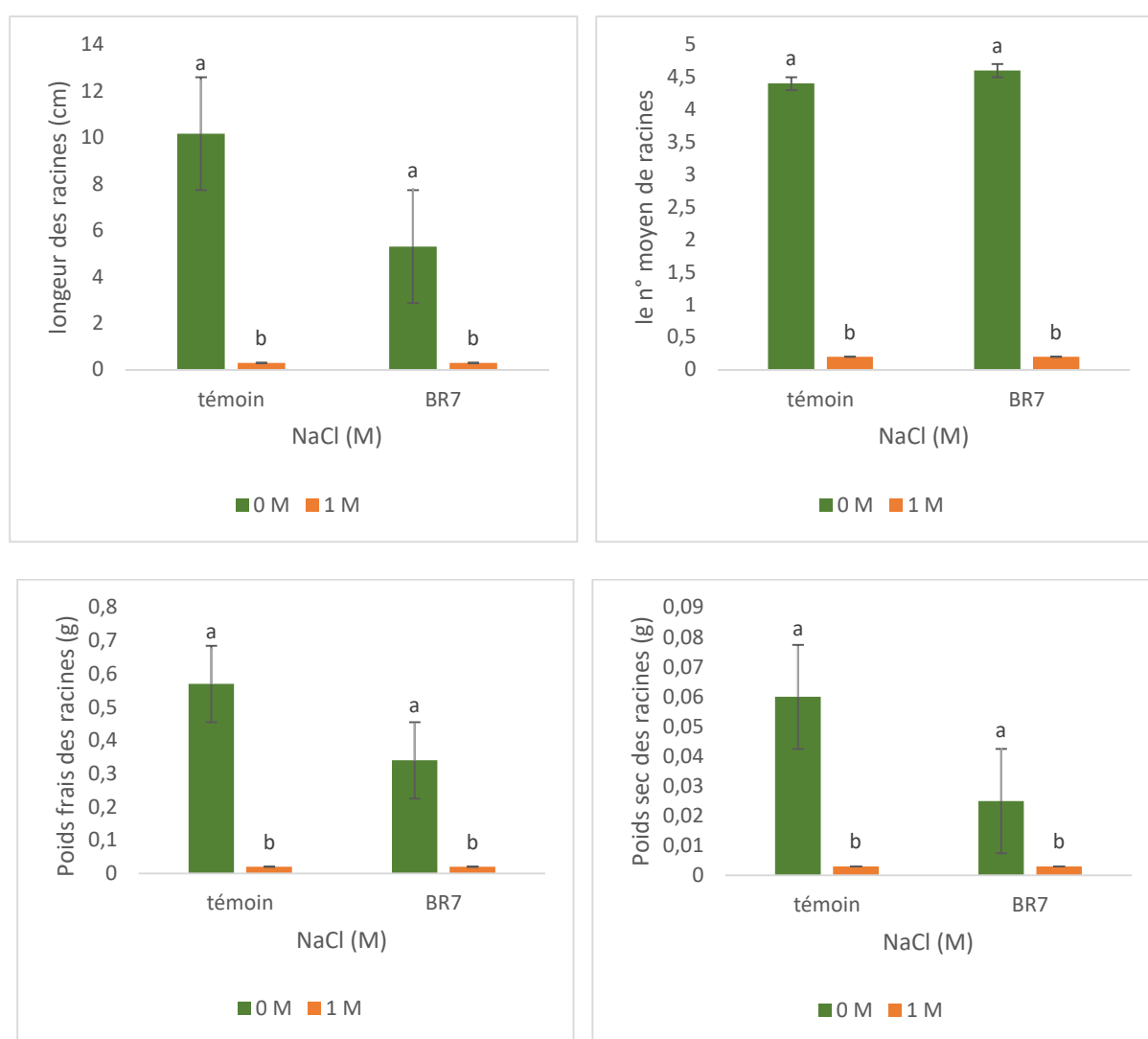


Figure 29 : Effet du stress salin (NaCl 1 M) sur la longueur, le nombre, le poids secs et frais des racines des graines de blé dur inoculées ou non par BR7.

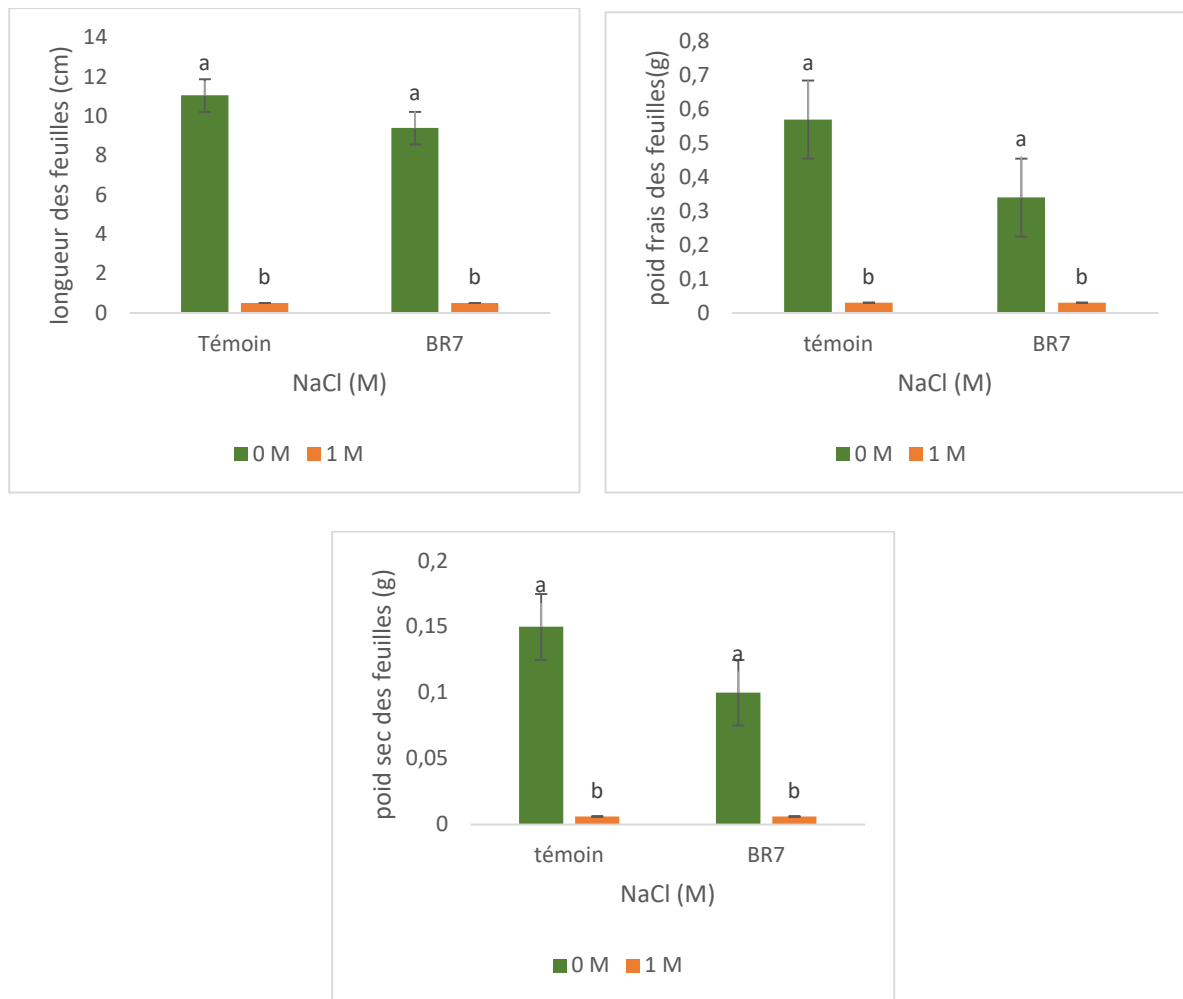


Figure 30 : Effet du stress salin (NaCl 1 M) sur la longueur, le poids secs et le poids frais des feuilles des graines de blé dur inoculées ou non par BR7.

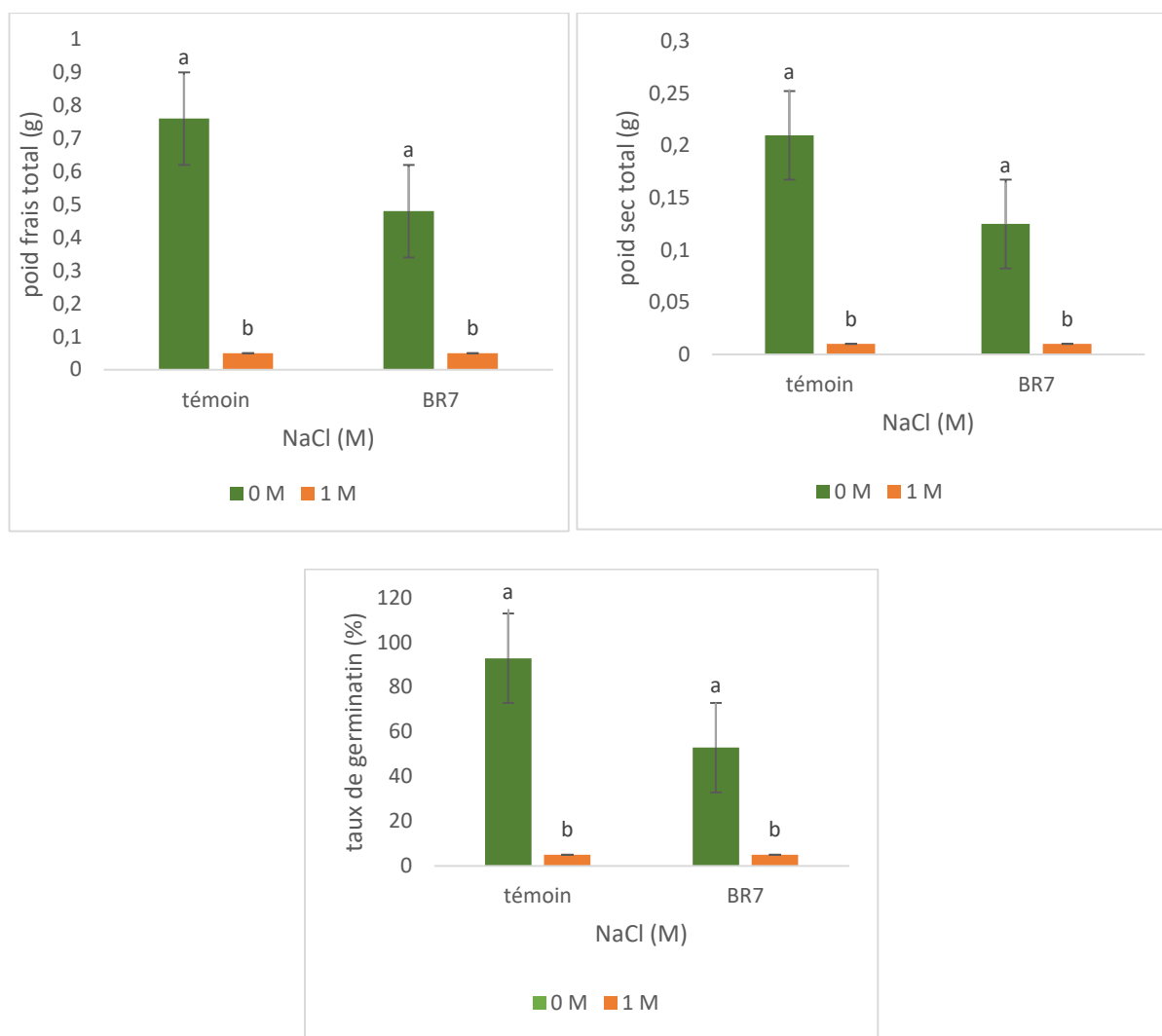


Figure 31 : Effet du stress salin (NaCl 1 M) sur le taux de germination, le poids secs et frais total de graines de blé dur inoculée ou non avec BR7.

En absence de stress salin, les plantules de blé dur inoculées par la souche *Bacillus pumilus* BR7 ont présenté des résultats similaires à ceux du témoin non inoculé pour l'ensemble des paramètres étudiés, à savoir la longueur, le nombre, ainsi que les poids frais et secs des racines, la longueur, les poids frais et secs des feuilles, le taux de germination, et les poids totaux (frais et secs) des plantules. Aucune différence statistiquement significative n'a été observée entre les deux conditions.

En revanche, sous stress salin (NaCl 1 M), une réduction significative de tous ces paramètres a été enregistrée, traduisant l'effet délétère du sel sur la croissance des plantules. L'inoculation avec la souche BR7 n'a pas permis de compenser cette inhibition, les valeurs obtenues étant comparables à celles du témoin soumis au stress.

DISCUSSION

Les analyses physiologiques et biochimiques ont mis en évidence une hétérogénéité notable des caractéristiques biologiques entre les souches bactériennes BR7 et MR4. Cette variabilité suggère des adaptations écophysiologiques spécifiques, probablement liées à leurs niches d'origine respectives ou à des spécialisations fonctionnelles distinctes dans leurs écosystèmes. Cette variabilité phénotypique peut influencer de manière significative leurs performances en tant qu'agents bénéfiques dans des applications biotechnologiques, telles que la promotion de la croissance végétale ou la biocontrôle.

Les deux souches étudiées BR7 et MR4 se sont révélées positives pour la production d'acide indole-3-acétique (AIA), une phytohormone de la famille des auxines. L'AIA joue un rôle fondamental dans la stimulation de la croissance des racines et l'élongation cellulaire, favorisant ainsi une meilleure absorption de l'eau et des nutriments. Cette propriété constitue un indicateur clé du potentiel PGPR des bactéries (**Wang et al., 2023**). De plus, BR7 et MR4 ont montré une capacité à solubiliser le phosphate inorganique, un élément essentiel mais peu disponible dans les sols. Cette propriété repose sur la production d'acides organiques qui libèrent le phosphate fixé à des cations comme le calcium, le fer ou l'aluminium, le rendant ainsi accessible aux plantes (**Chen et al., 2024**). Cette aptitude représente un atout agronomique important dans les contextes de sols pauvres ou peu fertiles. En revanche, seule la souche MR4 a démontré une production de sidérophores, des molécules à forte affinité pour le fer, essentielles en cas de carence de cet élément dans l'environnement. En plus de faciliter l'acquisition du fer, les sidérophores peuvent aussi exercer une action indirecte de biocontrôle en limitant la disponibilité du fer pour les agents pathogènes, notamment certains champignons et bactéries (**Patel et al., 2023**). Ce résultat confère à MR4 un intérêt particulier pour les applications de lutte biologique en agriculture.

Par ailleurs, les deux souches bactériennes BR7 et MR4 ont montré des caractéristiques fonctionnelles intéressantes en lien avec leur potentiel d'utilisation comme bactéries promotrices de croissance. Concernant leur tolérance au NaCl, les deux souches ont été capables de croître à des concentrations élevées (1M) avec un taux de croissance plus marquée chez BR7. Cette aptitude à survivre en milieu salin suggère une capacité d'adaptation à des environnements contraignants, comme les sols secs. Un tel trait est particulièrement recherché dans les stratégies agricoles visant à améliorer la productivité des cultures dans des zones affectées par la salinisation des sols (**Nawaz et al., 2020**).

Les analyses enzymatiques et métaboliques ont clairement distingué les profils fonctionnels des souches BR7 et MR4, révélant des stratégies d'adaptation distinctes pouvant être valorisées en agriculture durable. Toutes deux ont exprimé une activité catalasique, indiquant leur capacité à décomposer le peroxyde d'hydrogène, un composé réactif produit en réponse aux stress environnementaux tels que les UV, la sécheresse ou les attaques pathogènes. Cette activité reflète un mécanisme de défense cellulaire fondamental pour assurer la survie bactérienne en conditions hostiles (**Zhang et al., 2022**). En revanche, seule MR4 a présenté une activité tyrosinase, témoignant de sa capacité à oxyder la L-tyrosine. Cette enzyme est impliquée dans la biosynthèse de composés phénoliques protecteurs, tels que les mélanines, connus pour leur rôle dans la tolérance au stress oxydatif et aux agressions abiotiques (**Patel et Singh, 2023**). L'expression de cette activité chez MR4 pourrait lui conférer un avantage physiologique supplémentaire dans les environnements contraignants.

La souche BR7 s'est particulièrement distinguée par une forte activité amylasique et protéasique, démontrant sa capacité à hydrolyser l'amidon et les protéines. Ces enzymes participent à la dégradation de la matière organique complexe en éléments simples, facilitant le recyclage des nutriments dans le sol (**Zhang et al., 2022**). Une telle activité enzymatique suggère que BR7 pourrait contribuer à l'amélioration de la fertilité des sols, notamment dans des contextes de faible teneur en matière organique. En revanche, MR4 a exprimé peu, voire aucune de ces activités enzymatiques, ce qui suggère une stratégie écologique distincte, orientée non vers la dégradation des ressources organiques, mais plutôt vers des fonctions spécialisées telles que le biocontrôle et la mobilisation de nutriments.

Par ailleurs, l'évaluation de la tolérance des deux souches aux inhibiteurs chimiques a mis en évidence une capacité différenciée à survivre en présence de composés antimicrobiens, tels que le phénol et le cristal violet. Les deux souches ont maintenu leur croissance sur milieu contenant 0,1 % de phénol, indiquant une résistance générale à ce stress chimique, ce qui constitue un avantage pour leur persistance dans des environnements contaminés ou soumis à des intrants agricoles. Cependant, des différences marquées ont été observées vis-à-vis du cristal violet : alors que BR7 a montré une inhibition significative, MR4 a conservé une croissance notable, traduisant une tolérance accrue à ce colorant toxique. Cette différence peut être attribuée à leur nature structurale. En effet, les bactéries Gram négatif, comme MR4, possèdent une membrane externe protectrice qui limite la pénétration de certains agents toxiques, contrairement aux

Gram positif comme BR7, plus vulnérables en l'absence de cette barrière (**Khan et Gupta, 2022**).

Les résultats des tests biochimiques ont révélé des caractéristiques distinctes entre les deux souches étudiées. La souche MR4 a montré une activité uréasique positive, traduisant sa capacité à hydrolyser l'urée en ammoniac. Cette propriété est pertinente dans le contexte de la promotion de la croissance végétale, car l'ammoniac libéré peut non seulement fournir une forme d'azote assimilable par les plantes, mais également modifier localement le pH du sol, influençant la biodisponibilité des nutriments. De plus, cette alcalinisation peut avoir un effet inhibiteur sur certains pathogènes sensibles aux variations de pH, conférant à MR4 un avantage supplémentaire en termes de biocontrôle (**Singh et Patel, 2023**). En revanche, la souche BR7 n'a exprimé aucune activité uréasique, suggérant une stratégie trophique différente, potentiellement centrée sur la dégradation de polymères organiques via ses enzymes hydrolytiques (amylase, protéase). Concernant le test de production d'indole, aucune des deux souches n'a montré de capacité à produire cet élément à partir du tryptophane, ce qui pourrait indiquer une voie différente de biosynthèse de l'auxine (AIA), non dépendante de l'indole libre. Il est connu que certaines bactéries PGPR produisent de l'AIA via des voies indépendantes du métabolisme de l'indole, comme la voie de l'acide indole-3-pyruvique. Ainsi, l'absence de production d'indole ne contredit pas les résultats antérieurs positifs de production d'auxine, mais souligne la diversité métabolique des voies impliquées.

La souche MR4 a présenté plusieurs caractéristiques propres aux agents antagonistes. Elle a montré une production d'uréase, qui permet la conversion de l'urée en ammoniac, contribuant ainsi à la disponibilité de l'azote pour les plantes (**Alinia et al., 2022**). Elle a également produit de l'acide cyanhydrique (HCN), un métabolite secondaire reconnu pour ses propriétés antifongiques, notamment par inhibition de la respiration des champignons pathogènes (**Ali et al., 2023**). Par ailleurs, MR4 est la seule à produire des sidérophores, renforçant son potentiel de biocontrôle via la compétition pour le fer dans la rhizosphère, une stratégie efficace pour limiter le développement des microorganismes pathogènes (**Cruz et al., 2023**).

Les souches BR7 et MR4 ont toutes deux exprimé une capacité à produire des polysaccharides extracellulaires (EPS), des composés clés impliqués dans la formation des biofilms. Toutefois, la souche BR7 s'est révélée être la plus productive en EPS, une caractéristique qui s'accompagne d'une croissance bactérienne plus élevée. Cette forte production d'EPS contribue non seulement à renforcer l'adhésion aux racines, mais aussi à améliorer la tolérance aux stress

abiotiques tels que la salinité et la sécheresse, favorisant ainsi une colonisation plus stable et efficace de la rhizosphère (Xiao et al., 2022).

Aucune des deux souches étudiées n'a présenté d'activité lipolytique sur le Tween 80, ce qui indique l'absence de production détectable de lipases extracellulaires. Ce résultat suggère que la dégradation des lipides complexes n'est probablement pas une voie métabolique majeure mobilisée par BR7 ou MR4 dans leur interaction avec l'environnement rhizosphérique.

Dans le contexte des PGPR, l'activité lipasique n'est pas systématiquement impliquée dans la promotion de la croissance végétale. Toutefois, certaines études ont montré que les lipases peuvent contribuer à la dégradation des parois lipidiques de champignons phytopathogènes ou à la modulation des signaux lipidiques dans le sol. Cette absence pourrait également refléter une spécificité écologique liée à leur niche d'origine, où la disponibilité des substrats lipidiques est limitée, rendant l'expression de lipases moins avantageuse sur le plan évolutif.

La croissance rapide de la souche *Bacillus pumilus* constitue un caractère bénéfique important lorsqu'elle est utilisée comme PGPR, car elle lui permet de coloniser rapidement la rhizosphère avant l'installation d'autres micro-organismes concurrents, y compris les pathogènes. Cette installation précoce favorise une compétition efficace pour les nutriments et la production de métabolites antimicrobiens (comme des antibiotiques ou des biosurfactants) qui limitent le développement des agents nuisibles. De plus, une croissance rapide permet à la bactérie de commencer plus tôt à produire des phytohormones (telles que les auxines et les cytokinines), à solubiliser le phosphore, à fixer l'azote, et à induire une meilleure tolérance au stress chez la plante hôte (Dobrzyński et al., 2022).

Malgré les traits fonctionnels intéressants observés in vitro, l'inoculation des graines de blé dur (variété WAHA) avec la souche BR7 n'a pas induit d'amélioration significative du taux de germination, aussi bien en conditions normales que sous stress salin (1 M NaCl). Les résultats obtenus indiquent que les pourcentages de germination dans les lots traités étaient comparables à ceux du témoin non inoculé, suggérant une absence d'effet statistiquement mesurable au stade précoce. Toutefois, le fait que la germination n'ait pas été inhibée par la souche témoigne d'une certaine compatibilité avec la plante hôte. Cette absence d'effet marqué pourrait s'expliquer par une colonisation inefficace de l'embryon, une expression tardive des mécanismes de promotion de croissance, ou encore par des conditions in vitro peu propices à l'activation des fonctions de BR7. Il est donc probable que les bénéfices potentiels de cette souche se manifestent à des

stades ultérieurs du développement, notamment en phase de croissance végétative (**Tanveer et al., 2021**), ce qui justifie la poursuite des évaluations en conditions de culture prolongée. Par ailleurs, bien que BR7 présente une tolérance élevée au sel en milieu de culture, cela ne garantit pas nécessairement une protection efficace des plantes contre le stress salin. En effet, la souche n'a peut-être pas activé suffisamment de mécanismes osmorégulateurs tels que la production de composés osmoprotecteurs (ex. : proline, glycine bêtaïne, trehalose) qui sont nécessaires pour contrer les effets délétères du sel sur les graines en germination (**Gowtham et al., 2022**).

L'inoculation bactérienne n'a pas induit d'effet significatif sur le nombre de racines formées, ni sur le développement de la partie aérienne, comparativement au témoin. Cette absence de différence notable pourrait indiquer que les bactéries testées, bien qu'ayant un certain potentiel phytostimulant, n'ont pas suffisamment activé les voies hormonales ou physiologiques nécessaires pour déclencher une réponse morphologique marquée. En particulier, la production d'auxines bactériennes, telles que l'acide indole acétique (AIA), peut parfois induire des réponses limitées, notamment en modulant la formation de racines latérales sans en améliorer la croissance ou la fonctionnalité (**Wang et al., 2023**).

Par ailleurs, l'absence d'augmentation du poids frais de la partie aérienne suggère une absence de stimulation globale de la croissance végétative. Cette situation pourrait s'expliquer par une redistribution interne des ressources, où l'énergie métabolique est mobilisée vers des ajustements souterrains sans réelle expression morphologique, ou encore par une inefficacité physiologique des racines nouvellement formées, en lien avec leur structure anatomique ou leur capacité d'absorption (**Du et al., 2024**). Comme l'indiquent également Schäfer et al. (**2022**), l'équilibre entre croissance racinaire et développement aérien dépend étroitement de la répartition des ressources et de la qualité fonctionnelle du système racinaire. Ainsi, les résultats obtenus ici reflètent probablement une réponse adaptative faible, sans bénéfice significatif sur la biomasse globale de la plante.

Par ailleurs, l'absence totale de germination en conditions salines (1 M NaCl) témoigne d'un effet osmotique sévère entravant à la fois l'imbibition des graines et le déclenchement des processus métaboliques nécessaires à la germination. Selon (**Kumar et al., 2022**), à des concentrations aussi élevées, le sel perturbe non seulement l'équilibre hydrique des cellules embryonnaires mais provoque également un stress oxydatif aigu, inhibant la division cellulaire dès les premières heures. Enfin, bien que certaines souches bactériennes tolérantes au sel puissent théoriquement atténuer ces effets par la production de composés osmoprotecteurs,

l'absence de développement observée ici suggère que les mécanismes osmorégulateurs potentiellement exprimés par la souche BR7 n'ont pas été suffisants pour contrer les effets toxiques d'une salinité aussi extrême, comme l'a montré **(Rojas-Tapias et al., 2021)** dans des conditions similaires.

Ces observations suggèrent que le potentiel bénéfique de BR7 pourrait s'exprimer principalement à des stades plus avancés du développement végétatif, lorsque la plante est capable d'établir une symbiose plus stable avec la bactérie. Une stratégie d'inoculation ciblée, ajustée aux stades phénologiques clés (ex. : post-levée ou début de croissance racinaire), pourrait être plus efficace pour exploiter les propriétés de cette souche.

CONCLUSION

Cette étude a mis en lumière la richesse fonctionnelle et écologique des deux souches bactériennes halotolérantes BR7 (*Bacillus pumilus*) et MR4 (*Pseudomonas cremoricolorata*), isolées de la rhizosphère de l'halophyte *Salsola tetrandra* dans la région de Bousaâda. Leur profil physiologique et biochimique différencié révèle des stratégies écophysiologiques complémentaires.

La souche BR7 se distingue par une tolérance au stress salin, la production d'acide indole-3-acétique (AIA), la solubilisation du phosphate inorganique, ainsi que par une activité enzymatique marquée (amylase, protéase, catalase). Elle produit également de l'HCN et des exopolysaccharides (EPS) et tolère certains composés chimiques toxiques, ce qui lui confère une aptitude particulière à survivre et agir dans des environnements hostiles. Ces caractéristiques suggèrent un rôle important dans l'amélioration de la fertilité des sols et la promotion de la croissance végétale, en particulier dans les zones arides et salinisées.

En revanche, MR4 se démarque par des traits fortement liés au biocontrôle, notamment la production de sidérophores et de l'acide cyanhydrique (HCN), de l'uréase et de la tyrosinase. Elle présente également une meilleure résistance à certains inhibiteurs chimiques, comme le cristal violet, probablement en lien avec sa structure de bactérie Gram négatif. Ces attributs renforcent son potentiel dans la lutte biologique contre les pathogènes du sol et dans la mobilisation de nutriments essentiels.

Malgré les propriétés prometteuses de la souche BR7, son inoculation sur les graines de blé dur (variété WAHA) n'a pas entraîné d'amélioration significative du taux de germination, que ce soit en conditions normales ou en présence d'un stress salin élevé (1 M NaCl). Ce résultat suggère que l'effet bénéfique de BR7 ne s'exprime pas nécessairement dès les premières étapes du développement végétal. Par ailleurs, les paramètres physiologiques mesurés — tels que la longueur des racines et des parties aériennes, le poids frais et le poids sec — n'ont pas non plus montré de différences significatives par rapport au témoin non inoculé. Cette absence d'effet notable sur la croissance initiale pourrait indiquer que la souche BR7 exerce une action différée, se manifestant potentiellement à des stades plus avancés du développement de la plante, notamment lors de la phase de croissance active ou en réponse à des stress prolongés.

Ces résultats invitent à une approche plus nuancée et dynamique dans l'utilisation des PGPR, prenant en compte les stades phénologiques de la plante, les conditions environnementales et la spécificité des interactions plante-microorganisme. Afin d'exploiter pleinement le potentiel

agronomique de ces souches, il est indispensable de poursuivre les investigations au-delà de la germination, notamment en conditions de serre et en plein champ, pour évaluer leur impact sur la croissance, la nutrition, la tolérance aux stress abiotiques, ainsi que sur la protection contre les pathogènes.

Ainsi, BR7 et MR4 représentent deux agents biologiques complémentaires aux mécanismes d'action distincts, prometteurs pour une agriculture durable, moins dépendante des intrants chimiques. Leur valorisation passe par une meilleure compréhension de leurs effets à long terme et dans des conditions agronomiques variées, ouvrant la voie à des stratégies d'inoculation ciblées, combinées et adaptées aux besoins réels des cultures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., & Meftah Kadmiri, I. (2021). Nitrogen fixing *Azotobacter* species as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in Microbiology*, 12, 354. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.00654>

Agbodjato, N. A., & Babalola, O. O. (2024). Promoting sustainable agriculture by exploiting plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve maize and cowpea crops. *PeerJ*, 12, e1683. <https://doi.org/10.7717/peerj.1683>

Ahmad, I., Pichtel, J., & Hayat, S. (Eds.). (2008). *Plant-bacteria interactions: Strategies and techniques to promote plant growth*. John Wiley & Sons.

Aisha, S., Ismail Khan, M., Chen, Y., Hu, B., & 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/10.1063/5.0030795>

Akhtar, M. S., & Siddiqui, Z. A. (2009). Use of plant growth-promoting rhizobacteria for the biocontrol of root-rot disease complex of chickpea. *Australasian Plant Pathology*, 38(1), 44–50. <https://doi.org/10.1071/AP08053>

Ali, M. A., Naveed, M., Mustafa, A., & Abbas, A. (2017). The good, the bad, and the ugly of rhizosphere microbiome. In V. Kumar, M. Kumar, S. Sharma, & R. Prasad (Eds.), *Probiotics and plant health* (pp. 253–290). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-3473-2_11

Ali, S., Bhat, R. A., & Babalola, S. B. (2023). HCN-producing PGPR: Mechanisms and applications in plant stress tolerance. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1101598. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1101598>

Alinia, F., Banjare, D., & Cruz, P. (2022). *Rhizobium* sp. lentil: Ammonia, IAA, siderophores, and HCN production. *Journal of Applied Microbiology*, 132(4), 2150–2162. <https://doi.org/10.1111/jam.15533>

Anayo, O. F., Peter, O. C., Nneji, U. G., Obinna, A., Scholastica, E. C., & Mistura, L. O. (2016). The beneficial roles of *Pseudomonas* in medicine, industries, and environment: *Pseudomonas aeruginosa*: An armory within (p. 97).

Ashrafuzzaman, M., Hossen, F. A., Ismail, M. R., Hoque, M. A., Islam, M. Z., Shahidullah, S. M., & Meon, S. (2009). Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for the enhancement of rice growth. *African Journal of Biotechnology*, 8(7), 1247–1252.

Bakker, P. A. H. M., Berendsen, R. L., Doornbos, R. F., Wntermans, P. C. A., & Pieterse, C. M. J. (2013). The rhizosphere revisited: Root microbiomics. *Frontiers in Plant Science*, 4, 165. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00165>

Barriuso, J., Solano, B. R., Fray, R. G., Cámara, M., Hartmann, A., & García-Manero, F. J. (2008). Transgenic tomato plants alter quorum sensing in plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant Biotechnology Journal*, 6(5), 442–452. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2008.00331.x>

Benhacene, Z., Messiad, I., & Bouhrem, S. (2016). Évaluation et taxonomie numérique des bactéries promotrices des plantes isolées de rhizosphère du *Capsicum annuum* [Mémoire de master, Université de Guelma].

Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J., & Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>

Bertrand, H., Plassard, C., Pinochet, X., Touraine, B., Normand, P., & Cleyet-Marel, J. C. (2000). Stimulation of the ionic transport system in *Brassica napus* by a plant growth-promoting rhizobacterium (*Achromobacter* sp). *Canadian Journal of Microbiology*, 46(3), 229–236. <https://doi.org/10.1139/w00-003>

Bogusz, D., & Franche, C. (2020). *Frankia* and the actinorhizal symbiosis. In M. Vivekanandan & C. Panneerselvam (Eds.), *Molecular aspects of plant beneficial microbes in agriculture* (pp. 367–380). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818469-1.00021-6>

Bouzigha, N., & Bouchiba, S. (2017). Diversité métabolique et physiologique de quelques souches d'actinomycètes [Mémoire de master, Université Frères Mentouri Constantine 1].

Castro-Sowinski, S., Herschkovitz, Y., Okon, Y., & Jurkevitch, E. (2007). Effects of inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria on resident rhizosphere microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 276(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.00838.x>.

Chaker, H. (2012). *Régulation de l'adaptation de la bactérie Pseudomonas aeruginosa à son hôte : implication des métabolites du tryptophane* [Thèse de doctorat, Université de Grenoble].

Charest, M. H., Beauchamp, C. J., & Antoun, H. (2005). Effects of the humic substances of de-inking paper sludge on the antagonism between two compost bacteria and *Pythium ultimum*. *FEMS Microbiology Ecology*, 52(2), 219–227. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.11.011>

Chen, L., Wu, F., Zhao, J., Li, M., & Qiu, G. (2024). Phosphate-solubilizing *Pseudomonas* and *Bacillus* combined with rock phosphates promote tomato growth and reduce bacterial canker disease. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1289466. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1289466>

Clémentine, L. (2013). *Étude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes au sein de la rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale* [Thèse de doctorat en sciences, Université de Bourgogne, France].

Craswell, E. (2021). *Environmental impacts of over-fertilization: soil degradation, water pollution and greenhouse gas emissions. International Journal of Agricultural Sustainability*, 19(2), 123–137.

Ding, Z., Ali, E. F., Almaroai, Y. A., Eissa, M. A., & Abeed, A. H. (2021). Effect of potassium solubilizing bacteria and humic acid on faba bean (*Vicia faba* L.) plants grown on sandy loam soils. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(1), 791–800. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00397-7>

Dimkpa, C. O., Merten, D., Svatos, A., Büchel, G., & Kothe, E. (2009). Metal-induced oxidative stress impacting plant growth in contaminated soil alleviated by microbial siderophores. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(1), 154–162. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.10.012>

Dobrzyński, J., Jakubowska, Z., & Dybek, B. (2022). Potential of *Bacillus pumilus* to directly promote plant growth. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1069053. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1069053>

Dodd, I. C., Zinovkina, N. Y., Safronova, V. I., & Belimov, A. A. (2010). Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Annals of Applied Biology*, 157(3), 361–379. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00439.x>

Dos Santos, R. M., Diaz, P. A. E., Lobo, L. L. B., & Rigobelo, E. C. (2020). Use of plant growth-promoting rhizobacteria in maize and sugarcane: Characteristics and applications. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 136. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00136>

Droge, B., Sanguin, H., Chamam, A., Mozar, M., Llauro, C., Panaud, O., et Wisniewski-Dyé, F. (2014). Plant root transcriptome profiling reveals a strain-dependent response during *Azospirillum*-rice cooperation. *Frontiers in Plant Science*, 5, 607. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00607>

Du, P., Zhu, Y.-H., Weiner, J., Sun, Z., Li, H., Feng, T., & Li, F.-M. (2024). Reduced root cortical tissue with increased xylem investment is associated with high wheat yields in Central China. *Plants*, 13(8), 1075. <https://doi.org/10.3390/plants13081075>

Egan, S., Thomas, T., & Kjelleberg, S. (2008). Unlocking the diversity and biotechnological potential of marine surface associated microbial communities. *Current Opinion in Microbiology*, 11(3), 219–225. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2008.05.001>

Etesami, H., Emami, S., & Alikhani, H. A. (2017). Potassium solubilizing bacteria (KSB): Mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects — A review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 17(4), 897–911. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400001>

Egamberdieva, D., Wirth, S. J., Alqarawi, A. A., Abd_Allah, E. F., & Hashem, A. (2017). Phytohormones and beneficial microbes: Essential components for plants to balance stress and fitness. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2104. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02104>

Franche, C., Lindström, K., & Elmerich, C. (2009). Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and Soil*, 321(1), 35–59. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9833-4>

Fravel, D. R. (1988). Role of antibiosis in the biocontrol of plant diseases. *Annual Review of Phytopathology*, 26(1), 75–91. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.26.090188.000451>

Freitas, F., Alves, V.D., Reis, M.A.M. (2011) – Advances in bacterial exopolysaccharides: from production to biotechnological applications. *Trends in Biotechnology*, 29(8), 388–398.

DOI: 10.1016/j.tibtech.2011.03.008

Fuentes-Ramírez, L. E., & Caballero-Mellado, J. (2006). Presence of *Pantoea citrea*, causal agent of pink disease, in pineapple fields in Mexico. *Plant Pathology*, 55(2), 294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01359.x>

Garrity, G. M. (2001). *Taxonomic outline of the prokaryotes*. In *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology*. <https://rebrand.ly/7eefbc>

Garrity, G. M., Brenner, D. J., Krieg, N. R., Staley, J. R., & Bergey's Manual Trust. (2005). *The Proteobacteria, Part C: The Alpha-, Beta-, Delta-, and Epsilonproteobacteria* (Vol. 2). Springer.

Ghodhbane-Gtari, F., Beauchemin, N., Bruce, D., Chain, P., Chen, A., Davenport, K. W., ... & Tisa, L. S. (2013). Draft genome sequence of *Frankia* sp. strain CN3, an atypical, noninfective (Nod–), ineffective (Fix–) isolate from *Coriaria nepalensis*. *Genome Announcements*, 1(2), e00085-13.

Gholami, A., Biyari, A., Gholipoor, M., & 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, 1263–1272.

Ghosh, A., Acharya, R., Shaw, S., & Gangopadhyay, D. (2024). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): A potential alternative tool for sustainable agriculture. In *Updates on Rhizobacteria*. IntechOpen. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.1004252>

Ghosh, A., Acharya, R., Shaw, S., & Gangopadhyay, D. (2025). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): A potential alternative tool for sustainable agriculture. In *Updates on Rhizobacteria*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.1004252>

Giri, B., Kapoor, R., Lata, A., & Mukerji, K. G. (2003). Preinoculation with arbuscular mycorrhizae helps *Acacia auriculiformis* in a degraded Indian wasteland soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 35, 193–204.

Girard, M., & Water, C. (2005). *Sol et environnements* (pp. 306–317). Junod.

Glick, B. R. (2003). Phytoremediation: Synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment. *Biotechnology Advances*, 21, 383–393.

Glick, B. R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: Mechanisms and applications. *Scientifica*, 2012, Article ID 963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>

Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2003). Le sol vivant: Bases de pédologie biologique des sols (pp. 5–6). Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.

Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H. S., & Patra, J. K. (2018). Revitalization of plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 206, 131–140.

Gowtham, H., Sreedhar, Y., & Reddy, M. (2022). Role of osmolytes in seed germination and early seedling development of cereals under salinity stress. *Journal of Plant Physiology*, 271, 153653.

Gray, E., & Smith, D. (2005). Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 395–412.

Granqvist, P., Sroufe, L. A., Dozier, M., Hesse, E., Steele, M., van IJzendoorn, M., ... & Duschinsky, R. (2017). Disorganized attachment in infancy: A review of the phenomenon and its implications for clinicians and policy-makers. *Attachment & Human Development*, 19(6), 534–558.

Gros, R. (2002). *Fonctionnement et qualité des sols soumis à des perturbations physiques et chimiques d'origines anthropiques: Réponses du sol, de la flore et de la microflore bactérienne tellurique* [Doctoral dissertation, Université de Savoie].

Gupta, R., Beg, Q. K., & Lorenz, P. (2002). Bacterial alkaline proteases: Molecular approaches and industrial applications. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 59(1), 15–32. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-0975-y>

Guler, M., & Ogutcu, H. (2024). Isolation and characterization of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) from rhizosphere of *Helianthus annuus* L. *International Journal of Agriculture, Environment and Food Sciences*, 8(2), 412–429. <https://doi.org/10.31015/jaefs.2024.2.16>

Hakim, S., Naqqash, T., Nawaz, M. S., Laraib, I., Siddique, M. J., Zia, R., & Imran, A. (2021). Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, Article 16. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.00016>

Hassen, A. I., Pierneef, R., Swanevelder, Z. H., & Bopape, F. L. (2020). Microbial and functional diversity of *Cyclopia intermedia* rhizosphere microbiome revealed by analysis of shotgun metagenomics sequence data. *Frontiers in Microbiology*, 11, Article 568271. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.568271>

Holt, R. A., & Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495–520. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002431>

Hossain, M. S., Akhtar, A., Hossain, M. H., Choudhury, M. P., & Islam, F. (2015). Goat husbandry practices in Southern region of Bangladesh. *Journal of Bioscience and Agriculture Research*, 5(2), 59–64. <https://doi.org/10.18801/jbar.050215.56>

Hugenholtz, P. (2002). Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome Biology*, 3(2), Reviews 0003. <https://doi.org/10.1186/gb-2002-3-2-reviews0003>

Idris, H. A., Bopape, F. L., & Sanger, L. K. (2016). Microbial inoculants as agents of growth promotion and abiotic stress tolerance in plants. In D. P. Singh, H. B. Singh, & R. Prabha (Eds.), *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity* (pp. 23–43). Springer India. <https://doi.org/10.1007/978-81-322-2647->

Kerbab, S. (2022). *Effets bénéfiques des bactéries halotolérantes isolées de la rhizosphère des halophytes sur la croissance du blé dur dans les sols salins* [Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1]. Laboratoire de Microbiologie Appliquée.

Khan, A. A., & Gupta, S. (2022). Phenol and dye tolerance of rhizobacteria: Implications for bioremediation and plant growth promotion. *Journal of Environmental Microbiology*, 24(2), 178–190. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01850-2>

Kloepper, J. W., Rodriguez-Ubana, R., Zehnder, G. W., Murphy, J. F., Sikora, E., & Beauchamp, C. J. (1992). A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 38(12), 1219–1232. <https://doi.org/10.1139/m92-202>

Kumar, A., Verma, J. P., & Singh, B. K. (2022). Salinity stress in plants and mitigating strategies using beneficial microbes: A review. *Rhizosphere*, 22, 100574. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100574>

Kuzmicheva, Y. V., Shaposhnikov, A. I., Petrova, S. N., Makarova, N. M., Tychinskaya, I. L., Puhalsky, J. V., ... & Belimov, A. A. (2017). Variety-specific relationships between effects of rhizobacteria on root exudation, growth and nutrient uptake of soybean. *Plant and Soil*, 419(1), 83–96. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3330-5>

Lemanceau, P. (1992). Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp. fluorescents. *Agronomie*, 12, 413–437. <https://doi.org/10.1051/agro:19920506> (ajout du DOI si disponible, sinon lien facultatif)

Lugtenberg, B. J. J., Chin-A-Woeng, T. F. C., & Bloemberg, G. V. (2002). Microbe–plant interactions: Principles and mechanisms. *Antonie van Leeuwenhoek*, 81(1–4), 373–383. <https://doi.org/10.1023/A:1020521810051>

Lugtenberg, B., & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, 63, 541–556. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>

Martens, E. C., Chiang, H. C., & Gordon, J. I. (2008). Mucosal glycan foraging enhances fitness and transmission of a saccharolytic human gut bacterial symbiont. *Cell*, 135(5), 1102–1113. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.10.017>

Martinez-Viveros, O., Jorquera, M. A., Crowley, D. E., Gajardo, G., & Mora, M. L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(3), 293–319. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162010000100006>

Meena, M., Swapnil, P., Divyanshu, K., Kumar, S., Tripathi, Y. N., Zehra, A., ... & Upadhyay, R. S. (2020). PGPR-mediated induction of systemic resistance and physiochemical alterations in plants against the pathogens: Current perspectives. *Journal of Basic Microbiology*, 60(10), 828–861. <https://doi.org/10.1002/jobm.202000204>

Mondal, S., & Baksi, S. (2022). Signalling of rhizosphere microbiomes: Benign and malignant borders. In N. K. Arora & B. Bouizgarne (Eds.), *Microbial biotechnology for sustainable agriculture* (Vol. 1, pp. 237–260). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-4843-4_7

Moenne-Loccoz, Y., Mini, A., Richard, R., Valente, J., Prigent-Combaret, C., & Le Gouis, J. (2019). Interactions racines × rhizobactéries et leur variabilité génétique chez le blé. *Sélectionneur Français*, (70), 87–93.

Moore, E. R., Tindall, B. J., Martins Dos Santos, V. A., Pieper, D. H., Ramos, J. L., & Palleroni, N. J. (2006). Nonmedical: *Pseudomonas*. In M. Dworkin et al. (Eds.), *The Prokaryotes* (Vol. 6, pp. 646–703). Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-30746-X_22

Moulin, L., Munive, A., Dreyfus, B., & Boivin-Masson, C. (2001). Nodulation of legumes by members of the β -subclass of Proteobacteria. *Nature*, 411(6840), 948–950. <https://doi.org/10.1038/35082070>

Nadji, W. (2017). *Effet de l'inoculation des céréales par les PGPR et les mycorhizes en condition de déficit hydrique* (Thèse de doctorat, Faculté des sciences de la nature et de la vie Constantine). 203 p.

Nagórska, K., Bikowski, M., & Obuchowski, M. (2007). Multicellular behaviour and production of a wide variety of toxic substances support usage of *Bacillus subtilis* as a powerful biocontrol agent. *Acta Biochimica Polonica*, 54(3), 495–508.

Narula, N., Kothe, E., & Behl, R. K. (2012). Role of root exudates in plant-microbe interactions. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 82(2), 122–130.

Nautiyal, C. S. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 170(1), 265–270. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x>

Nawaz, A., Shahbaz, M., Asadullah, Imran, A., Marghoob, M. U., Imtiaz, M., & Mubeen, F. (2020). Potential of salt tolerant PGPR in growth and yield augmentation of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions. *Frontiers in Microbiology*, 11, 2019. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.02019>

Nihorimbere, V., Ongena, M., Smargiassi, M., & Thonart, P. (2011). Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 15(2), 327–337.

Odelade, K. A., & Babalola, O. O. (2019). Bacteria, fungi and archaea domains in rhizospheric soil and their effects in enhancing agricultural productivity. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 16(20), 3873. <https://doi.org/10.3390/ijerph16203873>

Okon, Y., & Labandera-Gonzalez, C. A. (1994). Agronomic applications of *Azospirillum*—An evaluation of 20 years worldwide field inoculation. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(12), 1591–1601.

Pandey, A., Soccol, C. R., Selvakumar, P., & Soccol, V. T. (2000). Solid state fermentation for the production of industrial enzymes. *Current Science*, 77(1), 149–162.

Parmar, P., & Sindhu, S. S. (2013). Potassium solubilization by rhizosphere bacteria: Influence of nutritional and environmental conditions. *Journal of Microbiological Research*, 3(1), 25–31.

Patel, A., Sun, H., & Verma, S. (2023). Siderophore-mediated iron acquisition and plant–microbe interactions under stress conditions. *CABI Reviews*, 15, 1–15.

Patel, S., & Singh, R. (2023). Tyrosinase-producing rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance via melanin biosynthesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(5), 4567. <https://doi.org/10.3390/ijms24054567>

Patten, C. L., & Glick, B. R. (2002). Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of host plant root system. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(8), 3795–3801. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.8.3795-3801.2002>

Pierson, L. S., & Pierson, E. A. (2000). Microbial gossiping: Signaling in the rhizosphere. Auburn University Web Site.
<http://www.ag.auburn.edu/argentina/pdfmanuscripts/pierson2.pdf> (Accessed January 24, 2002)

Probanza, A., García, J. L., Palomino, M. R., Ramos, B., & Mañero, F. G. (2002). *Pinus pinea* L. seedling growth and bacterial rhizosphere structure after inoculation with PGPR *Bacillus* (B. licheniformis CECT 5106 and B. pumilus CECT 5105). *Applied Soil Ecology*, 20(2), 75–84.

Qureshi M, Ahmad Z, Akhtar N, Iqbal A, Mujeeb F, Shakir M. (2012). Role of phosphate solubilizing bacteria (psb) in enhancing P availability and promoting cotton growth. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 22(1), 204-210.

Rabhi, N. E. H. (2019). *Effet phytobénéfique de Pseudomonas knackmussii MLR6 isolée d'une halophyte Salsola tetrandra sur l'amélioration de l'halotolérance de Arabidopsis thaliana et du blé dur* [Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1]. Laboratoire de Microbiologie Appliquée.

Ramadan, E. M., AbdelHafez, A. A., Hassan, E. A., & Saber, F. M. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria and their potential for biocontrol of phytopathogens. *African Journal of Microbiology Research*, 10(15), 486–504.

Reyes Jaramillo, I. (2011, June 23). Dépendance mycorhizes arbusculaires (MA) de la rhizosphère : Le centre des communautés microbiologiques dynamiques du sol. Retrieved from <http://www.izt.uam.mx/newpage/contactos/reyesbio/Mykus/micorriza.pdf>

Rojas-Tapias, D., Bonilla, R., & Rivera, D. (2021). Inoculation with salt-tolerant PGPR strains enhances maize growth under saline stress via proline and trehalose accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 185, 104399. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104399>

Rodríguez, H., & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17(4–5), 319–339. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2)

Rozier, R. G., White, B. A., & Slade, G. D. (2017). Trends in oral diseases in the US population. *Journal of Dental Education*, 81(8), 97–109.

Rubio, E. J., Montecchia, M. S., Tosi, M., Cassán, F. D., Peticari, A., & Correa, O. S. (2013). Genotypic characterization of Azotobacteria isolated from Argentinean soils and plant-growth-promoting traits of selected strains with prospects for biofertilizer production. *The Scientific World Journal*, 2013.

Saharan, B. S., & Nehra, V. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria: A critical review. *Life Sciences and Medicine Research*, 21(1), 30.

Sahgal, M., & Johri, B. N. (2006). Taxonomy of Rhizobia: Current status. *Current Science*, 90, 488.

Salwan, R., & Sharma, V. (2020). Molecular and biotechnological aspects of secondary metabolites in actinobacteria. *Microbiological Research*, 231, 126374. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126374>

Salyers, A. A., Vercellotti, J. R., West, S. E., & Wilkins, T. D. (1977). Fermentation of mucins and plant polysaccharides by anaerobic bacteria from the human colon. *Applied and Environmental Microbiology*, 34(5), 529–533.

Sarris, P. F., Skandalis, N., Kokkinidis, M., & Panopoulos, N. J. (2010). In silico analysis reveals multiple putative type VI secretion systems and effector proteins in *Pseudomonas syringae* pathovars. *Molecular Plant Pathology*, 11(6), 795–804. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00645.x>

Schmidt, J. E., & Gaudin, A. C. (2018). What is the agronomic potential of biofertilizers for maize? A meta-analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(7), fty094. <https://doi.org/10.1093/femsec/fty094>

Sebihi, F. Z. (2016). *Effet PGPR des souches de Pseudomonas fluorescens isolées de la rhizosphère du blé cultivé dans la région de Constantine* [Thèse de doctorat non publiée]. Université des Frères Mentouri – Constantine, Algérie.

Singh, I. (2018). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and their various mechanisms for plant growth enhancement in stressful conditions: A review. *European Journal of Biological Research*, 8(4), 191–213.

Singh, P., & Patel, H. (2023). Urease-positive PGPR enhance nitrogen availability and suppress soilborne pathogens. *Applied Soil Biology*, 19(1), 45–59.
<https://doi.org/10.1016/j.asb.2022.103012>

Somers, E., Vanderleyden, J., & Srinivasan, M. (2004). Rhizosphere bacterial signaling: A love parade beneath our feet. *Critical Reviews in Microbiology*, 30(4), 205–240.
<https://doi.org/10.1080/10408410490520953>

Sturz, A. V., & 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\(03\)00087-4](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(03)00087-4)

Tanveer, M., Shahzad, B., & Ali, R. (2021). Salt tolerant PGPR enhance wheat seed germination and seedling growth under salinity stress. *Applied Soil Ecology*, 168, 104086.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104086>

Terré, S., Asch, F., Padham, J., Sikora, R. A., & Becker, M. (2007). Influence of root zone bacteria on root iron plaque formation in rice subjected to iron toxicity. In E. Tielkes (Ed.), *Utilisation of diversity in land use systems: Sustainable and organic approaches to meet human needs* (p. 446).

Trevors, J. T., & Van Elsas, J. D. (1997). Microbial interactions in soil. In J. D. Van Elsas, J. T. Trevors, & E. M. H. Wellington (Eds.), *Modern soil microbiology* (pp. 215–243). Marcel Dekker, Inc.

Ulloa-Ogaz, A. L., Muñoz-Castellanos, L. N., & Nevárez-Moorillón, G. V. (2015). Biocontrol of phytopathogens: antibiotic production as mechanism of control. In A. Méndez-Vilas (Ed.), *The battle against microbial pathogens: Basic science, technological advances and educational programs* (pp. 305–309). Formatex Research Center.

Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*, 255(2), 571–586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>

Vittorio, V., & Christoph, K. (2016). Signaling in the rhizosphere. *Trends in Plant Science*.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.005>

Voisard, C., Keel, C., Haas, D., & Défago, G. (1989). Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of tobacco under gnotobiotic conditions. *EMBO Journal*, 8(2), 351–358.

- Wang, F., Zhang, X., Zhang, S., Zhang, S., & Sun, Y. (2020). Interactions of microplastics and cadmium on plant growth and arbuscular mycorrhizal fungal communities in an agricultural soil. *Chemosphere*, 254, 126791. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126791>
- Wang, Q., De Gernier, H., Duan, X., Xie, Y., Geelen, D., Hayashi, K., ... Vanneste, S. (2023). GH3-mediated auxin inactivation attenuates multiple stages of lateral root development. *New Phytologist*, 240(5), 1900–1912. <https://doi.org/10.1111/nph.19284>
- Wang, X., Mavrodi, D. V., Ke, L., Mavrodi, O. V., Yang, M., Thomashow, L. S., ... & Zhang, J. (2015). Biocontrol and plant growth-promoting activity of rhizobacteria from Chinese fields with contaminated soils. *Microbial Biotechnology*, 8(3), 404–418. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12258>
- Whitman, W. B., et al. (2015). *Bergey's manual of systematics of archaea and bacteria*. WorldCat. <https://2h.ac/BwQI>
- Wood, S., Sebastian, K., & Scherr, S. J. (2000). *Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems*. Washington, DC: International Food Policy Research Institute and World Resources Institute.
- Xiao, Y., Wang, Q., & Zhao, L. (2022). Exopolysaccharides and biofilms in mitigating salinity stress: the biotechnological potential of halophilic and soil-inhabiting PGPR microorganisms. *Journal of Applied Microbiology*, 132(5), 2583–2599
- Yang, X., Liu, Y., & Wang, 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>
- Zhang, H., Kim, M. S., Sun, Y., Dowd, S. E., Shi, H., & Paré, P. W. (2008). Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(6), 737–744. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-6-0737>
- Zhang, Y., Li, X., & Chen, J. (2022). Mechanisms of PGPR mediated salt tolerance in plants: Role of antioxidant enzymes. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(1), 123–136. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10304-7>

ANNEXES

Annexe 1: Gélose d'amidon à 1 %.

Peptone----- 5g

Amidon 1%-----10g

Agar-agar ----- 15g

Eau distillée----- 1L

Annexe 2 : Gélose au lait écrémé

Peptone ----- 10 g

NaCl ----- 05 g

Extrait de levure ----- 03 g

Agar----- 20g

Eau distillée----- 1L

Lait écrémé ----- 10 %

Annexe 3 : Milieu de Sierra additionné de tween 80

Peptone----- 10 g

NaCl ----- 05 g

CaCl-1HO ----- 0.1 g

Eau distillée-----1L

Agar----- 18 g

Tween 80----- 10 ml

Annexe 4 : Gélose à la tyrosine

Peptone----- 05 g

Extrait de viande ----- 03 g

L-tyrosine ----- 05 g

Agar----- 20 g

Eau distillée----- 1L

Annexe 5 : Milieu pour production de EPS

Glucose----- 20g

Peptone----- 5g

NaCl ----- 5g

Agar----- 15g

Eau distillée----- 1L

Annexe 6 : Solution de PBS

NaCl ----- 8,0 g

KCl----- 0,2 g

Na₂HPO₄ ----- 1,44 g

KH₂PO₄----- 0,24 g

PH----- 7,4

Eau distillée----- 1L