



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية  
République Algérienne Démocratique et Populaire  
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique  
جامعة محمد البشير الإبراهيمي برج بوعريريج

Université Mohamed El Bachir El Ibrahim - B.B.A.

كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الأرض والكون

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre et de l'Univers

قسم العلوم البيولوجية.

Département des Sciences Biologiques



# Mémoire

En vue de l'obtention du Diplôme de Master

**Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie**

**Filière : Sciences biologiques**

**Spécialité : Microbiologie**

## Intitulé

*Rôles et effets bénéfiques des microorganismes PGPR*

**Présenté par :**

BAHLOULI Farida Lamia  
HAMIMID Zohra

**Devant le jury :**

**Président :** M<sup>me</sup> TAMINE Milouda

MAB (Université de Bordj Bou Arréridj)

**Examineur :** M<sup>me</sup> BOUGUERRA Asma

MCB (Université De Bordj Bou Arréridj)

**Encadreur :** Mr SADRATI Naouri

MCB (Université De Bordj Bou Arréridj)

**Année universitaire : 2020/2021**

## 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 **Mr. SADRATI Nouari** pour l'encadrement de ce travail, Nous remercions également tous les membres du jury ; **M<sup>me</sup> BOUGUERRA Asma** et **M<sup>me</sup> TAMINE Milouda** d'avoir accepté de juger ce travail.

Notre responsable **M<sup>me</sup> SOUAGUI Yasmina** et tous l'enseignants (es) qui ont contribués à notre formation chacun par son nom, à tous ces personnes nous remercions du fond du cœur.

# Sommaire

المخلص.....	I
Résumé .....	II
Liste des figures .....	III
Liste des tableaux .....	IV
Liste des abréviations .....	V
Introduction .....	1

## Revue bibliographique

### Revue bibliographique

1. Généralité sur la rhizosphère .....	2
1.2. La rhizosphère.....	2
2. Les rhizobactéries.....	3
2.1. Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes .....	4
2.2 Diversité taxonomique des PGPR .....	5
2.2.1 Proteobacteria .....	5
- Alphaproteobacteria.....	5
- Betaproteobacteria.....	6
- Gammaproteobacteria.....	6
2.2.2. Actinobacteria.....	7
2.2.3. Firmicutes.....	7
3. Mécanismes de promotion de la croissance des plantes.....	8
3. 1. Mécanismes directes .....	9
3.1.1. Faciliter de l'acquisition des ressources .....	9
a). La fixation de l'azote.....	9

b). Solubilisation des phosphates insolubles.....	9
3.1.2. Production de phytohormones.....	11
a) Cytokines.....	12
b) Gibbérellines.....	12
c) Auxines : Acide indole acétique (AIA).....	13
d) Ethylène et ACC ( aminocyclaparapane 1carboxylic acide) désaminas.....	14
e) Acide abscissique.....	15
f) production de sidérophore.....	16
3.2. Mécanismes indirectes.....	17
3.2.1 Antibiose.....	17
a) Production des antibiotiques.....	17
b) Production des enzymes lytiques.....	18
3.2.2. Production des VOCs (volatile organique compound).....	18
3.2.3. Induction de la résistance systémique.....	18
3.2.4. Compétition pour les nutriments.....	19
3.2.5. Production du cyanure d'hydrogène.....	20
4. Utilisation des PGPR dans l'agriculture.....	20
4.1. Biofertilisation.....	20
4.2. Phytoremédiation.....	21
4.3. Bioprotection ou phytostimulation.....	21
5- Modulation des effets du stress environnemental.....	23
5.1. Définition de la salinité.....	23
5.2. La tolérance des rhizobactéries vis-à-vis le stress salin.....	24
5.2.1. Les solutés compatibles.....	24

<b>6.3. La sécheresse.....</b>	<b>24</b>
<b>A- Echappement .....</b>	<b>25</b>
<b>B- Evitement de la déshydrations .....</b>	<b>25</b>
<b>C- Tolérance a la déshydratation/ survie.....</b>	<b>26</b>
<b>Conclusion .....</b>	<b>28</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>29</b>

## Résumé

Certaines bactéries provenant du sol sont reconnues pour posséder certaines caractéristiques bénéfiques pour les plantes tant au niveau de l'augmentation de la croissance qu'au niveau du contrôle des pathogènes. Plusieurs genres bactériens sont reconnus pour être capables d'aider la croissance des plantes et sont regroupés sous le nom PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Les PGPR peuvent influencer la croissance des plantes de façon directe ou indirecte. Les mécanismes impliqués directement sont la sécrétion d'hormones (auxines, gibbérellines, cytokines, etc.) ou en facilitant l'absorption de nutriments (fixation d'azote, solubilisation de phosphate). Indirectement, les PGPR peuvent aider la croissance des plantes *via* la sécrétion d'antibiotiques ou d'enzymes limitant les phytopathogènes.

Les rhizobactéries sont capables de s'adapter à des conditions défavorables comme la forte salinité, et la sécheresse et d'améliorer la croissance des plantes *via* l'accumulation de solutés, comme « solutés compatibles, accélération de la vitesse de croissance, raccourcissement de la période végétative, floraison précoce, amélioration des réductions des pertes en eau, augmentation des capacités photosynthétiques, diminution de la sensibilité des plantes *via* réduction de l'éthylène in *planta*, activation des mécanismes d'osmo-protection et amélioration de la survie (via accumulation de tréhalose).

Les PGPR sont également très intéressants pour l'utilisation dans l'agriculture comme biofertilisants, biopesticides et dans la bioremédiation.

**Mots clés :** biofertilisants, PGPR, phytohormones, salinité, sécheresse.

## ملخص

من المعروف أن بعض بكتيريا التربة لها خصائص مفيدة معينة للنباتات من حيث زيادة النمو ومراقبة مسببات الأمراض. العديد من الأصناف البكتيرية قادرة على المساعدة في نمو النبات و المعروفة باسم (PGPR) .

PGPR يمكن ان تؤثر على نمو النباتات بطريق مباشرة او غير مباشرة. الاليات المباشرة تتمثل في إفراز الهرمونات (الأكسينات ، الجبرلين ، السيبتوكينات ، إلخ) أو عن طريق تسهيل امتصاص العناصر الغذائية (تثبيت النيتروجين ، إذابة الفوسفات). أما الشكل غير المباشر، PGPR تساعد نمو النباتات عن طريق إفراز المضادات الحيوية أو الإنزيمات التي تحد من مسببات الأمراض النباتية.

بكتيريا الارض لها القدرة على التأقلم في ظروف عيش ملائمة مثل الملوحة العالية و الجفاف و القدرة على مساعدة نمو النباتات من خلال استهلاك محلولات التوافق وزيادة سرعة النمو و تقصير المدة النباتية ، الازهار المبكر، تحسين الحد من ضياع الماء ، زيادة القدرة على التركيب الضوئي ، نقصان الحساسية للنباتات عبر التخفيض من ethylène لدى النباتات تنشيط الوظائف الحماية ضد الجفاف، تحسين العيش (من خلال استهلاك السكر الثلاثي).

PGPR أيضا جد مهمة للاستعمال الزراعي كأسمدة حيوية أو مبيدات حيوية والمعالجة البيولوجية .

الكلمات المفتاحية: PGPR ، الهرمونات النباتية ، الجفاف ، الملوحة ، الأسمدة الحيوية.

## **Abstract**

Some soil bacteria are known to have certain characteristics that are beneficial to plants both in terms of increasing growth and controlling pathogens. Several bacterial genera are known to be able to aid plant growth and are grouped under the name PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). PGPRs can influence plant growth either directly or indirectly. The mechanisms directly involved are the secretion of hormones (auxins, gibberellins, cytokines, etc.) or by facilitating the absorption of nutrients (nitrogen fixation, phosphate solubilization). Indirectly, PGPRs can aid plant growth via the secretion of antibiotics or phytopathogen-limiting enzymes.

Rhizobacteria are able to adapt to adverse conditions such as high salinity, and drought and improve plant growth through the accumulation of solutes, such as "compatible solutes, acceleration of growth rate, shortening of plant growth. vegetative period, early flowering, improved reductions in water loss, increased photosynthetic capacities, decreased plant sensitivity via reduction of ethylene in planta, activation of osmo-protection mechanisms and improved survival (via accumulation of trehalose ).

PGPRs are also of great interest for use in agriculture as biofertilizers, biopesticides and in bioremediation.

**Keywords:** biofertilizers, PGPR, phytohormones, salinity, drought.

## **Liste des figures**

<b>Figure 01</b> : Structure racinaire au niveau de la rhizosphère.....	2
<b>Figure 02</b> : PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique.....	7
<b>Figure 03</b> : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR.....	8
<b>Figure 04</b> : Mécanismes d'actions des bactéries solubilisant les phosphates.....	11
<b>Figure 05</b> : Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale.	14
<b>Figure 06</b> : Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique.....	16
<b>Figure 07</b> : Fonction biologique des sidérophores.....	17

## **Liste des tableaux**

<b>Tableau 01</b> : Classification des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes contrôlées par les PGPR.....	22
--	----

## **Liste des abréviations**

**ACC** : Aminocyclaparapane 1 Carboxylic Acide

**AIA** : Acide Indole Acétique

**APX** : Ascorbate PeroXidase

**B** : Blé.

**CAT** : CATalase

**ET** : éthylène.

**H** : Haricot

**HCN** : Cyanure d'Hydrogène.

**JA** : Acide Jasmonique.

**M**: Maïs.

**P**: Phosphate.

**PGP**: Plant Growth promotion.

**PGPR**: Plant Growth Promoting Rhizobacteria.

**PSB**: Phosphate Solubilizing Bacteria.

**R**: Riz.

**RSA** : Résistance Systémique Acquise.

**RSI** : Résistance Systémique Induite.

**S**: Soja.

**SOD** : SuperOxyde Dismutase.

**VOCs** : Volatile Organique Compound.

# *Introduction*

## Introduction

La rhizosphère est la zone de sol qui est sous l'influence des exsudats racinaires. Dans cette zone se trouve un groupe particulier de bactéries, les rhizobactéries. Ces dernières sont capables de se multiplier et de rivaliser avec les autres microorganismes pour occuper cette zone riche en éléments nutritifs. L'association, le rôle et les effets que les rhizobactéries exercent sur la plante sont fonction du succès de leur établissement dans la rhizosphère. Elles peuvent avoir un effet positif, négatif ou neutre sur la croissance des plantes.

Près de 5% des rhizobactéries favorisent la croissance des plantes et les protègent contre les agents pathogènes telles les bactéries, les champignons (Suslow 1982 ; Weller 1988) et les nématodes (Kloepper et al., 1992). L'inoculation des semences avec ces rhizobactéries se traduit généralement par des accroissements de rendement d'environ 10 à 30% (Suslow, 1982). Ces rhizobactéries appartiennent à différents groupes taxonomiques de bactéries. Elles ont été regroupées sous le nom de rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes.

Les PGPR stimulent directement la croissance de des rhizobactéries en augmentant le prélèvement des éléments nutritifs du sol, en induisant et en produisant des régulateurs de croissance végétale et en activant les mécanismes de résistance induite chez les végétaux. Les PGPR stimulent indirectement la croissance des végétaux par leur effet antagoniste sur la microflore qui leur est néfaste, en transformant les métabolites toxiques et en stimulant la nodulation des légumineuses par les rhizobia.

Les PGPR sont très intéressantes pour l'application en agriculture comme biofertilisants et biopesticides et en phytoremédiation (Berg, 2009). La mise au point des formulation des PGPR est très importante afin d'augmenter leur efficacité d'utilisation (Zahir et al., 2004).

Vue l'importance des PGPR, ce travail est principalement basé sur une recherche bibliographique sur l'action bénéfique de ces bactéries sur les plantes en stimulant sa croissance et/ou la protégeant contre des infections par des agents phytopathogènes par deux manières direct ou indirect et le mécanisme de déroulement.

# *Revue bibliographique*

# 1. Généralités sur la rhizosphère

## 1.1. Le sol

Le sol est représenté la partie superficielle de l'écorce terrestre, plus ou moins tendre et friable, qui le résultat de l'action conjuguée des altérations des roches mères du sous-sol et de la décomposition de la matière organique sous l'effet de divers facteurs (climatiques ; nature de la roche mère ; activité biologique ...) (Bouras, 2014).

Le sol est un milieu vivant de composé de nombreux microorganismes, essentiellement hétérotrophe (Lepinay, 2013), c'est un réservoir important de microorganismes. Il renferme une microflore complexe et variée qui joue des rôles essentiels pour l'écosystème tellurique et les organismes supérieurs du sol. Les plantes bénéficient des effets directs et /ou indirects des microorganismes en particulier ceux de la flore rhizosphérique.

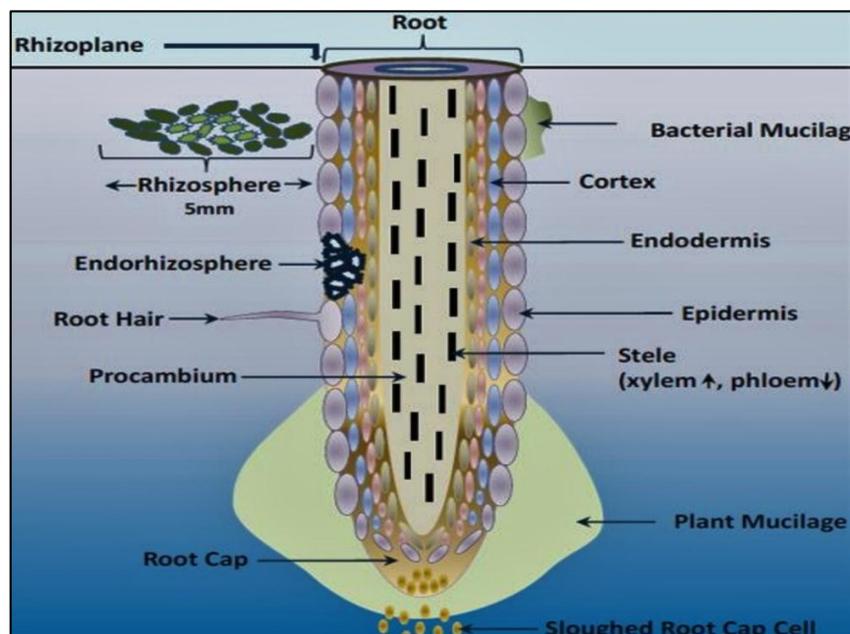


Figure 01 : Structure racinaire au niveau de la rhizosphère (Maier et *al.*, 2000)

## 1.2. La rhizosphère

La rhizosphère est le volume du sol influencé par les racines. On distingue en générale le rhizoplan qui est l'interface racine/sol et le sol rhizosphérique situé au voisinage immédiat de la racine et soumis à son influence. Elle est le lieu des échanges entre sol, racines, microorganismes et faune associée. Ces échanges, intenses, se traduisent par des flux bidirectionnels d'eau et de nutriments (Lynch, 1990). La plante y mobilise l'eau et les éléments minéraux nécessaires à son développement et à sa croissance. Dans

la rhizosphère jusqu' à 30% des composés photo-synthétisés par la plante sont remis à la disposition des microorganismes qui y vivent par le biais d'un phénomène appelé exsudation racinaire. Ces exsudats racinaires incluent une grande quantité d'acides organiques et de sucres ainsi que des composés organiques complexes. Ils sont transformés en biomasse microbienne ou réoxydés en CO<sub>2</sub>. La richesse de la rhizosphère en sucres, en aminoacides, en acides organiques, en iso flavonoïdes, en régulateurs de croissances et en enzymes libérées par la plante, rend ce microenvironnement un site d'une remarquable activité biologique et d'une richesse naturelle en vers de terre, nématodes, protozoaires, champignons, algues et bactéries (Paul et Clark, 1996).

La rhizosphère est un environnement écologique remarquable colonisé par de nombreux microorganismes. Les communautés distinctes des microorganismes sont associées aux systèmes racinaires de toutes les plantes supérieures (Khalid et *al.*, 2006). Ces êtres vivants sont requis dans le processus de la décomposition et le recyclage des nutriments dans la rhizosphère (Germida et *al.*, 1998). Par ailleurs, la communauté microbienne joue un rôle notable dans l'amélioration et la stabilisation de la structure du sol. Plusieurs études ont montré que l'agrégation et la stabilité d'un sol dépend de sa nature et de sa contenance en matière organique (Elustondo et *al.*, 1990). La matière organique produite par les racines a un effet direct sur la stabilisation des agrégats du sol et indirect sur la stimulation des activités microbiennes de la rhizosphère (Angers et Mehuys, 1989). Les communautés microbiennes jouent un rôle significatif dans l'état de santé des plantes, certaines sont nuisibles, d'autres sont bénéfiques (symbioses) ou non, voire délétères (pathogénie) sont observées entre plantes, bactéries et champignons du sol.

## **2. Les rhizobactéries**

Un grand nombre de microorganismes vivent dans le sol. On compte les virus, les bactéries, les champignons, les protozoaires et les algues (Paul et Clark, 1996). Les bactéries sont les organismes les plus nombreux et représentent en moyenne  $6 \cdot 10^8$  cellules par gramme de sol et un poids de 10000 Kg /ha équivalant à 5% du poids sec des composés organiques du sol. L'abondance des bactéries dans le sol s'explique par leur multiplication rapide et leur capacité à utiliser une grande variété de substrats comme sources d'énergies et d'élément nutritifs (Glick, 1995). On définit alors les bactéries associées aux racines des plantes comme les rhizobactéries. Celles- ci sont généralement des souches très compétitives capables de coloniser le système racinaire riche en éléments nutritifs, tout au long du cycle de développement de la plante (Kloepper, 1993). Si la plante libère des composés organiques, à l'inverse elle prélève de l'eau et des éléments minéraux indispensables à son métabolisme. Les échanges entre la plante et le sol sont influencés par les rhizobactéries et ce d'autant plus que leur densité et leur activité sont élevées. Les rhizobactéries sont des hétérotrophes typiques, elles nécessitent donc des composés organiques comme

source d'énergie. Leurs besoins sont entièrement comblés à l'intérieure même de la rhizosphère. Les rhizobactéries utilisent en effet de nombreux substrats provenant de la plante : les cellules corticales et épidermales qui se détachent, les polysaccharides du mucilage racinaire, les sucres et les acides aminés et organiques des exsudats racinaires, etc. (Campbell et Greaves, 1990).

Ces rhizobactéries sont considérées comme des concurrents microbiens efficaces dans la zone racinaire. L'effet visible des associations plante-microbe sur la croissance de plantes peut être positif, neutre, ou négatif. Certaines bactéries inhibent la croissance alors que d'autres la stimulent. Ces dernières sont souvent mentionnées comme des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (Plant Growth Promoting Rhizobacteria : PGPR) (Kloepper et *al.*, 1989 ; Zahir et *al.*, 2004). Au cours des dernières décennies, un nombre très important de bactéries ont montré une capacité d'améliorer la croissance de la plante (Kloepper, 1992 ; Glick, 1995).

## **2.1 Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes**

Les rhizobactéries est un groupe important de communautés bactériennes qui exercent des effets bénéfiques sur la croissance des plantes lors de la colonisation des racines ont tout d'abord été définies par Kloepper et Schroth (1978) et quantifiées comme des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR). Ces bactéries vivantes librement et colonisant les racines, lorsqu'elles sont appliquées à des graines ou à des racines, améliorent la croissance de la plante, réduisent les dommages causés par les phytopathogènes et confèrent une résistance contre les stress abiotique (Kloepper et *al.*, 1991).

Plusieurs études sur la relation PGPR-amélioration de l'absorption des nutriments ont conclu que l'application des inoculations bactériennes améliore considérablement l'absorption de N, P, K (Amir et *al.*, 2005). Fondamentalement, les PGPR sont définies par trois caractéristiques intrinsèques (Barea et *al.*, 2005) :

- 1) elles doivent pouvoir coloniser la racine.
- 2) elles doivent survivre et se multiplier dans les macrohabitats associés à la surface des racines, en concurrence avec d'autres microbiotes.
- 3) elles doivent favoriser la croissance des plantes (Niranjana et Hariprasad, 2014).

## **2.2 Diversité taxonomique des PGPR**

Au cours des dernières années, le nombre de PGPR identifiées a augmenté d'une façon significative, principalement puisque le rôle de la rhizosphère comme écosystème a gagné de l'importance dans le fonctionnement de la biosphère et que les mécanismes d'action des PGPR ont été suffisamment étudiés.

Ces microorganismes cultivables, présentant une diversité de genres et d'espèces, appartiennent majoritairement aux quatre phyla suivants : proteobacteries, firmicutes, actinobacteries (Hugenholtz, 2002).

Actuellement, de nombreux genres bactériens incluent les PGPR, révélant des taxons très divers (Kloepper, 1992) :

### **2.2.1 *Proteobacteria***

Le phylum de *Proteobacteria* comprend trois classes :

#### **-*Alphaproteobacteria***

Les *Alphaproteobacteria* ressemble la majorité des protéobactéries capables de se développer même si la quantité de nutriments disponibles est très faible. Les PGPR appartenant à cette classe sont les *Rhizobia*, d'abord classés par leur capacité à fixer l'azote et à produire des nodules au niveau du système racinaire des plantes. Ces souches peuvent se comporter comme des PGPR quand elles colonisent les racines des plantes légumineuses dans une relation spécifique. En effet, le genre *Rhizobium* comprend des souches PGPR, qui sont ensuite identifiées comme de nouveaux genres : *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et *Mesorhizobium* (Sawada et al., 2003).

Le genre *Gluconacetobacter* de la famille des *Acetobacteraceae* composé de bactéries endophytes obligatoires colonisant les racines, les tiges et les feuilles de la canne à sucre (Tejera et al., 2003). Les espèces du genre *Azospirillum* décrites dans la famille de *Rhodospirillaceae* sont considérées comme promoteurs de la croissance des plantes. Les souches appartenant à ce genre se produisent sous forme de cellules libres dans le sol ou associées aux racines, tiges, feuilles et graines des céréales et des graminées fourragères principalement (Baldani et al., 2005).

#### **- *Betaproteobacteria***

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 omniprésents (Moulin et al., 2001).

### **- Gammaproteobacteria**

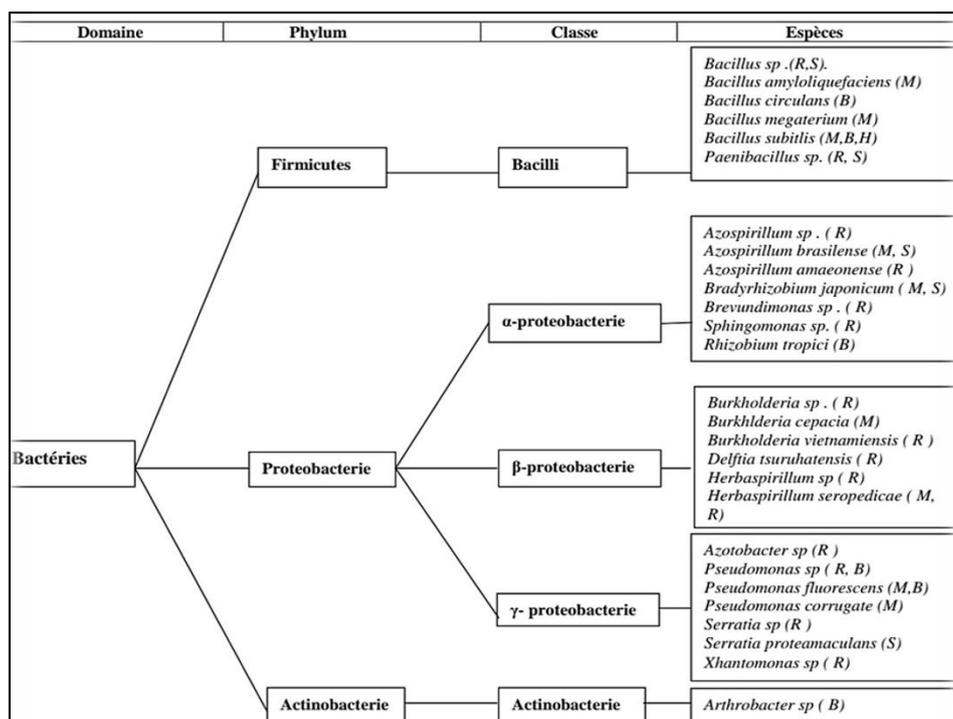
C'est la classe de bactéries la plus nombreuse, et comprennent des microorganismes très diversifiés sur le plan physiologique. La famille des *Pseudomonaceae* comprend le genre *Azotobacter*. Ce genre est composé de bactéries qui favorisent la croissance des plantes à cause de sa capacité de fixer l'azote et ne produisant pas de nodules (Sturz et Christie, 2003). Cette famille comprend également le genre *Pseudomonas*. Ce dernier est l'un des microorganismes à Gram négatif le plus présent et le plus abondant dans la rhizosphère. L'activité PGPR de certaines espèces appartenant à ce genre est connue depuis de nombreuses années. Cette activité a fait l'objet de nombreuses recherches et résulte d'une cascade de mécanismes. Les genres bactériens inclus dans la famille des *Enterobacteriaceae* et assurant la fonction de PGPR sont *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*, *Kluyvera*, *Pantoea* et *Serratia* (Garrity et al., 2005).

#### **2.2.2. Firmicutes**

Dans ce phylum, *Bacillus* est le genre le plus prédominant. Ils représente environ 95% de la flore isolée. Ce sont des bacilles à Gram positif, isolés ou en chaînes, capables de sporuler, en général mobiles (quelques variantes sont immobiles ex. *Bacillus anthracis*) (Cherif, 2014). Ce sont des bactéries aérobies ou aréo-anaérobies facultatives formant des endospores. Depuis la découverte de la bactérie, en 1913, la possession d'une spore a été utilisée comme une clé dans la classification. Les caractéristiques distinctives entre les membres du genre *Bacillus* et les autres bacilles sporulant sont : la nature du type respiratoire, aérobie stricte ou facultative, la forme bacillaire et la production de la catalase.

#### **2.2.3. Actinobacteria**

Dans le phylum des *Actinobacteria* le genre *Frankia* est un microorganisme fixateur symbiotique d'azote. Cette capacité est une caractéristique de ce genre. Ces bactéries sont associées à des plantes actinorhiziennes pionnier de la colonisation des sols pauvres ou dégradés. D'autres *Actinobacteria* sont également des promoteurs de croissance des plantes mais ne participent pas à la symbiose. Ils appartiennent aux genres *Arthrobacter*, *Micrococcus* (Gray et Smith, 2005), *Curtobacterium* (Barriuso et al., 2005) et *Streptomyces* (Siddiqui et Mahmood, 1999).



**Figure 02 :** PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique (Pérez-Montano et al., 2014). M : maïs, R, riz, B : Blé, S : soja, H : Haricot.

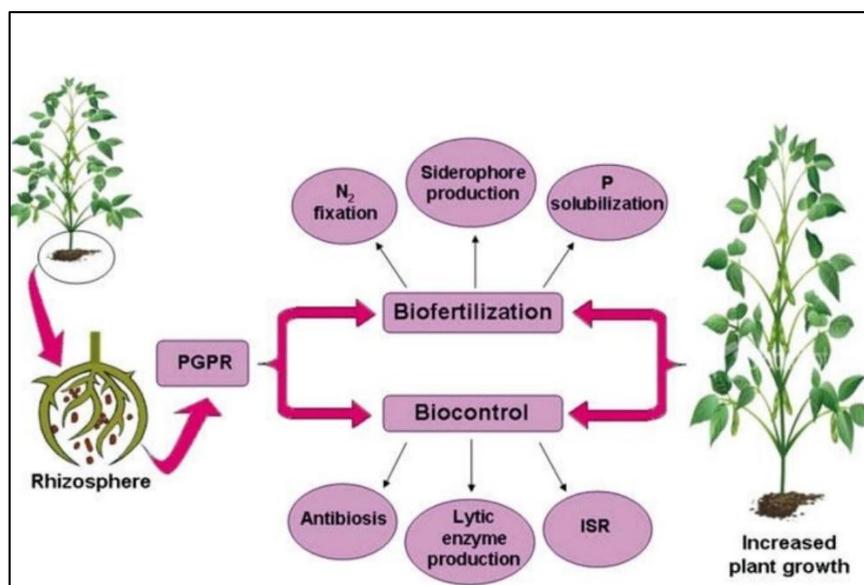
### 3. Mécanismes de promotion de la croissance des plantes

Diverses souches de PGPR ont été utilisés avec succès pour les inoculations des cultures celles-ci comprennent les membres bactériens des genres *Azospirillum* (Cassan et al., 2008), *Bacillus* (Jacobsen et al., 2004), *Pseudomonas* (Loper et al., 2007), *Rhizobium* (Long, 2001).

Ces bactéries sont connues pour s'associer avec les racines de blé, les graminées tropicales, le maïs, et d'autres céréales (Lindberg et Granhall, 1984 ; Okon et hadar, 1987). Les *Azospirillum* spp. Ont été identifiés principalement comme bactéries de la rhizosphère, et leur mécanisme de coloniser la rhizosphère a été étudié par divers chercheurs (Steenhoudt et Vanderleyden, 2000). L'association entre les plantes et les bactéries bénéfiques montrent une réponse protectrice sous des conditions restrictives de l'environnement. Le blé soumis au stress salin a montré une croissance plus forte lorsqu'il est inoculé avec *Azospirillum*, par rapport aux plantes non-inoculées. Cet effet favorable peut être appliqué directement ou indirectement sur la physiologie des plantes. La production des métabolites microbiens comme les polysaccharides modifie la structure du sol et présente un effet positif sur les plantes cultivées en stress hydrique.

L'inoculation peut favoriser l'allongement de la racine (Dobbelaere et al., 1999), le développement des racines latérales et adventives (Creus et al., 2005 ; Molina-Favero et al,2008), les poils absorbants

(Hadas et Okon, 1987) et la ramification des poils racinaires (Jain et Patriquin, 1985). Ces réponses de développement de la morphologie racinaire sont déclenchées par des phytohormones synthétisées par les rhizobactéries.



**Figure 03** : Promotion de la croissance des plantes par les PGPR (Khan *et al.*, 2009).

### 3.1. Mécanismes directs

#### 3.1.1. Faciliter de l'acquisition des ressources

##### a). La fixation de l'azote

L'azote se trouve fréquemment sous forme gazeuse (N<sub>2</sub>) inaccessible aux animaux et aux plantes ou aucune espèce végétale n'est capable de fixer l'azote atmosphérique et de l'utiliser directement pour sa croissance (Pujic et Normand ,2009 ; Arora *et al.* , 2012). Les PGPR les plus connus pour leur rôle de stimulation des plantes grâce à leur capacité de fixer l'azote atmosphérique sont : *Azoarcus* sp., *Burkholderia* sp., *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Herbaspirillum* ; *Azotobacter Paenibacillus* , qui transforment l'azote atmosphérique en ammoniac en utilisant un système enzymatique .

La rhizobie est un vaste groupe de rhizobactéries qui ont la capacité d'établir des interactions symbiotiques par la colonisation et la formation des nodules racinaires, dans lesquelles l'azote est fixé et transformé en ammoniac puis rapidement en nitrate pour le rendre disponible à leur l'hôte. La bactérie entre d'abord dans la racine et plus tard sur les nodules dans lesquelles se produit la fixation de l'azote (Munes et Mulugeta.2013).

## b). Solubilisation des phosphates insolubles

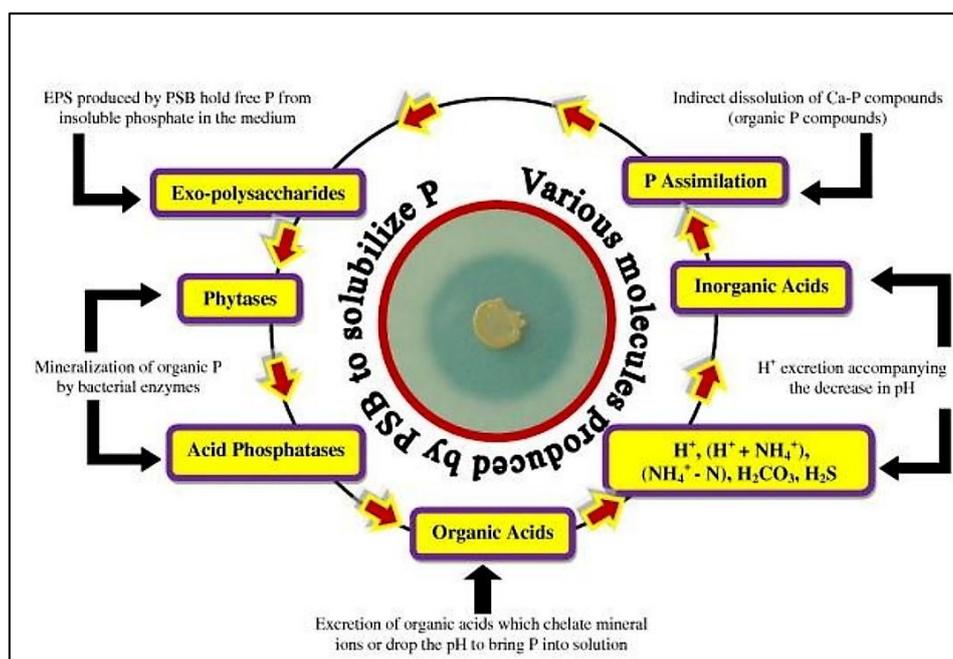
L'amélioration de la fertilité du sol est l'une des stratégies les plus communes pour augmenter la production agricole. En plus de la fixation biologique de l'azote, la solubilisation des phosphates est également importante. Le phosphate (P) est un macronutriment essentiel pour la croissance et le développement des plantes mais aussi un important élément nutritif limitant cette croissance.

Contrairement à l'azote, il n'existe pas de source biologiquement disponible (Ezawa et al., 2002). Même dans les sols riches la plupart du phosphore n'est pas disponible pour les plantes, une grande quantité se trouve sous forme insoluble. Les bactéries solubilisant le phosphate PSB (Phosphate Solubilizing Bacteria) sont fréquentes dans la rhizosphère et peuvent être utilisées pour résoudre ce problème (Vessey, 2003). Les microorganismes permettent la disponibilité du P pour les plantes par minéralisation du P organique du sol et par solubilisation des phosphates précipités (Kucey et al., 1989 ; Pradhan et Sukla, 2005). La capacité de quelques micro-organismes à convertir le phosphore insoluble en forme accessible est un trait important pour les PGPR. Les bactéries rhizosphériques solubilisant le phosphate pourraient être une source prometteuse comme agent biofertilisant dans l'agriculture (Sharma et al., 2007).

Le principal mécanisme de solubilisation des phosphates est la production d'acides organiques. Les acides gluconiques et 2-cétogluconique sont les plus fréquemment rencontrés. Les acides glycolique, oxalique, malonique et succinique, ont également été identifiés. Certaines souches sont capables de produire en plus des mélanges d'acide lactique, isovalérique, isobutyrique et acétique. La libération de ces acides mobilisant le phosphore par l'intermédiaire d'interaction ioniques avec les cations du sel de phosphate conduit à l'acidification des cellules microbiennes et de leur environnement et par conséquent la libération du phosphate sous forme ionique. La libération des groupements phosphate liés à la matière organique est assurée par l'action des phosphates (Kumar et Narula 1999 ; Whitelaw, 2000 ; Gyaneshwar et al., 2002).

Parmi les communautés bactériennes du sol, les espèces de *Bacillus*, *Enterobacter*, *Erwinia* et *Pseudomonas* sp. (Subbaro, 1988 ; Kucey et al., 1989). *B. megaterium*, *Polymixa*, *Circulans*, *Coagulans*, *Subtilis*, *Sircalmous* sont les plus performantes (Podile et Kishore, 2006) dans la solubilisation des phosphates. Celle-ci permet à *B. megaterium*, par exemple, d'améliorer le nombre et le poids sec de nodules, le rendement des composants, la disponibilité et l'absorption des nutriments des cultures du soja (Son et al., 2006 ; Sharma et al., 2007). Ainsi, la co-inoculation de *Bacillus* spp. avec d'autres souches PGPR réduit la demande de phosphore par 50% sans affecter le rendement du maïs (Yazdani et al., 2009). L'inoculation par *B. megaterium* solubilisant les phosphates améliore les rendements de la canne à sucre de 12,6% (Sundra et al., 2002). Les PSB sont communes dans la rhizosphère des plantes cultivées, et quelques exemples d'associations bénéfiques comprennent *B. megaterium* et les pois chiches (Elkoca et al., 2008), *B.*

*licheniformis*, *B.megaterium* et le blé et les épinards (Cakmakci et al., 2007), *Pantoea agglomerans* et la tomate (Kim et al., 1998), *Pseudomonas chlororaphis*, *P. putida* et le soja (Cattelan et al., 1999), *Avena sativa* et les souches PGPR isolées de la rhizosphère de fourrage (Wenxing et al., 2008), *Serratia marcescens*, *Pseudomonas* sp et le maïs (Hameeda et al., 2008).



**Figure 04 :** Mécanismes d’actions des bactéries solubilisant les phosphates (Khan et al., 2009)

### 3.1.2. Production de phytohormones

Plusieurs étapes de la croissance et du développement de plantes telles que l’élargissement et la division cellulaire, la différenciation tissulaire, et la dominance apicale sont régulées par des hormones. De nombreuses phytohormones sont produites par les PGPR. Bien que le rôle de la biosynthèse de ces phytohormones par ces micro-organismes ne soit pas entièrement expliqué, il est à noter que les mécanismes directs des PGPR sur la croissance des plantes comprennent la production d’hormones telles que les auxines, les cytokinines, les acides gibbérelliques et l’abaissement du taux d’éthylène chez les plantes (Costacurta et Vanderleyden 1995 ; Glik, 1995 ; Lucy et al., 2004).

Les régulateurs de croissance des végétaux sont les substances qui influencent les processus physiologiques de la plante à de très faibles concentrations et modifient ou contrôlent un ou plusieurs événements spécifiques du métabolisme d’une plante. Les hormones végétales sont des messagers chimiques affectant la capacité de la plante à réagir à son environnement sans compter qu’elles jouent un rôle important dans la réponse de la plante aux stress biotiques et abiotiques. De nombreux travaux indiquent que l’utilisation des hormones en tant que molécules signal ne sont pas destinées seulement aux

plantes mais participent également à la communication entre les bactéries et d'autres micro-organismes (Spaepen et *al.*, 2007).

### **a) Cytokinines**

Les cytokinines sont des aminopurines N6-substituées qui jouent un rôle-clé dans un grand nombre de processus physiologiques tels que la division cellulaire des plantes, l'interruption de la quiescence des bourgeons dormants, l'activation de la germination des graines, la promotion de la ramification, la croissance des racines, l'accumulation de la chlorophylle, l'expansion des feuilles et retard de la sénescence (Salisbury et Ross, 1992). En outre, les cytokinines régulent l'expression du gène codant pour l'expansine, protéine qui induit le relâchement des parois cellulaires des plantes et facilitant l'expansion de la cellule végétale et provoquant sa turgescence, ceci a un impact à la fois sur la taille et la forme des cellules (Downes et *al.*, 2001). Le gène codant pour l'enzyme responsable de la synthèse des cytokinines a été initialement caractérisée chez *Agrobacterium tumefaciens* (Nester et *al.*, 1984) et ensuite chez les bactéries méthylophiles et méthanotrophes (Ivanova et *al.*, 2001). Depuis, de nombreuses PGPR y compris *Azotobacter*, *azospirillum*, *Rhizobium* et *Pseudomonas* spp. sont productrices de cette hormone (Nieto et Frankenberger, 1989 ; Timmusk et *al.*, 1999). L'inoculation de graines avec des bactéries productrices de cytokinines conduit généralement à augmenter le contenu en cytokinines chez les plantes influençant ainsi simultanément la croissance et le développement des plantes (Arkhipova et *al.*, 2005).

Divers stress environnementaux peuvent aussi engendrer l'accumulation des taux élevés de cytokinines végétales (Arkhipova et *al.*, 2007).

### **b) Gibbérellines**

Sont synthétisées par les plantes supérieures, les champignons et les bactéries ; ce sont des acides ditéropénoïques constitués de résidus isopréniques. Un nombre important (136) de gibbérellines différentes sont identifiées et caractérisées (MacMillan, 2002). Elles affectent la division et l'allongement cellulaire et sont impliquées dans plusieurs processus de développement tels la germination des graines, la floraison, la fructification et le retard de la sénescence dans de nombreux organes d'une large gamme d'espèces végétale (MacMillan, 2002). Les gibbérellines sont également impliquées dans la promotion de la croissance de la racine car elles régulent l'abondance des poils racinaires (Bottini et *al.*, 2004).

La capacité des bactéries à synthétiser des substances de gibbérellines a été initialement décrite chez *A. brasilense* (Tien et *al.*, 1979) et *Rhizobium* (Williams et Sicard de Mallorca, 1982), puis chez différents genres bactériens qui peuplent le système racinaire de la plante, y compris *Azotobacter*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Agrobacterium*,

*Clostridium*, *Burkholderia*, et *Xanthomonas* (Mitter et al., 2002 ;Tsakelova et al., 2006 ;Joo et al., 2009). La promotion de la croissance des plantes par les PGPR productrices de gibbérellines est rapportée par plusieurs travaux et cet effet positif sur la biomasse végétale est souvent associé à une teneur accrue en gibbérellines dans les tissus végétaux (Atzhorn et al., 1988 ;Gutierrez Manero et al.,2009).

### **c) Auxines : Acide indole acétique (AIA)**

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

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

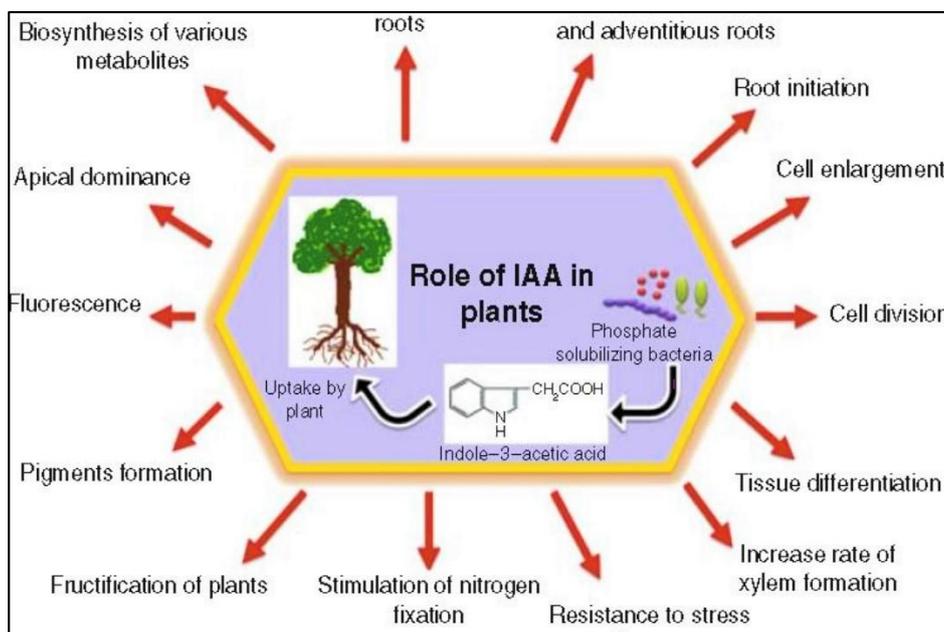
Diverses espèces bactériennes possèdent la capacité de produire de l'AIA. Une grande proportion (80%) de bactéries colonisant la rhizosphère le synthétise, les bactéries à Gram positif sont faiblement productrices (Loper et Schroth,1986).

Toutefois, l'amélioration de la croissance des plantes par la colonisation racinaire avec des espèces de *Bacillus* et *Paenibacillus* productrices d'AIA est bien connue (Kloepper et al., 2004 ; Idris et al., 2007). La biosynthèse de l'AIA est affectée par plusieurs facteurs environnementaux. En particulier, il y a une augmentation de sa production dans des conditions de pH élevé et en présence de plus grandes quantités de tryptophane (Spaepen et al., 2009).

L'AIA est généralement produit sous forme de métabolite secondaire par les PGPR en utilisant les substrats riches exsudés par les racines des plantes. L'AIA et ses analogues actifs dans la plupart des plantes sont synthétisés à partir du tryptophane principal précurseur. Les exsudats des racines sont la source principale du tryptophane dans le sol (Spaepen et al., 2007).

Jusqu'à présent, six voies de biosynthèse ont été identifiées dont cinq dépendent du tryptophane et une en est indépendante. Cette voie dépend de la présence d'indole-3-glycérolphosphate. Chez les plantes, la plupart de l'AIA se trouve sous une forme conjuguée ce qui permet son stockage et empêche sa dégradation (Spaepen et al., 2007).

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



**Figure 05 :** Rôles de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (Khan et *al.*, 2009).

#### d) -Ethylène et ACC ( aminocyclaparapane 1 carboxylic acide) désaminase

Au cours des dernières années, un nouveau mécanisme de promotion de la croissance des plantes impliquant l'éthylène est proposé (Burdman et *al.*, 2000). Certaines PGPR produisent de l'ACC désaminase, une enzyme qui pourrait cliver l'ACC, le précurseur immédiat de l'éthylène dans la voie de biosynthèse de l'éthylène chez les plantes. L'activité de l'ACC désaminase diminuerait la production d'éthylène qui affecte négativement de nombreuses étapes physiologiques des plantes : Une augmentation de la production d'éthylène agissant comme hormone sensitive stimule la maturation des fruits et le vieillissement des fleurs. Ces symptômes sont associés à une perte de la chlorophylle des feuilles, une dégradation des protéines et des ARN et une perte de pigmentation des fleurs (Oldroyd et *al.*, 2001 ; Vanloon et *al.*, 2006) et favoriserait un allongement des racines.

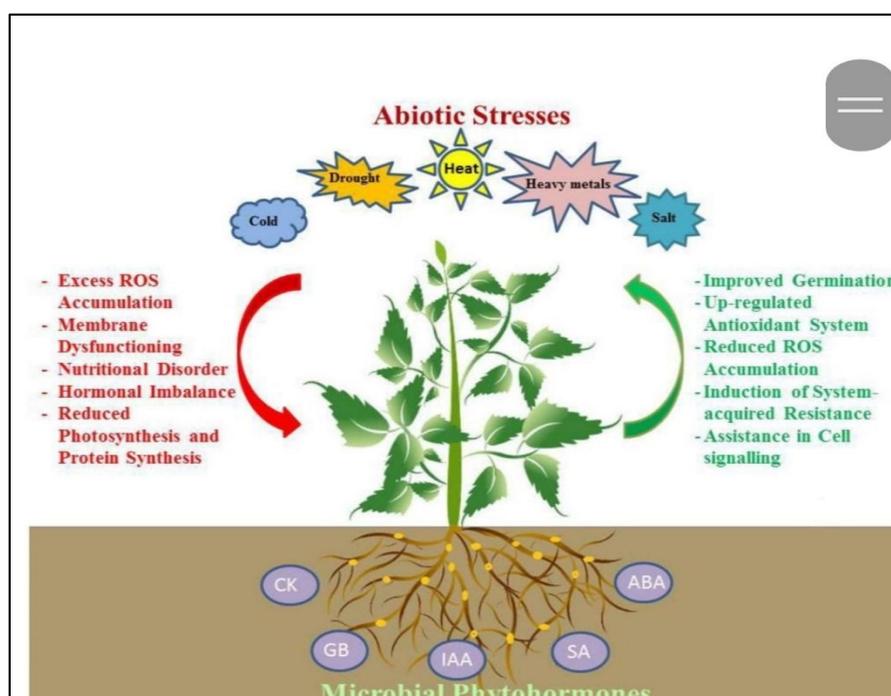
Les PGPR produisant cette enzyme soulageraient ainsi la plante de plusieurs stress causés par des infections, l'absorption de métaux lourds, la salinité élevée et même la sécheresse (Glick et *al.*, 1998).

Le rôle de l'ACC désaminase chez les PGPR est actuellement bien établi. Elle intervient dans la régulation de l'éthylène chez les plantes. les PGPR s'attachent aux racines et métabolisent les exsudats

racinaires tels que le tryptophane et le transforment en auxines particulièrement en AIA. Cet AIA rhizobactérien ainsi que l'AIA endogène de la plante peuvent induire l'activité de l'ACC-synthase qui produit de l'ACC (Penrose et Glick, 2001). Une partie de l'ACC de la plante est excrétée et dégradée par l'ACC-désaminase des rhizobactéries en ammoniacque et  $\alpha$ -cétobutyrate, composés rapidement métabolisés par les bactéries (Holguin et Glick, 2001), par conséquent la diminution de l'ACC entraîne l'abaissement du taux d'éthylène dans la plante.

### e) Acide abscissique

L'acide abscissique est synthétisé dans les chloroplastes des feuilles. Sa production est accentuée sous contraintes l'environnement tels les déficits en eau et les températures basses. La biosynthèse de l'acide abscissique se produit, indirectement, à travers la production de caroténoïdes. Le transport de l'acide abscissique peut se faire dans 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, aussi, agir contre les pathogène (Davies 1995). Certaines PGPR, telles *Rhizobium* sp. Et *B. japonicum* sont capables de produire cette phytohormone (Dobbelaere et al., 2003).

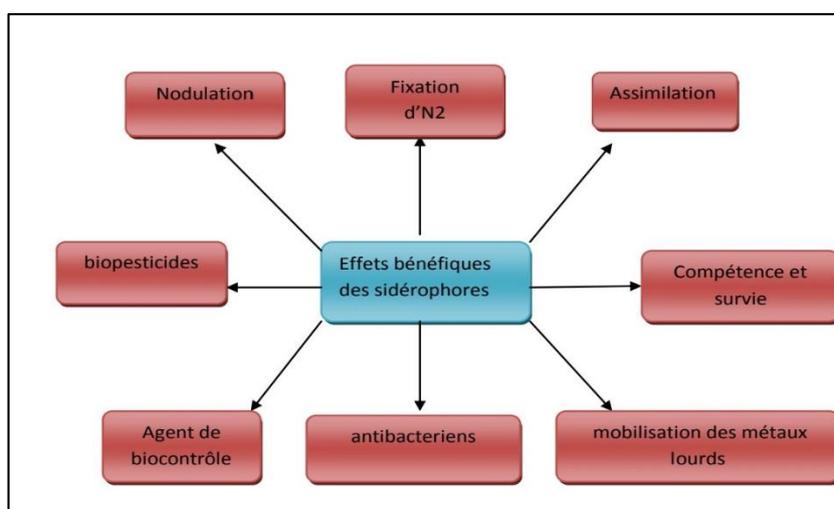


**Figure 06:** Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique. Cytokinine (CK), Gibbérelline(GB), Acide indole-3-acétique (IAA,Acide salicylique(SA) et Acide abscissique (ABA). (Egamberdieva et al., 2017).

## f) production de sidérophore

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

Les sidérophores (sidéro = fer ; phoros = transport) (Rossum et *al.*, 1994) sont des composés organiques ont une affinité très élevée et spécifique pour chélate le fer. Les sidérophores augmentent aussi la disponibilité du fer par la liaison forte de  $Fe^{3+}$ . Ces complexes restent en solution et augmentent de ce fait la diffusion du fer sur la surface de cellule. Presque 500 structures de sidérophore sont connues jusqu'ici, qui sont produites par des bactéries, des mycètes et des plantes (Boukhalfa et Crumbliss., 2002).



**Figure 07:** Fonctions biologiques des sidérophores (Khan et *al.*, 2009)

## 3.2. Mécanismes indirects

Le principal avantage de l'utilisation des PGPR est la résistance conférée aux plantes contre les maladies causées par les agents pathogènes. Les rhizobactéries jouent un rôle majeur dans la lutte contre ces agents, où un large spectre des maladies bactériennes, fongiques et parasitaires est supprimé *via* la production d'antibiotiques, compétition (pour les éléments nutritifs, l'oxygène et l'espace), l'activation de la résistance systémique induite (RSI) et la production des enzymes (chitinase, protéase, lipase), cette protection est nommée biocontrôle.

De plus, les PGPR peuvent être utilisées comme un biofertilisant efficace dans l'amélioration du rendement des cultures par la production d'enzymes telles que (cellulase, amylase, etc.) (Lugtenberg et Kamilova, 2009 ; Glick, 2012 ; Tariq et al., 2014).

### **3.2.1. Antibiose**

#### **a) Production des antibiotiques**

Depuis plusieurs années, diverses espèces bactériennes colonisant les racines de plantes se sont révélées être de puissants agents de lutte biologique contre divers agents phytopathogènes en produisant un ensemble des composés chimiques hétérogènes de faible poids moléculaire (Thomashow et al., 1997 ; Duffy et al., 2003). La production des antibiotiques par les microbes est le mécanisme clé de protection contre les maladies méditées par les bactéries solubilisant le phosphate chez les plantes et en particulier celles transmises par le sol et les semences (Glick et al., 2007 ; Mazurier et al., 2009).

Les bactéries solubilisant le phosphate telles que les bactéries à Gram négatif, *Pseudomonas fluorescens*, *P. aeruginosa* et *Chromobacterium violaceum* sécrètent également des antibiotiques (Taurian et al., 2010) et assurent la protection des plantes contre les pathogènes transmis par le sol (Vassilev et al., 2006). Les antibiotiques sont aussi connus pour leurs activités antiviraux, antimicrobiennes, antiappétantes contre les insectes et les mammifères (Niranjana et Hariprasad, 2014).

#### **b) Production des enzymes lytiques**

Les enzymes lytiques telles que les chitinases, les pectinases et les cellulases sécrétées par une variété de microorganismes regroupant des organismes solubilisant le phosphate perturbent la fonctionnalité des agents pathogènes par hydrolyse de chitine, pectine et cellulose respectivement et jouent ainsi un rôle pivot dans la suppression directe des agents phytopathogènes (Ovadis et al., 2004 ; Kim et al., 2008). Khan et al., (2014) signalent au sujet de la protéase que, les souches bactériennes solubilisant le phosphate et produisant cette enzyme présentent une activité antifongique.

### **3.2.2. Production des VOCs (volatile organic compounds)**

Les VOCs produits par les souches de biocontrôle favorisent la croissance végétale en inhibant les agents pathogènes y compris les bactéries, les champignons et les nématodes. L'émission des VOCs est une caractéristique commune d'une grande variété d'espèces bactériennes (*Arthrobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia* et *Stenotrophomonas*). Elles produisent des VOCs pour stimuler la croissance des plantes et induire une résistance systémique contre les phytopathogènes (Raza et al., 2016). Le 2, 3-

Butanediol et l'acétoïne produit par *Bacillus* spp. sont parmi les VOC les plus efficaces contre les champignons (Santoro et al., 2016). Les VOCs libérés comprennent le cyclohexane, le 2-(benzyloxy) éthanamine, le benzène, le méthyle, le décane, le 1- N-phénylcarbamide, le 2- morpholinocyclohexène, le dodécane, le benzène (1-méthylnonadécyle), le 1- chlorooctadécane, le tétradécane, le 2,6,10-triméthyle, dotriacontane et le 11-decyldocosane.

### 3.2.3. Induction de la résistance systémique

La résistance des plantes est divisée en résistance acquise (RSA) et résistance systémique induite (RSI). La résistance systémique acquise est généralement différenciée par l'apparition des nécroses. Elle se produit en réponse à l'infection d'un pathogène (Glick, 2012). Elle entraîne l'expression des gènes de défense (PR) et l'activation de la voie de l'acide salicylique. La résistance systémique induite, par contre, est activée suite à un contact avec les bactéries PGPR (Walters et al., 2013). Elle fait appel à la voie de l'acide jasmonique (JA) et de l'éthylène (ET) (Henry et al., 2012 ; Parray et al., 2016). Les PGPR peuvent induire une résistance systémique dans de nombreuses plantes contre plusieurs facteurs de stress environnementaux. Au cours de l'invasion des pathogènes, des signaux sont produits et un mécanisme de défense est activé *via* le système vasculaire. Les signaux produits entraînent la voie de l'acide jasmonique (JA) et de l'éthylène (ET) (Henry et al., 2012 ; Parray et al., 2016). Ceci conduit à l'activation d'un grand nombre d'enzymes de défense, telles la chitinase, la  $\beta$ -1, 3- glucanase, la phénylalanine ammonia lyase, la polyphénol oxydase, la peroxydase, la lipoxygénase, SOD, CAT et APX et certaines protéinases.

La résistance systémique induite n'est pas spécifique contre un pathogène particulier, mais elle aide la plante à contrôler de nombreuses maladies (Kamal et al., 2014). D'un autre côté, différents composants bactériens peuvent induire RSI, y compris les lipopolysaccharides, les lipopeptides cyclique, les sidérophores, le 2, 4- diacétylphloroglucinol, l'homosérine lactones, et les gaz volatiles, comme 2, 3- le butanediol et l'acétoïne (Goudaa et al., 2018).

### 3.2.4. Compétition pour les nutriments

Dans certains cas, une réduction de la maladie peut être associée à une colonisation importante des racines par les bactéries bénéfiques, ce qui réduit le nombre de sites habitables pour les microorganismes pathogènes et, par conséquent, leur croissance (Piono et al., 1997). Cependant, cette corrélation entre l'importance de la population de PGPR sur les racines et la protection observée n'est, dans certains cas, pas vérifiée et ne peut donc être considérée comme une règle générale (Reyes et al., 2004).

L'idée qu'une rhizobactérie à croissance rapide pourrait éliminer les pathogènes fongiques par la compétition pour le carbone et les sources d'énergie fut beaucoup discutée. Le PGPR doit être présent sur les racines en nombre suffisant pour avoir un effet bénéfique et être capable d'instaurer une compétition pour les nutriments dans la rhizosphère (Haas et Defago, 2005). Outre la vitesse de croissance intrinsèque, les autres propriétés renforçant le potentiel colonisateur d'une souche sont la mobilité (présence d'un flagelle) (Jofre et *al.*, 2004), le chimiotactisme et la faculté d'utilisation des composés excrétés par les racines en tant que source de carbone et d'azote (Berggren et *al.*, 2001 ; Gupta, 2003). Un autre aspect important de la compétitivité d'une PGPR est sa capacité à persister et à proliférer (Glick, 1995).

Un cas particulier de compétition pour les nutriments concerne la compétition pour le fer. Les microorganismes ont la capacité de synthétiser des composés s'appropriant les ions ferriques présents dans la rhizosphère et les rendent ainsi indisponibles pour le champignon pathogène entraînant une diminution de sa croissance.

Les bactéries capables de synthétiser des sidérophores sont : *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azotobacter* (Ahmed et *al.*, 2008). Les bactéries ayant un grand pouvoir de chélation du fer peuvent reconnaître et utiliser les sidérophores qu'elles produisent. Cette particularité peut favoriser la souche dans le processus de la colonisation et la compétition pour le substrat mieux que d'autres microorganismes de la rhizosphère (Ongena et *al.*, 2002).

### **3.2.5. Production du cyanure d'hydrogène**

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire qui fait partie des cyanides. Il peut être produit directement de la glycine ou des glycosides cyanogène (Bakker et Schippers, 1987). La glycine est un acide aminé considéré comme le meilleur précurseur de la production des cyanides chez les microorganismes (Askeland et Morrison, 1983). Le HCN produit par les PGPR assure un rôle bénéfique pour la plante par son effet antagoniste contre les maladies des racines (Defago et Haas, 1990). Cette production est largement variable selon les conditions environnementales dans lesquelles les rhizobactéries évoluent, notamment la composition des acides aminés dans la rhizosphère et les exsudats racinaires, les pratiques culturales, la disponibilité du fer ferrique dans le sol et la présence des sidérophores (Knowles et Bunch, 1986). Les travaux de Voisard et *al.* (1989) ont démontré l'efficacité des cyanides produits par des souches de *Pseudomonas fluorescens* dans la suppression des agents telluriques phytopathogènes.

## 4. Utilisation des PGPR dans l'agriculture

### 4.1. Biofertilisation

Le terme « biofertilisant » est, souvent, utilisé pour certains microorganismes qui peuvent améliorer l'état nutritionnel de leurs plantes hôtes (Okon et Labanderagonzalez 1994). Lorsque ces microorganismes sont appliqués aux graines, aux surfaces des plantes ou au sol, ils colonisent la rhizosphère ou les parties internes de la plante (Vessey, 2003). Par conséquent, cette colonisation favorise la croissance de leur hôte en augmentant l'apport ou la disponibilité de nutriments primaires (fixation de N<sub>2</sub>). Les bactéries telles *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Acetobacter*, *Azobacter* et *Azoarocus* sont utilisées comme biofertilisants, en raison de leur capacité à fixer l'azote atmosphérique.

### 4.2. Phytoremédiation

La phytoremédiation est une méthode de nettoyage des sols contaminés en se basant sur la capacité de certaines plantes à stabiliser, extraire, dégrader ou volatiliser les polluants dans leur voisinage (Pilon Smits, 2005). Cependant, les plantes souffrent souvent de l'effet toxique des métaux lourds ce qui affecte leur potentiel de phytoremédiation (Dimkpa et al., 2009). L'inoculation des plantes par des bactéries bénéfiques du sol améliore la phytoremédiation (Glick, 2003). En comparaison avec les autres méthodes de nettoyage, la phytoremédiation en utilisant des PGPR semblent très rentable et non destructive pour la structure du sol. En effet, les rhizobactéries pourraient améliorer la tolérance des plantes à des taux élevés de différents polluants du sol (Dimkpa et al., 2009). Vu l'absence de l'activité de l'ACC désaminase chez les plantes, les plantes transgéniques ont été développées en utilisant le gène bactérien responsable de cette enzyme. Une telle stratégie pourrait améliorer la croissance des plantes et leur tolérance au stress métallique (Zhang et al., 2008).

### 4.3. Bioprotection ou phytostimulation

Certaines bactéries colonisatrices des racines jouent un rôle important dans la protection de leur plantes hôtes contre différents types de stress biotiques et abiotiques. Les souches *P. fluorescens TDK1*, *Pseudomonas putida UW4*, *Bacillus* sp. et *Arthrobacter* sp., par exemple, sont capables d'améliorer la résistance des plantes contre divers pathogènes et d'atténuer aussi l'effet négatif du sel et de la sécheresse (Barriuso et al., 2008). La souche *Bacillus subtilis* est largement utilisée en raison de ses propriétés de biocontrôle et sa tolérance à la toxicité du fer (Terré et al., 2007). Les sidérophores produits par les PGPR peuvent protéger les plantes contre les bactéries pathogènes grâce à leur grande affinité au fer. Ils peuvent également protéger les plantes contre le stress oxydatif des métaux lourds (Dimkpa et al., 2009).

Cependant, les agents de biocontrôle doivent fournir une protection croisée contre divers facteurs de stress ce qui conduit à la construction d'un système agricole écologiquement et économiquement durable en réduisant le besoin des 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
<b>Biofertiliseur</b>	Une suspension contenant des microorganismes vivants qui, une fois appliquée sur des graines, sur une plante ou dans le sol colonisent la rhizosphère ou l'intérieur de la plante et promeuvent la croissance par l'augmentation de la disponibilité des nutriments principaux pour la plante hôte	-La fixation biologique de l'azote. -L'utilisation des formes insolubles de phosphore.	Vessey, 2003 ; Somers <i>et al.</i> , 2004 ; Fuentes-Ramirez <i>et Caballero-Mellado</i> , 2006.
<b>Phytostimulateur</b>	Des microorganismes qui ont la capacité de produire ou de changer la croissance la concentration des régulateurs de la croissance.	-Production des phytohormones. -Réduction de la concentration de l'éthylène à l'intérieur de la plante.	Lugtenberg <i>et al.</i> , 2002 ; Somers <i>et al.</i> , 2004.
<b>Biopesticide ou agent de biocontrôle</b>	Des microorganismes qui stimulent la croissance d'une plante par la production des antibiotiques et des métabolites antifongiques.	-Production des antibiotiques. -Production des enzymes qui dégradent les membranes des cellules fongiques. -La compétition. - RSI et RSA	Vessey, 2003 ; Somers <i>et al.</i> , 2004 ; Chandler <i>et al.</i> , 2008.

5-

## Modulation des effets du stress environnemental

Différents stress abiotiques tels que la température, l'acidité et la salinité élevées affectent la croissance des végétaux et des microorganismes rhizosphériques induisant un dysfonctionnement allant jusqu'à la mort cellulaire (Roberts, 2005). La salinité et la sécheresse représentent deux contraintes naturelles majeures conditionnant le développement et la productivité des végétaux dans les zones arides et semi-arides (Vieira Dasilva *et al.* 1990).

## 5.1. Définition de la salinité

La salinisation est le processus d'accumulation des sels minéraux solubles dans le sol à des niveaux nuisibles pour les plantes. Ces sels sont constitués d'un mélange de cations (  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  ...etc) et d'anion (  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$  ....etc) (Tanji, 2002).

Leur effet sur les sols agricoles est causé par l'augmentation de la quantité du sodium dans un sol qui entraîne la destruction de sa structure. En favorisant la dispersion des colloïdes minéraux et par conséquent la réduction de la structure poreuse du sol. La salinisation augmente ainsi l'imperméabilité des couches profondes du sol ce qui empêche l'aération et l'absorption de l'eau par les racines (Ghassemi et *al.*, 1995).

La salinité peut entraîner des réductions significatives des pourcentages finaux de la germination engendrant la réduction de tous les paramètres de rendement agricole (Foolad et *al.*, 1999 ; Munns et Rawson, 1999).

Ce problème ne s'arrête pas uniquement à l'altération de la croissance et du rendement des plantes mais aussi à un déséquilibre dans la croissance des microorganismes dans les régions rhizosphériques, affectant ainsi les associations symbiotiques entre les plantes et les microorganismes et augmentant dans certains cas la virulence des germes phytopathogènes présents dans la rhizosphère (Dikilitas et Karakas, 2012). La salinité affecte aussi la disponibilité des nutriments pour les cultures, le phosphate par exemple à tendance à se précipiter avec le calcium dans les sols salins, ce qui rend difficile son captage par les plantes (Singh et Singh, 2013).

## 5.2. La tolérance des rhizobactéries vis-à-vis le stress salin

Les rhizobactéries sont capables de s'adapter à des conditions défavorables et d'améliorer la croissance des plantes dans des milieux à forte osmolarité. Elles ont développé des mécanismes moléculaires leur permettant de survivre et de croître avec l'augmentation de la salinité :

### 5.2.1. Les solutés compatibles

Les microorganismes réagissent au stress osmotique essentiellement par accumulation de solutés, comme « solutés compatibles ». Ils peuvent être accumulés à des taux élevés ou transportés sans interférence avec le processus vitaux de la cellule. En fait, de nombreux solutés compatibles se sont avérés des stabilisateurs efficaces des enzymes. Ils fournissent une protection cellulaire non seulement contre les teneurs élevées en sel mais aussi contre les hausses de température, le gel-dégel et la dessiccation (Yancey et *al.*, 1982). Ces osmolytes sont accumulés soit par absorption à partir de l'environnement (osmolytes

exogènes) ou par la biosynthèse de novo (osmolytes endogène). Les cellules bactériennes peuvent synthétiser (une partie) des solutés compatibles à la suite d'un choc osmotique et les dégrader à la suite d'une réduction de la pression osmotique externe. Cependant, elles peuvent, en guise de réponse précoce et plus rapide, accumuler ou libérer dans le milieu extérieur ces solutés par l'intermédiaire de systèmes de transport spécifiques responsables de l'osmorégulation (systèmes d'efflux spécifiques et aquaporines).

Certains sont largement répandus dans la nature tandis que d'autres semblent être exclusivement présents dans des groupes spécifiques d'organismes (Galinski, 1995). Ces solutés sont des acides aminés (par exemple, le glutamate et la proline), des dérivés d'acide-amino (peptides et acides aminés N-acétylés), les amines quaternaires (par exemple, la glycine-bétaine et la carnitine), les sucres (par exemple, le saccharose et le tréhalose), et les tétrahydropyrimidines (ectoïnes) (Galinski et Truper, 1994).

### **5.3. La sécheresse**

L'eau constitue l'élément de vie universel. Il est évident qu'elle est considérée depuis longtemps comme étant le principal déterminant de la répartition de la végétation sur la terre (Parker, 1956).

La sécheresse limite considérablement le rendement et la productivité des cultures, particulièrement dans les régions arides et semi-arides (Yang et al. 2009 ;Lashkari et Bannayan , 2012). Elle affecte le mouvement des nutriments dans le sol empêchant ainsi leur arrivée jusqu' aux racines de la plante (Powell et Klironomos, 2007).

Dans des sols secs, les racines ne gardent pas leurs structures normales et ne peuvent pénétrée convenablement dans le sol afin d'en tirer profit ; la disponibilité en nutriments devient alors restreinte aux zones proches des racines (Tinker et Nye, 2000).

Le stress dû à la sécheresse peut affecter toutes les étapes du développement des cultures. Les mécanismes de son influence sont très complexes, ils peuvent affecter plusieurs processus métaboliques et à plusieurs stades de développement de la plante, tels que la gamétogénèse, la fertilisation, l'embryogénèse et le développement des graines ainsi que le développement reproductif au moment de la floraison (Alquadah et al. 2011).

En condition de sècheresse, les plantes subissent diverses modifications phénologiques, morpho-physiologiques et métaboliques. Selon la sévérité du stress, généralement et selon Farooq et al., (2009) ; Verslues & Juenger, (2011); Lawlor, (2012) , trois aspects peuvent être considérés:

## **D- Echappement**

**Réponses physiologiques** : ajustement du développement (très grande plasticité) et maximisation de la croissance avant les effets négatifs du stress hydrique.

**Réponses métaboliques** : investissement minimale dans les voies de protection au stress et activité maximale des voies impliquées dans la croissance.

**Traits majeurs** : temps de floraison, vitesse de croissance plante entière et à l'échelle de La feuille, vitesse de germination, réallocation des ressources vers les fruits.

**Implications des PGPR** : très peu connu de nos jours. Accélération de la vitesse de Croissance, et raccourcissement de la période végétative, floraison précoce

## **B-Evitement de la déshydrations**

**Réponses physiologiques** : ajustement de traits permettant de limiter les pertes en eau et maintenir un statut hydrique compatible à un bon fonctionnement métabolique.

**Réponses métaboliques** : investissement dans les voies de protection au stress avec une Activité métabolique forte.

**Traits majeurs** : ralentissement de la croissance, transpiration par unité de surface (fermeture stomatique), morphologie des feuilles et de la racine, ratio racine-feuille, justement osmotique.

**Implications des PGPR** : maximisation des réponses des plantes : appareil racinaire plus efficace, amélioration des réductions des pertes en eau (via modifications dans le métabolisme de l'ABA), augmentation des capacités photosynthétiques. Diminution de la sensibilité des plantes via réduction éthylène in planta

## **C-Tolérance a la déshydratation/ survie**

**Réponses physiologiques** : ajustement de traits permettant de survivre à la dessiccation des tissus.

**Réponses métaboliques** : investissement dans les voies de protection des tissus avec une croissance diminuée, voire arrêtée (cas des plantes de résurrection) Coût métabolique très fort.

**Traits majeurs** : accumulation de métabolites et de protéines protecteurs, osmo-protection, stabilité des membranes, forte diminution/arrêt de la croissance, sénescence

**Implications des PGPR** : activation des mécanismes d'osmo-protection amélioration de la survie (via accumulation de tréhalose).

# *Conclusion*

## Conclusion

Dans la rhizosphère peuvent cohabiter différents microorganismes qui interfèrent avec la plante. Parmi ces microorganismes, il existe les rhizobactéries qui peuvent également avoir un effet bénéfique sur la plante. Elles sont reconnues par une symbiose associative qui est également une interaction à bénéfices réciproques entre les deux partenaires (plantes/ microorganismes). Lorsque ces rhizobactéries contribuent à la croissance des plantes elles sont appelées PGPR.

Les PGPR sont classées en fonction de leurs activités fonctionnelle en :

- Biofertilisants : en augmentant la disponibilité des nutriments dans la rhizosphère.
- Phytostimulants : par la promotion de la croissance des plantes généralement par les phytohormones.
- Agent de biocontrôle et de bioremédiation : en dégradant les polluants organiques et en luttant contre les maladies, principalement par la production d'antibiotiques et de métabolites antifongiques (Antoun et Prévost, 2005).

Donc les PGPR sont considérées comme un outil clé pour la résolution des contraintes de l'agriculture moderne et la rendant écologiquement saine (Fok et *al.*, 2015) .

## *Références bibliographiques*

## Références bibliographiques

- Ahmed F, Ahmed I, Khan MS. (2008). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbial. Research*. 163:173-81.
- Amir HG, Shamsuddin ZH, Halimi MS, Marziah M, Ramlan MF.(2005). Enhancement in nutrient accumulation and growth of oil palm seedlings caused by PGPR under field nursery conditions. *Communications in soil science and plant analysis*. 36(15-16), 2059-2066.
- Angers DA , Mehuys GR .(1989). Effects of cropping on carbohydrate content and water stable aggregation of a clay soil. *Can. J. Soil Sci*. 69: 373-380.
- Antoun H, Prévost D. (2005). Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In: PGPR: Biocontrol and Biofertilization. Siddiqui ZA. (eds.). *Springer, The Netherlands*. pp: 16-39.
- Arkhipova TN, Veselov SU, Melentiev AI , Martynenko EV, Kudoyarova GR . (2005). Ability of bacterium *Bacillus Subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants. *Plant Soil*. 272: 201-209.
- Arkhipova TN, Prinsen EA, Veselov SU , Martynenko EV, Melentiev AI , Kudoyarova GR. (2007). Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying Soil. *Plant Soil*. 292: 305-315.
- Arora NK , Tewari S , Singh LN , Maheshwari DK. (2012). PGPR for protection of plant health under saline conditions, p 239-258. In: Maheshwari DK. (eds). *Bacteria in agrobiology: stress management*. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York,
- Askeland RA , Morrison SM. (1983). Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology* .45: 1802-1807.
- Ashrafuzzaman M , Hossen FA , Ismail MR , Hoque MA, Islam MZ , Shahidullah SM , Meon S. (2009). Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for the enhancement of rice growth. *Afri.J. Biotechnol* .8: 1247-1252.
- Atzhorn RA, Crozier CT, Wheeler et Sandberg G . (1988). Production of gibberellins and indole-3-acetic acid by *Rhizobium phaseoli* in relation to nodulation of *Phaseolus vulgaris* roots. *Planta* .175: 532-538.
- Bakker AW , Schippers B . (1987). Microbial cyanides production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *Pseudomonas* spp. Mediated plant growth stimulation. *Soil biology and Soil biochemistry* .19: 451-457.
- Barriuso J, Solano BR, Fray RG, Camara M, Hartmann A, Manero FJG. (2008). Transgenic tomato plants alter quorum sensing in plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant. Biotechnol. J*. 6: 442-452.
- Barea JM, Azcon J, Azcon-Aguilar RC. (2005). Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of experimental botany*. 56(417): 1761-1778.
- Barriuso J, Pereyra MT, Garcia JL, Megias M, Manero FG, Ramos B.(2005). Screening for putative PGPR to improve establishment of the symbiosis *Lactarius deliciosus*-*Pinus* sp. *Microbial ecology*.50(1): 82-89.

- Baldani JI, Krieg NR, Baldani VLD, Hartmann A, Doberiner J. (2005). Genus *Azospirillum*. in: Bergy's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. 2<sup>nd</sup> edition. Whitman WB (ed.). **Springer, New York, USA**. Pp: 7-26.
- Berggren I, Van Vuurde JWL, Martensson AM. (2001). Factors influencing the effect of deleterious *Pseudomonas putida* rhizobacteria on initial infection of pea roots by Rhizobium Tropentag, Witzhausen, Germany.
- Bottini R, Cassanet F, Picolli P. (2004). Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion. **Appl. Microbial. Biotechnol.** 65: 497-503.
- Boukhalfa H, Crumbliss AL. (2002). Chemical aspects of siderophore mediated iron transport. **Bio Metals** .15: 325-339.
- Brial JF. (1992). Iron assimilation and storage in prokaryotes. **J. Gen. Microbial.** 138: 2475-2483.
- Burdman S, Jurkevitch E, Okon Y. (2000). Recent advances in the use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in agriculture, In : Microbial Interactions in Agriculture and Forestry. N. S. Subba Rao and Y. R. Dommergues, eds., **Science Publishers, Enfield, USA**. vol2, pp:229-250.
- Cakmakci R, Erat M, Erdogan U, Donmez MF. (2007). The influence of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and enzyme activities in wheat and spinach plants. **J. Plant Nutr. Soil Sci.** 170: 288-295.
- Campbell R, Greaves MP. (1990). Anatomy and community structure of the rhizosphere in the rhizosphere (ed. J.M.Lunch), John Wiley & Sons, Ltd, Essex. Pp:11-34.
- Cattelan AJ, Hartel PG, Fuhrmann JJ. (1999). Screening for plant growth promoting rhizobacteria to promote early. **Soybean growth. Soil Sci. Soc. Am. J.**, 63: 1670-1680.
- Cheri H. (2014). Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de doctorat. Université Ferhat Abbas, Sétif, Algérie. 162p.
- Costacurta A, Vanderleyden J. (1995). Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. **Crit. Rev. Microbiol.** 21: 1-18.
- Creus CM, Graziano M, Casanovas EM, Pereyra MA, Simontacchi M, Puntarulo S, et al (2005). Nitric oxide is involved in the *Azospirillum brasilense* induced lateral root formation in tomato. **Planta** . 221: 297-303.
- Davies PJ (1995). The plant hormones: their nature, occurrence and functions, p. 1-12. In: Davies PJ. (ed), Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology. **Kluwer Academic Publishers, Dordrecht**.
- Defago G, Haas D. (1990). *Pseudomonas* as antagonists of soil borne plant pathogens: mode of action and genetic analysis. **Soil Biochemistry**. 6: 249-291.
- Dikilitas M, Karakas S. (2012). Behavior of plant pathogens for crops Under Stress During the Determination of physiological, Biochemical, and Molecular Approaches for Salt Stress Tolerance. In: Ashraf, M. et al. (eds). **Crop Production for Agricultural Improvement**. Springer Science + Business Media B. V. Dordrecht, The Netherlands. Pp: 417-441.

- Dimkpa CO, Merten D, Svatos A, Buchel G, Kothe E. (2009). Metal-induced oxidative stress impacting plant growth in contaminated soil alleviated by microbial siderophores. *Soil Biol. Biochem.* 41: 154-162.
- Dobbelaere S, Croonenborghs A, Thys A, van de Broek A, Vanderleyden J (1999). Phytostimulatory effect of *Azospirillum brasilense* wild type and mutant strains altered in IAA production on wheat. *Plant and soil.* 212: 155-164.
- Dobbelaere S, Vanderleyden J, Okon Y. (2003). Plant growth promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Crit Rev Plant Sci.* 22: 107-149.
- Downes BP, Steinbaker CR, Crowell DN, (2001). Expression and processing of a hormonally regulated b-expansin from soybean. *Plant Physiol.* 126: 244-252.
- Duffy B, Schouten A, Raaijmakers JM. (2003). Pathogen self-defense: mechanisms to counteract microbial antagonism. *Annual review of phytopathology.* 41(1): 501-538.
- Elustondo J, Anger DA, Laverdière MR, N'Dayegamiye A. (1990). Etude comparative de l'agrégation et de la matière organique associée aux fractions granulométriques et sept sols sous culture de maïs en prairie. *Can. J. Soil Sci.* 70 : 395-402.
- Elkoca EF, Kantar, Sahin KF. (2008). Influence of nitrogen fixing and phosphorus solubilizing bacteria in the nodulation, plant growth, and yield of chickpea. *J. Plant Nutr.* 31: 157-171.
- Egamberaieva D, Wirth SJ, Alqarawi AA, Abd-allah EF, Hashem A. (2017). Phytohormones and beneficial microbes: Essential components for plants to balance stress and fitness. *Front. Microbiol.* 8: 2104.
- Ezawa, T., SE. Smith et FA. Smith (2002). P metabolism and transport in AM fungi. *Plant soil*, 244: 221-230.
- Foolad MR, Hyman JR, Lin GY.(1999). Relation Ships between cold-and salt-tolerance during seed germination in tomato: analysis of reponse and correlated response to selection. *Plant Breed.* 118: 49-52.
- Fok. (2015). Factors influençant l'adoption de l'innovation en agriculture en Algérie. Cas de deux cultures stratégiques : le blé dur et la pomme de terre. *Cach Agric.* Volume 29.
- Fuentes-Ramirez, Caballero-Mellado. (2006). Presence of *Pantoea citrea*, causal agent of pink disease, in pineapple fields in Mexico. *Plant Pathology* .55(2): 294-294.
- Galinski EA. (1995). Osmoadaptation in bacteria. *Adv. Microb. Physiol.* 37: 273-328.
- Galinski, Hans G, Truper. (1994). Microbial behavior in salt-stressed ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews.* Volume 15, Issue 2-3. P: 95-108.
- Garrity GM, Bell JA, Lilburn T. (2005). Class I. Alphaproteobacteria class. Nov. In: Bergey's Manual of *Systematic Bacteriology* 2nd Edition, Volume 2 (The Proteobacteria), Part C (The Alpha-Proteobacteria). Brenner DJ, Krieg NR, Staley JT, Garrity G. (eds.), Springer, New York, USA. Pp: 1-574.

- Germida JJ, Siciliano SD, Freitas R, Seib AM, (1998). Diversity of root-associated bacteria associated with field-grown canola (*Brassica napus* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.). *FEMS Microbiol. Eco* .26: 43-50.
- Ghassemi F, Jakeman AJ, Nix HA. (1995). Salinisation of land and water resources : human causes, extent, management and case studies. *Center for resource and environmental studies*, The Australian National University, Canberra, Australia. 125 p.
- Glick BR, Penrose DM, Jiping L. (1998). A model for the lowering plant ethylene concentrations by plant growth promoting bacteria. *J. Theor. Biol.* 190: 63-68.
- Glick BR. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Hindawi Publishing corporation, scientific, waterloo*.
- Glick BR, Cheng Z, Czarny J, Duan J. (2007). Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *European Journal of Plant Pathology*. 119(3): 329-339.
- Glick BR. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol.* 41:109-117.
- Glick BR, Patten CL, Holguin G, Penrose DM. (1995). Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth promoting bacteria. *Imperial College Press*, London.
- Glick BR. (2003). Phytoremediation: synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment. *Biotechnol. Adv.* 21: 383-393.
- Gouda S, Kerry RG, Dasc G, Paramithiotisd S, Shine HS, Patra KJ. (2012). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiol. Res.* 206: 131-140.
- Gupta SS. (2003). Chemotactic response of plant-growth-promoting bacteria towards roots of vesicular-arbuscular mycorrhizal tomato plants. *FEMS Microbiol. Ecol* .45(3): 219-227.
- Gutierrez Manero FJ, Ramos B, Probanza A, Mehouchi J, Talon M. (2009). The plant growth promoting rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberellins. *Physiol. Plant* 111: 206-211.
- Gyaneshwar P, Kumar GN, Parekh LJ, Poole PS. (2002). Role of soil microorganisms in improving nutrition of plants. *Plant soil*. 245(1): 83-93.
- Hameeda B, Harini G, Rupela OP, Wani SP, Reddy G. (2008). Growth promotion of maize by phosphate solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna. *Microbiol. Res.* 163: 234-242.
- Hadas R, Okon Y (1987). Effect of *Azospirillum brasilense* inoculation on root morphology and respiration in tomato seedlings. *Soil Fertil Soils*. 5: 241-247.
- Haas D, Défago G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent *Pseudomonas*. *Nat. Rev. Microb.* 1129.
- Henry G, Thonart P, Ongena M. (2012). PAMPs, MAMPs, DAMPs and others: an update on the diversity of plant immunity elicitors. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 16: 257-268.

- Holgiun G, Glick BR. (2001). Expression of the ACC Deaminase Gene from *Enterobacter cloacae* U W 4 in *Azospirillum brasilense*. **Microb. Ecol.** 41: 281-288.
- Hugenholtz P. (2002). Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. **Genome Biol.** 3, Reviews 0003.
- Idris AH, Labuschagne N, Korsten L. (2007). Screening rhizobacteria for biological control of *Fusarium* root and crown rot of sorghum in Ethiopia. **Boil. Control.** 40: 97-106.
- Ivanova EG, Doronina NV, Trotsenko YA. (2001). Aerobic methylobacteria are capable of synthesizing auxins. **Microbial.** 70: 392-397.
- Jacobsen BJ, Zidack NK, Larson BJ. (2004). The role of *Bacillus* based biological control agents in integrated pest management systems: plant diseases. **Phytopathology.** 94: 1272-1275.
- Jain DK, Patriaui DG. (1985). Characterization of a substance produced by *Azospirillum* which causes branching of wheat root hairs. **Canadian Journal of microbiology** 31: 206-210.
- Jofre E, Lagares A, Mori G. (2004). Disruption of d-TDP-rhamnose biosynthesis modifies lipopolysaccharide core, exopolysaccharide production, and root colonization in *Azospirillum brasilense*. **FEMS Microbial. Lett.** 231 (2): 267-275.
- Joo GJ, Hamayun SM, Na CI, Kim DH, Shin , Lee IJ. (2009). *Burkholderia* sp. KCTC 11096 BP as a newly isolated gibberellin producing bacterium. **J Microbiol.** 47:167-171.
- Kamal R, Gusain YS, Kumar V. (2014). Interaction and symbiosis of fungi, Actinomycetes and plant growth promoting rhizobacteria with plants: strategies for the improvement of plants health and defense system. **Int. J. Curr. Microbial. Appl. Sci.** 3: 564-585.
- Khan MS, Zaidi A, Wani PA. (2007). Role of phosphate solubilizing microorganisms in sustainable agriculture—a review. **Agronomy for sustainable development.** 27 (1): 29-43.
- Khan MS, Zaidi A, Javed M. (2009). Microbial strategies for crop Improvement : 1-371. **Springer-verlag Berlin Heidelberg.**
- Khalid A, Arshad M, Zahir ZA. (2004). Screening plant growth-promoting rhizobacteria for improving growth-promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat . **J. Appl. Microbial.** 96: 473-480(8).
- Khalid A, Arshad M, Zahir ZA. (2006). Screening plant growth-promoting rhizobacteria phytohormones: microbial production and applications. In: **Biological Approaches to sustainable Soil systems.** (eds): N. Uphoff, A. S. Ball, E. Fernandes, H. Herren, O. Husson, M. Laing, C. Palm, J. Pretty, P. Sanchez, N. Sanginga and J. Thies. Taylor & Francis CRC, Boca Raton, Florida. P: 207-220.
- Kim YC, Jung H, Kim KY, Park SK. (2008). An effective biocontrol bioformulation against *Phytophthora* blight of pepper using growth mixtures of combined chitinolytic bacteria under different field conditions. **European Journal of Plant Pathology.** 120 (4):373-382.
- Kim KY, Jordan D, Mc Donald GA. (1998). *Enterobacter* agglomerans, phosphate Solubilizing bacteria, and microbial activity in soil: effect of carbon sources. **Soil Biol. Biochem.** 30 : 995-1003.

- Kirdi B, Zermane N. (2010). Rôle des PGPR dans la stimulation de la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites : Orobanche crenata. *ncForsk. et Cuscuta campestris Yunker /''* Role of PGPR in plant growth promotion and control of the parasitic weeds : Orobanche Crenata Forsk. and Cuscuta Campesitris. Yuncker''.

- Kloepper JW, Schroth MN. (1978). Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In: Proceedings of the 4<sup>th</sup> international conference on plant pathogenic bacteria, Volume 2, August, *Station de pathologie végétale et phytobactériologie*. France. Pp: 897-882.

- Kloepper, J. W., Zablutowicz, R. M., Tipping, E. M., Lifshitz, R. (1991). Plant growth promotion mediated by bacterial rhizosphere colonizers. In: *The rhizosphere and plant growth*. Keister, D.L., Cregan, B. P. (eds.). Springer, Netherlands. pp. 315-326.

- Kloepper, J. W. (1993). Plant-growth-promoting rhizobacteria as biological control agents, In: *Soil Microbial Ecology*, (Ed.) F. B. Jr., Metting. Marcel Dekker inc., N. Y. p.255-273.

- Kloepper, J W., R. Litshitz et R. M. Zablutowicz (1989). Free living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends Biotechnol.* 7: 39-43.

- Kloepper, J W. (1992). Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. In: FB Metting Jr, ed, *Soil Microbial Ecology: Applications in Agricultural and Environmental Management*. *Marcel Dekker Inc.*, New York, pp 255-274.

- Kloepper, J W., Ryn C. M., Zhang S. (2004). Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* sp. *Phytopathol.*, 94: 1259-1266.

- Knowles, C. J., Bunch, A. W., (1986). Microbial cyanide metabolism. *Advances in Microbial Physiology* 27, 73-111.

- Kucey, R. M. N., H. H. Janzen et M. E. Legget (1989). Microbial mediated increases in plant available phosphorus. *Adv. Agron.* 42: 199-288.

- Kucey, R. M. N., H. H. Janzen et M. E. Legget (1989). Microbial mediated increases in plant available phosphorus. *Adv. Agron.* 42: 199-228.

- Kumar, V. et N. Narula (1999). Solubilization of inorganic phosphates and growth emergence of wheat as affected by *Azobacter chroococcum* mutants. *Boil. Fert. Soils*, 28(3): 301-305.

- L'indberg, T., and Granhall, U(1984). Isolation and characterization of dinitrogen-fixing bacteria from the rhizosphere of temperate cereals and forage grasses. *Appl. Environ. Microbial.* 48: 683-689.

- Loper S. R et Gross H (2007). Genomic analysis of antifungal metabolite production by *Pseudomonas fluorescens* PF-5. *Eur. J. Plant Pathol.* 119: 265-278.

- Long S. R (2001). Genes and signals in the rhizobium-legume symbiosis-*Plant growth and physical*. 125: 69-72.

- Loper J. E., Schroth M. N. (1986). Influence of bacterial sources on indole-3 acetic acid on root elongation of sugar beet. *Phytopathology*, 76: 386-389.

- Lucy M, E. Reed et B R. Glick (2004). Application of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Anton. Leeuw. Int. J. G.* 86: 1-25.

- Lugtenberg B., Kamilova F. (2009). Plant growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev Microbiol.* 63: 541-556.
- Lyunch, J. M. (1990). The rhizosphere. Lyunch J M, (ed.) John Wiley & sons Ltd, chichester.
- Mac Millan, J (2002). Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria. *J. Plant Growth Regul.* 20, 387-442.
- Mallorca, (1982). Caractérisation de quelques modes d'actions des PGPR chez 30 souches bactériennes isolées de la rhizosphère et le rhizoplan du blé dur. *Thèse de doctorat de université des Frères Mentouri Constantine.* P 56.
- Mazurier, S., Corber and, T., Lemanceau, P., Raaijmakers, J. M. (2009). Phenazine antibiotics produced by *fluorescent Pseudomonas* contribute to natural soil suppressiveness to *Fusarium* wilt. *The ISME journal*, 3(8), 971-991.
- Mitter, N., AC. Srivastav, AS. Renu, AK. Sarbhoyet DK. Agarwal (2002). Characterization of gibberellins producing strains of *Fusarium moniliforme* based on DNA polymorphism. *Mycopathologia* 153: 187-193.
- Molina-Favero, C., Creus, C. M., Simontacchi, M., Puntarulo, S., and Lamattina, L (2008). Aerobic nitric oxide production by *Azospirillum brasilense* Sp 245 and its influence on root architecture in tomato. *Mol. Plant Microbe Interact.* 21: 1001-1009.
- Moulin, L., Munive, A., Dreyfus, B., Boivin-Masson, C. (2001). Nodulation of legumes by members of the  $\beta$ -subclass of Proteobacteria. *Nature*, 411(6840), 948-950.
- Munees A, Mulugetakibret. (2013). Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective, *Journal of King Saud University-Science*, January Volume 26, Issue 1, p 1-20.
- Narula N., Deubel A., Gans W., Behl R. K., Merbach W. (2006). Paranodules and colonization of wheat roots by phytohormone producing bacteria in soil. *Plant Soil Environ*, 52: 119-129.
- Neilands J. B., Leong S. A. (1986). Siderophore in relation to plant growth and disease. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 37: 187-208.
- Neilands, J. B., (1995). Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.* 270, 26723-26726.
- Nester, E W., MP. Gordon, RM. Amasinoet MF. Yanofsky (1984). Crown gall: a molecular and physiological analysis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35: 387-413.
- Nieto K F et W T. Frankenberger (1989). Biosynthesis of cytokinins in soil. *Sci. Soc. Am. J.* 53(3): 735-740.
- Niranjana, S. R., Hariprasad, P(2014). Understanding the Mechanism Involved in PGPR-Mediated Growth Promotion and suppression of Biotic and Abiotic Stress in Plants. In : *Future Challenges in Crop Protection Against Fungal Pathogens*. Goyal, A., Manoharachary, C. (Eds), Springer, New York, USA. pp. 59-108.

- Okon, Y., Labanderagonzalez, C. A. (1994). Agronomic applications of Azospirillum-an evaluation of 20 years worldwide field inoculation. *Soil Biol. Biochem.* 26: 1591-1601.
- Okon .Y and Hadar. Y (1987). Microbial inoculants as crop-yield enhancers CRC crit. Rev.*Biotechnol.* 6: 61-85.
- Oldroyd, G E., E M. Engstrom, S R. Long (2001). Ethylene inhibits the Nod factor signal transduction pathway of Medicago truncatula. *Plant all.* 13: 1835-1849.
- Ongena M., Giger A., Jacques P., Dommes J., Thonaut P. (2002). Study of bacterial determinants involved in the induction of systemic resistance in bean by *Pseudomonas putida* BTP1. Euro. J. *Plant Pathol.*, 108: 187-196.
- Ovadis, M., Liu, X., Gavriel, S., Ismailov, Z., Chet, I., Chernin, L. (2004). The global regulator genes from biocontrol strain *Serratia phymuthica* IC 1270 : cloning, sequencing, and functional studies. *Journal of bacteriology*, 186(15), 4986-4993.
- Parry, J. A., Jan, S., Kamili, A. N., Qadri, R. A., Egamberdieva, D., Ahmed, P. (2016). Current perspectives on plant growth-promoting rhizobacteria. *J. Plant Growth Regul.* 35: 877-902.
- Paul, E. A., et F. E. Clark (1996). *Soil Microbiology and Biochemistry*, 2<sup>nd</sup> Edition. Academic Press, New York.
- Penrose, D. M. et Glick BR (2001). Levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in exudates and extracts of canola seeds treated with plant growth promoting bacteria. *Can. J. Microbial.* 47: 368-372.
- Pérez-Montano F., Alias-Villegas C., Bellogin R. A., del cerro P., Espuny M. R., Jiménez-Guerrero I., et al (2014). Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important Plant : from microorganism capacities to crop production. *Microbial. Res.* 169, 325-336.
- Piano S., Neyrotti V., Migheli Q., Gullino M. L. (1997). Biocontrol capability of *Metschnikowia pulcherrima* against *Botrytis* postharvest rot of apple. *Postharvest Biol. Technol.* 11(3): 131-140.
- Pilon-Smits E. (2005). Phytoremediation. *Ann. Rev. Plant Biol.* 66: 948-955.
- Podile, AR. et GK. Kishore (2006). Plant growth promoting rhizobacteria. In: Gnanamanickam SS (ed) *Plant-associated bacteria: rhizosphere bacteria*. Springer, Netherlands, pp 195-230.
- Pradhan, N. et LB. Sukla (2005). Solubilization of inorganic Phosphate by fungi isolated from agriculture soil. *Afr. J. Biotechnol.* 5(10): 850-854.
- Raza, W., Yousaf, S., Rajer, F. U. (2016). Plant growth promoting activity of volatile organic compounds produced by Bio-control strains. *Sci. Lett.* 4: 40-43.
- Reyes M. E. Q., Rohrbach K. G., Paull R. E. (2004). Microbial antagonists control postharvest black rot of pineapple fruit. *Postharvest Biol. Technol.* 33(2): 193-203.
- Roberts MF. (2005). Organic compatible solutes of halotolerant and halophilic microorganisms. *Bio Med.* 1: 5-30.

- Rossum D. V., Muyotcha A., Verserveld V. W., Stouthmer. A. H. and Boogerd F. C. (1994). Siderophore production by Bradyrhizobium spp. Stains nodulating groundnut. *Plant and Soil* 163: 177-187.
- Ryu R., Patten C. L. (2008). Aromatic aminoacid-dependent expression of indole-3-pyruvate decarboxylase is regulated by 4 Tyr R in Enterobacter cloacae U W5. Am. Soc. *Microbial.*, 19: 1-35.
- Salisbury, F B. et C W. Ross (1992). *Plant physiology*. Wadsworth, Belmont, CA.
- Santoro, M. V., Bogino, P. C. Nocelli, N., Cappellari, L. R., Giordano, W. F., Banchio, E. (2016). Analysis of plant growth promoting effects of *Fluorescent Pseudomonas* strains isolated from Mentha piperita Rhizosphere and effects of their volatile organic compounds on essential oil composition. *Front. Microbial.* 7: 1-17.
- Sawada, H., Kuykendall, L. D., Young, J. M. (2003). Changing concepts in the systematics of bacterial nitrogen-fixing legume symbionts. *The Journal of general and applied microbiology*, 49(3), 155-179.
- Sharma, K., G. Dak, A. Agrawal, M. Bhatnagar et R. Sharma (2007). Effect of phosphate solubilizing bacteria on the germination of Cicer arietinum seed and seedling growth. *J. Herb. Toxicol.*, 1: 61-63.
- Siddiqui, Z. A., Mahmood, I. (1999). Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes : a review. *Bioresource Technology*, 69(2), 167-179.
- Somers E, J. Vanderleyden et M. Srinivasan (2004). Rhizosphere bacterial signaling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbial.* 304: 205-240.
- Son, TTN., CN. Diep et TTM. Giang (2006). Effect of brady rhizobia and phosphate solubilizing Bacteria application on soy bean in rotational system in the Mekong delta. *omonrice* 14: 48-57.
- Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism. Plant signaling. *FEMS Microbiol. Rev.*, 31(4): 425-448.
- Spaepen S., Vanderleyden J., Okon Y. (2009). Plant growth-promoting actions of rhizobacteria. In: van Loon LC (ed) *Advances in botanical research*, vol 51. Academic, Burlington, 283-320.
- Steenhoudt, O., and Vanderleyden, J (2000). Azospirillum, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbial. Rev.* 24: 487-506.
- 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.
- Sundra, B., V. Natarajan et K. Hari (2002). Influence of phosphorus solubilizing bacteria on the changes in soil available phosphorus and sugarcane yields. *Field Crops Res.* 77: 43-49.
- Subbarao, NS. (1988). Phosphate solubilizing microorganism In: *Biofertilizer in agriculture and forestry*. Regional Biofertilizer Development Centre, Hissar, India, pp 133-142.

- Singh, J. S. et Singh, D. P. (2013). Plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR): Microbes in Sustainable Agriculture. In: Malik A. et al (eds). Management of **Microbial** Resources in the Environment. Springer science+ Business Media, Dordrecht, The Netherlands, pp 361-385.

- Tanji KK. (2002). Salinity in the soil environment. Chap2. In A. Lauchli et U. Luttig (eds.), Salinity : **environment-plants-molecules**. Kluwer, Dordrecht. Netherlands.pp. 21-51.

- Tariq M. Hameed S, Yasmeen T, Zahid M , et al. (2014). Molecular characterization and identification of plant growth promoting endophytic bacteria isolated from the root nodules of pea (*Pisum sativum* L.) *World J Microbial Biotechnol* 30: 719-725.

- Taurian, T., Anzuay, M. S., Angelini, J. G., Tonelli, M. L., Luduena, L., Pena, D., et al. (2010). Phosphate-solubilizing peanut associated bacteria : screening for plant growth-promoting activities. *Plant and soil*, 329(1-2), 421-431.

- Tejera, N. A., Ortega, E., Gonzalez-Lopez, J., Lluch, C. (2003). Effect of some abiotic factors on the biological activity of *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Journal of applied microbiology*, 95(3), 528-535.

- 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, p. 446. In: Tielkes, E. (ed), Utilisation of diversity in land use systems: sustainable and organic Approaches to Meet Human Needs., *leguminosarum* bv. *Viciae*, *Appl. Soil Ecol.* 17: 97-105.

- Thomasnow, L. S., Bonsall, R. F., Weller, D. M. (1997). Antibiotic production by soil and rhizosphere microbes in situ. *Manual of environmental microbiology*, ASM Press, Washington, DC, USA. pp. 493-499.

- Timmusk. SNS., B. Nicander, U. Granhallet E. Tillberg (1999). Cytokine production by *Paenibacillus polymyxa*. *Soil Biol. Biochem.* 31: 1847-1852.

- Tien, T. M, M. S. Gaskin, D. H. Hubbel (1979). Plant growth substance produced by *Azospirillum brasilense* and thier effect on the growth of pearl millet. *Appl. Environ. Micro.*, 37(5): 1016-1024.

- Tsakelova, EA., SY. Klimova, TA. Cherdyntsena, AI. Netrusov (2006). Microbial producers of plant growth stimulators and their practical use: a review. *Appl. Biochem. Microbial.* 42: 117-126.

- Van Loon, LC., PBJ. Geraatset HJM. Linthorst (2006). Ethylene as a modulator of disease resistance in plants. *Trends Plant Sci.* 11: 184-190.

- Vassilev, N., Vassileva, M., Nikolaeva, I. (2006). Simultaneous P-solubilizing and biocontrol activity of microorganisms: potentials and future trends. *Applied microbiology and biotechnology*, 71(2), 137-144.

- Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant soil* 255: 571-586.

- Viera D S J (1990). Workshop Européen sur la physiologie, la biochimie et la génétique de la résistance a la sécheresse chez les plantes. *Colloque soc. BOT.*, 147P.

- Viveros, O.M., Jorquera, M.A., Crowley, D.E., Gajardo, G., Mora, M.L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 10:293-319.

- Voisard, C., Keel, C., Haas, D., Defago, G., (1989). Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of tobacco under anotobiotic conditions. *EMBD Journal* 8, 351-358.

- Walters, D. R., Ratsep, J., Havis, N.D (2013). Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *J. Exp. Bot.* 64:1263-1280.

- Wenxing, H., Y. Tuo, Shongyang et S. Lina (2008). PGPR bio-fertilizers producing and its effect on *Avena sativa* growth and quality development. *Acta Pratac. Sinica*, 17: 75-84.

- Whitelaw, M A. (2000). Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Adv. Agron.* 69: 99-151.

-Yazdani, M., MA. Bahmanyar, H. Pirashti et M. A. Esmaili. (2009). Effect of phosphate solubilization Microorganisms (PSM) and plant Growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield components of Corn (*Zea mays* L). World Academy of science, Engin. *Technol.*, 49: 90-92.

- Yancey, P., Clark, M. E., Hand, S. C., Bomlus, R. D., Somero, G. N. (1982). Living with water stress: evolution of osmolyte system. *Science*. 21: 1214-1222.

- Zahir, Z A, M. Arshad et WT. Frankenberger (2004). Plant Growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Adv. Agron.*, 81, 97-168.

-Zaidi, A., Khan, M.S., Ahemad, M., Oves, M., 2009. Plant growth promotion by phosphate solubilizing bacteria. *Acta Microbiol.Immunol. Hung.* 56,263-284.

- 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. *Mol. Plant Microbe Interact.* 21: 737-744.

## Résumé

Certaines bactéries provenant du sol sont reconnues pour posséder certaines caractéristiques bénéfiques pour les plantes tant au niveau de l'augmentation de la croissance qu'au niveau du contrôle des pathogènes. Plusieurs genres bactériens sont reconnus pour être capables d'aider la croissance des plantes et sont regroupés sous le nom PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Les PGPR peuvent influencer la croissance des plantes de façon directe ou indirecte. Les mécanismes impliqués directement sont la sécrétion d'hormones (auxines, gibbérellines, cytokines, etc.) ou en facilitant l'absorption de nutriments (fixation d'azote, solubilisation de phosphate). Indirectement, les PGPR peuvent aider la croissance des plantes *via* la sécrétion d'antibiotiques ou d'enzymes limitant les phytopathogènes.

Les rhizobactéries sont capables de s'adapter à des conditions défavorables comme la forte salinité, et la sécheresse et d'améliorer la croissance des plantes *via* l'accumulation de solutés, comme « solutés compatibles, accélération de la vitesse de croissance, raccourcissement de la période végétative, floraison précoce, amélioration des réductions des pertes en eau, augmentation des capacités photosynthétiques, diminution de la sensibilité des plantes *via* réduction de léthylène in *planta*, activation des mécanismes d'osmo-protection et amélioration de la survie (via accumulation de tréhalose).

Les PGPR sont également très intéressants pour l'utilisation dans l'agriculture comme biofertilisants, biopesticides et dans la bioremédiation.

**Mots clés :** biofertilisants, PGPR, phytohormones, salinité, sécheresse.

## ملخص

من المعروف أن بعض بكتيريا التربة لها خصائص مفيدة معينة للنباتات من حيث زيادة النمو ومراقبة مسببات الأمراض. العديد من الأصناف البكتيرية قادرة على المساعدة في نمو النبات و المعروفة باسم (PGPR). PGPR يمكن ان تؤثر على نمو النباتات بطريق مباشرة او غير مباشرة. الاليات المباشرة تتمثل في إفراز الهرمونات (الأكسينات، الجبرلين، السيتوكينات، إلخ) أو عن طريق تسهيل امتصاص العناصر الغذائية (تثبيت النيتروجين، إذابة الفوسفات). أما الشكل غير المباشر، PGPR تساعد نمو النباتات عن طريق إفراز المضادات الحيوية أو الإنزيمات التي تحد من مسببات الأمراض النباتية.

بكتيريا الارض لها القدرة على التأقلم في ظروف عيش ملائمة مثل الملوحة العالية و الجفاف و القدرة على مساعدة نمو النباتات من خلال استهلاك محلولات التوافق وزيادة سرعة النمو و تقصير المدة النباتية , الازهار المبكر, تحسين الحد من ضياع الماء , زيادة القدرة على التركيب الضوئي , نقصان الحساسية للنباتات عبر التخفيض من *éthylène* لدى النباتات تنشيط الوظائف الحماية ضد الجفاف , تحسين العيش (من خلال استهلاك السكر الثلاثي).

PGPR أيضا جد مهمة للاستعمال الزراعي كأسمدة حيوية أو مبيدات حيوية والمعالجة البيولوجية .

**الكلمات المفتاحية:** PGPR ، الهرمونات النباتية ، الجفاف ، الملوحة ، الأسمدة الحيوية.