



**& République Algérienne Démocratique et Populaire**  
**Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique**  
**Université de Larbi Tébessi - Tébessa**



**Faculté des Sciences Exactes et des Sciences de la Nature et de la Vie**

**Département : Etres vivants**

**Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de master**

**Domaine: Sciences de la nature et de la vie**

**Filière: Sciences biologiques**

**Option: Biologie et physiologie végétale**

**Thème:**

**Bactéries responsables de la croissance des  
végétaux (PGPR : Plant growth promoting  
Rhizobacteria).**

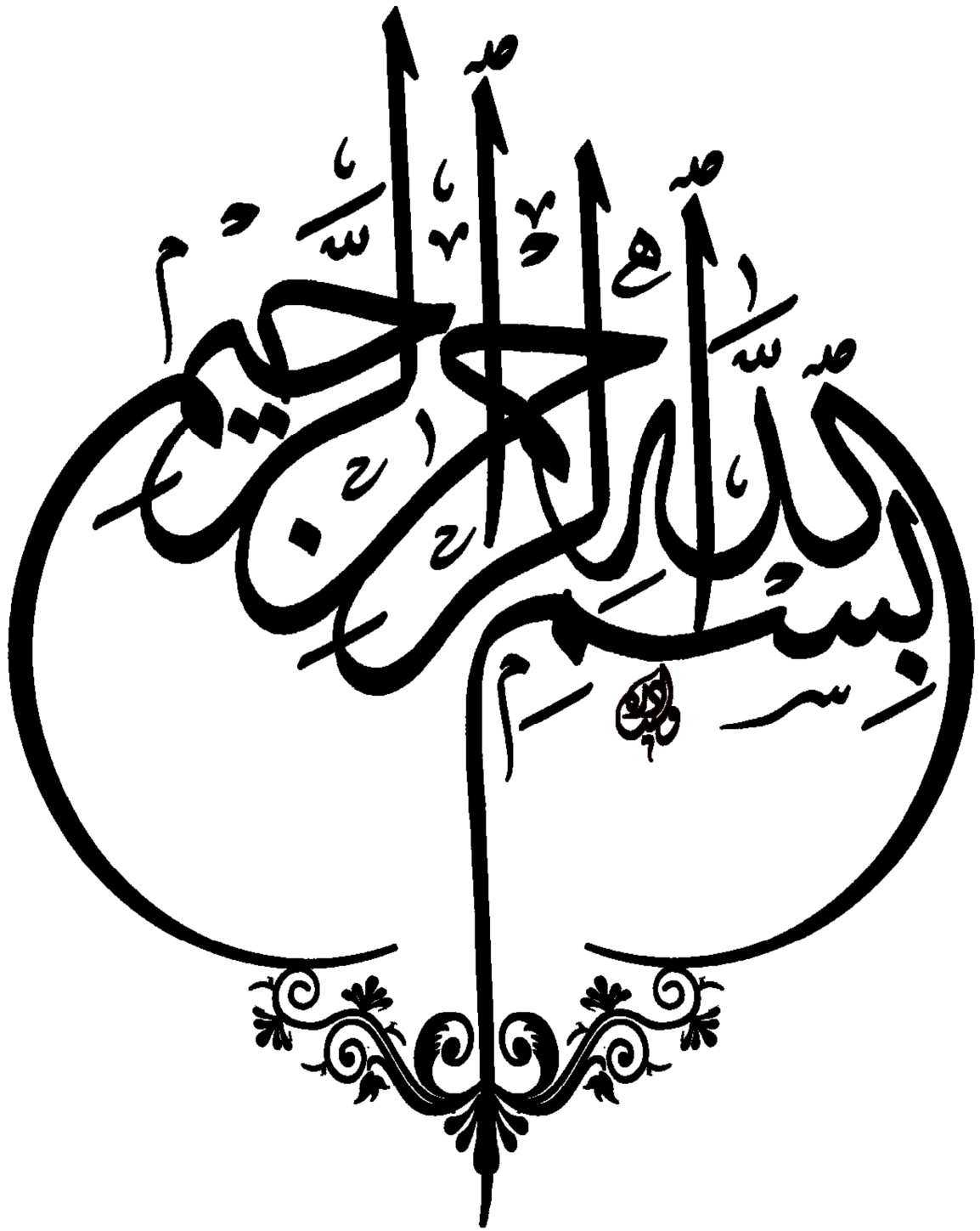
**Présenté par:**

**FAKROUNE Kawther**

**Devant le jury composé de :**

<b>Nom et prénom</b>	<b>Grade</b>	<b>Université</b>	<b>Statut</b>
<b>Dr. FATMI Hindel</b>	<b>MCB</b>	<b>Larbi TEBESSI-Tébessa</b>	<b>Président</b>
<b>Dr. DEKAK Ahmed</b>	<b>MCA</b>	<b>Larbi TEBESSI-Tébessa</b>	<b>Promoteur</b>
<b>Melle. GHEDABNIA Karima</b>	<b>MAA</b>	<b>Larbi TEBESSI-Tébessa</b>	<b>Examinatrice</b>

**2020/2021**





## **Remerciements**

**Je tiens à remercier en particuliers mon promoteur, Dr. Ahmed Dekak pour m'avoir encadré tout le long de ce travail, pour son soutien. Il fut toujours présent, je lui réserve**

**La plus haute reconnaissance pour : sa grande disponibilité, son ouverture d'esprit, son dynamisme et son optimisme, ainsi que pour ses multiples et précieux conseils scientifiques, professionnels et tout simplement humains.**

**Je tiens à remercier les membres de jury : Dr. FATMI hindel et Melle. GHDABNIA karima**

**Je témoigne aussi, notre profonde gratitude à l'égard des enseignants de la faculté des sciences exactes et sciences de la nature et de la vie pour l'intérêt qu'ils ont manifesté à notre formation et tous les efforts qu'ils ont déployés pour nous permettre de réaliser ce travail dans les meilleures conditions. A tous ceux et celles qui nous ont aidés, de près ou de loin.**



**Dédicaces**

**Je dédie ce mémoire :**

**A mes parents FATMA et KHALIL qui ont été  
toujours à mes côtés pour me soutenir et me donner  
le courage pour terminer mes études, pour la  
confiance et leurs mots d'encouragement.**

**Merci ma chère maman et mon glorieux papa je vous aime  
beaucoup.**

**A ma sœur ALIA et ses enfants MOHIB et MAISSEM**

**A mes frères BILEL et KHAIR EDDINE .**

**Qui été toujours à mes côtés et qui n'ont  
Jamais cessé de me soutenir et de m'encourager  
Ces simples mots ne me permettront pas de vous  
exprimer mes remerciements.**

**Amon marie AHMED pour son aide et ses encouragements ainsi qu' à toute ma belle  
famille.**

**A mes tantes RHIFA et DJAHIDA et ses enfants AMIRA et AMINE**

**A toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide pour finir ce travail.**



## **Résumé**

Les bactéries du sol Rhizosphériques ou endophytiques des racines des végétaux réservent une importance très marquante pour le développement durable de l'environnement et de l'agriculture.

Ces bactéries bénéfiques (PGPR) sont capable de solubiliser les minéraux à partir de leur forme complexe dans le sol pour être absorbé par les racines des plantes comme la solubilisation du Phosphate, Potassium, calcium et le pouvoir chélateur pour la solubilisation de Fer et production des phytohormones ainsi comme protecteur des cultures contre certaines maladies ravageuses.

A l'instar de ces capacités bénéfiques il est judicieux d'approfondir la recherche dans cet axe pour mettre en évidence le rôle que peut jouer par ces bactéries dans le développement durable de l'agriculture et la sauvegarde des écosystèmes naturels.

## **Mots clés**

PGPR ; Bactéries Rhizosphériques ; Bactéries Endophytiques, Développement durable

## **Abstract**

Rhizospheric or endophytic soil bacteria of plant roots are of great importance for the sustainable development of the environment and agriculture.

These beneficial bacteria (PGPR) are able to solubilize minerals from their complex form in the soil to be absorbed by the roots of plants as the solubilization of Phosphate, Potassium, Calcium and siderophore power for the solubilization of Iron and production of phytohormones as well as crop protector against certain phyto-devastating diseases.

Like these bacterial beneficial capacities, it is wise to deepen research in this area in order to highlight the role that these bacteria can play in the sustainable development of agriculture and the safeguard of natural ecosystems.

## **Key words**

PGPR; Rhizospheric bacteria; Endophytic bacteria; Sustainable development

## الملخص

تعتبر بكتيريا التربة الجذرية أو الداخلية من جذور النباتات ذات أهمية كبيرة للتنمية المستدامة للبيئة والزراعة.

هذه البكتيريا المفيدة (PGPR) قادرة على إذابة المعادن من شكلها المعقد في التربة ليتم امتصاصها بواسطة جذور النباتات مثل إذابة الفوسفات والبوتاسيوم والكالسيوم وإذابة الحديد وإنتاج الهرمونات النباتية وكذلك حماية المحاصيل ضد بعض الأمراض الضارة للنبات.

مثل هذه القدرات المفيدة للبكتيريا ، من الحكمة تعميق البحث في هذا المجال من أجل إبراز الدور الذي يمكن أن تلعبه هذه البكتيريا في التنمية المستدامة للزراعة وحماية النظم البيئية الطبيعية.

## الكلمات المفتاحية:

PGPR, بكتيريا التربة الجذرية, بكتيريا التربة الداخلية, التنمية المستدامة

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure</b>	<b>Titre</b>	<b>Page</b>
<b>Figure 01</b>	<b>Schéma présente une coupe de larhizosphère</b>	<b>3</b>
<b>Figure 02</b>	<b>Structure Schématique de la rhizosphère</b>	<b>4</b>
<b>Figure0 3</b>	<b>Les mécanismes d'action des rhizobactéries</b>	<b>6</b>
<b>Figure 04</b>	<b>Représention schématique de la promotion directe et indirecte de la croissance des plantes</b>	<b>10</b>
<b>Figure 05</b>	<b>solubilisation du phosphore utilisé par le PGPR</b>	<b>12</b>
<b>Figure06</b>	<b>Mécanismes d'action des bactéries solubilisant les phosphates</b>	<b>12</b>
<b>Figure 07</b>	<b>mécanismes de solubilisation du P et du K par les PGPR</b>	<b>13</b>
<b>Figure 08</b>	<b>Fonctions biologiques des sidérophores</b>	<b>19</b>

## **LISTE DES TABLEAUX**

<b>Tableau</b>	<b>Titre</b>	<b>Page</b>
<b>Tableau 1</b>	<b>Classification des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes contrôlées par les PGPR</b>	<b>17</b>
<b>Tableau 2</b>	<b>Classification de <i>Pantoea agglomerans</i></b>	<b>23</b>
<b>Tableau 3</b>	<b>Evolution du genre <i>Bacillus</i></b>	<b>25</b>

## TABLES DES MATIERES

<b>Titres</b>	<b>Pages</b>
<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>Chapitre 1 : La rhizosphère</b>	
<b>1 Généralité sur les rhizosphères</b>	<b>3</b>
<b>2 L'effet rhizosphère</b>	<b>3</b>
<b>3 La faune et la flore de la rhizosphère</b>	<b>5</b>
<b>3.1 La faune</b>	<b>5</b>
<b>3.2 La flore rhizosphérique</b>	<b>5</b>
<b>3.2.1 Les actinomycètes</b>	<b>5</b>
<b>3.2.2 Les champignons</b>	<b>6</b>
<b>3.2.3 Les rhizobactéries</b>	<b>6</b>
<b>4 Les différents types d'interaction dans la rhizosphère</b>	<b>7</b>
<b>4.1 Les interactions entre les microorganismes de la rhizosphère</b>	<b>7</b>
<b>4.1.1 La symbiose</b>	<b>7</b>
<b>4.1.2 Parasitisme</b>	<b>7</b>
<b>4.1.3 Compétition</b>	<b>7</b>
<b>4.2 Les interactions entre les microorganismes et les plantes</b>	<b>7</b>
<b>4.2.1 Les symbioses racinaire des plantes</b>	<b>7</b>
<b>4.2.2 Les endosymbioses racinaires</b>	<b>8</b>
<b>4.2.3 Les symbioses fixatrices d'azote</b>	<b>8</b>
<b>Chapitre II : Les bactéries promotrices de la croissance des plantes</b>	
<b>1 Définition des bactéries promotrice de croissance des plantes</b>	<b>10</b>
<b>2 Effet direct des PGPR sur les plantes</b>	<b>11</b>
<b>2.1 La fixation de l'azote</b>	<b>11</b>
<b>2.2 La solubilisation du phosphate</b>	<b>11</b>
<b>2.3 La solubilisation du potassium</b>	<b>13</b>
<b>2.4 La production des sidérophores</b>	<b>14</b>
<b>2.5 La production des phytohormones</b>	<b>14</b>
<b>2.5.1 L'acide gibbérellique</b>	<b>14</b>
<b>2.5.2 Les cytokinines</b>	<b>15</b>
<b>2.5.3 L'acide abscissique</b>	<b>15</b>
<b>2.5.4 L'éthylène</b>	<b>15</b>
<b>2.5.5 L'auxine</b>	<b>15</b>
<b>3 Effet indirecte des PGPR sur les plantes</b>	<b>18</b>
<b>3.1 La production des antibiotiques</b>	<b>18</b>
<b>3.2 Induction d'un système de résistance</b>	<b>18</b>
<b>3.3 Effet phytoprotecteur des Sidérophores</b>	<b>18</b>
<b>Chapitre III : plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR)</b>	
<b>1 Diversité taxonomique des PGPR</b>	<b>20</b>
<b>1.1 Alphaproteobacteria</b>	<b>20</b>
<b>1.2 Betaproteobacteria</b>	<b>21</b>



<b>1.3 Actinobacteria-</b>	<b>21</b>
<b>1.4 Gammaproteobacteria-</b>	<b>21</b>
<b>1.4.1 Pantoea agglomerans</b>	<b>21</b>
<b>1.4 .1.1 Définition et caractères généraux</b>	<b>21</b>
<b>1.4.1.2 Habitat et écologie</b>	<b>22</b>
<b>1.5 Firmicutes</b>	<b>24</b>
<b>1.5.1 Bacillus</b>	<b>24</b>
<b>1.5.1.1 Taxonomie</b>	<b>24</b>
<b>Chapitre IV Effets des PGPR sur la croissance végétale</b>	
<b>1 Intérêt agronomique et écologique de PGPR</b>	<b>26</b>
<b>1.1 Intérêt agronomique</b>	<b>26</b>
<b>1.1.1 Rendement et composantes du rendement-</b>	<b>26</b>
<b>1.1.2 Germination et émergence</b>	<b>27</b>
<b>1.1.3 Enracinement des boutures</b>	<b>27</b>
<b>1.1.4 Absorption des nutriment</b>	<b>28</b>
<b>1.1.5 Effets bénéfiques des PGPR (s) en milieu salin</b>	<b>29</b>
<b>1.2 Intérêt écologique</b>	<b>30</b>
<b>1.2.1 Effet des facteurs écologiques sur la performance des PGPR</b>	<b>30</b>
<b>1.3 Phytoremediation des métaux lourds et intervention des PGPR</b>	<b>30</b>
<b>Conclusion</b>	<b>32</b>
<b>Référence bibliographique</b>	<b>33</b>

## LISTE DES ABREVIATIONS

<b>PGPR</b>	<b>Plant Growth Promoting Rhizobacteria.</b>
<b>ABA</b>	acide abscissique.
<b>N<sub>2</sub></b>	azote atmosphérique.
<b>PH</b>	potentiel d'hydrogène.
<b>N</b>	Azote
<b>NO<sub>3</sub></b>	Nitrates
<b>NH<sub>4</sub><sup>+</sup></b>	Ion ammonium.
<b>NH<sub>3</sub></b>	Ammoniaque
<b>AIA</b>	acide indole acétique

# *Introduction*

## **Introduction**

Le développement durable de l'environnement, en particulier pour l'agriculture durable, doit être exempté de l'utilisation abusive d'engrais chimiques dégradant la diversité biologique et la fertilité des sols simultanément et avait soulevé plusieurs inquiétudes pour trouver les alternatives, qui sont d'origine naturelle.

Les plantes constituent un excellent écosystème avec des micro-organismes qui interagissent à différents degrés sous l'attraction vers des sécrétions de divers métabolites appelés exsudats racinaires. Depuis que Hiltner en 1904 a compris que « Rhizosphère », c'est-à-dire que la couche de sol influencée par les racines est beaucoup plus riche en bactéries que le sol en vrac environnant.

Le rôle de la microbiologie de la rhizosphère a été établi comme une arène d'agriculture et d'économie durables. La recherche de micro-organismes bénéfiques souhaités, notamment des bactéries, des champignons, des actinobactéries, des protozoaires et des algues, est de loin la plus courante. Chaque gramme de terre contient jusqu'à 10 milliards de bactéries, probablement en raison de leur capacité à se développer rapidement. Ces bactéries sont liées à la surface des particules de sol et des agrégats de sol ; un bon nombre d'entre eux interagissent avec les racines des plantes, donc rhizosphériques dans la nature. L'interaction entre les bactéries et la plante peut être nocive ou neutre et se sont parfois avérées bénéfiques à celle des plantes.

Ces avantages peuvent se produire soit par relation symbiotique, associative et libre avec les racines des plantes (Glick 1995 ) pour leur fournir un état sain.

Dans une plante saine, toutes les réactions biochimiques sont en état d'équilibre. Si toute déviation due à des stress biotiques ou abiotiques vient de quelque manière que ce soit, elle a tendance à perturber les processus métaboliques rendant la plante malsaine. De telles plantes surmontent cet état des lieux en utilisant divers intrants sous forme de voies biologiques soit par ajout de compost organique ou par rotation des cultures. Il existe une autre alternative sous la forme des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes, c'est-à-dire les PGPR qui supplantent les stress affectant la croissance et le développement des plantes.

Ces bactéries libres ou endophytes sont non seulement fonctionnel et diversifié dans l'habitat, mais également capable de supporter la plante la croissance et le développement.

Dans le scénario récent, les cultures de plein champ sont conçues pour nourrir la population en augmentation phénoménale qui est devenue en grande partie basée sur les

produits chimiques et intensifs en intrants. Cela a accéléré le processus d'épuisement des ressources et de pollution de l'environnement.

Le plateau des rendements des cultures et la baisse de la réponse fortement réduit la durabilité de l'écosystème des cultures. Les inoculants microbiens, qui sont des micro-organismes bénéfiques naturels, tenir la promesse en raison de l'auto-réplication, des intrants non toxiques et augmenter la productivité et protection des bénéfiques de la production végétale. Ils font contributions importantes à la fertilité et à la productivité des plantes et du sol.

Les efforts réalisés au cours de la dernière décennie ont fait prendre conscience des intrants bon marché parmi les producteurs. De plus, il y a une préoccupation croissante pour déplacer l'agriculture chimique à organique qui, en partie réduire la pression sur la demande de produits chimiques, augmenter la crédibilité et la durabilité pour élever des cultures de plein champ saines.

*Chapitre I :*  
*Rhizosphère*



## 1. Généralité sur la rhizosphère

Le terme rhizosphère (éthymologiquement rhiza : racine, sphère : ce qui entoure) a été proposé la première fois en 1904 par un chercheur allemand (Hiltner) pour décrire la zone de sol qui entoure la racine et qui est directement ou indirectement influencée par la racine. La rhizosphère peut être qualifiée de moitié cachée du système racinaire qui est lui-même cryptique (**figure 01**). Au sein de la rhizosphère, on distingue le rhizoplan, qui correspond à l'interface sol/racine, et le sol adhérent au système racinaire, qui est le sol restant attaché aux racines après agitation vigoureuse. La racine modifie les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques du sol rhizosphérique. Cet effet résulte des prélèvements racinaires d'eau et d'éléments minéraux mais surtout de la libération de composés organiques. Le volume de sol soumis à l'effet rhizosphérique est déterminé par la zone de diffusion des molécules organiques solubles et des composés volatils libérés par la racine (Stengel et Gelin, 1998).

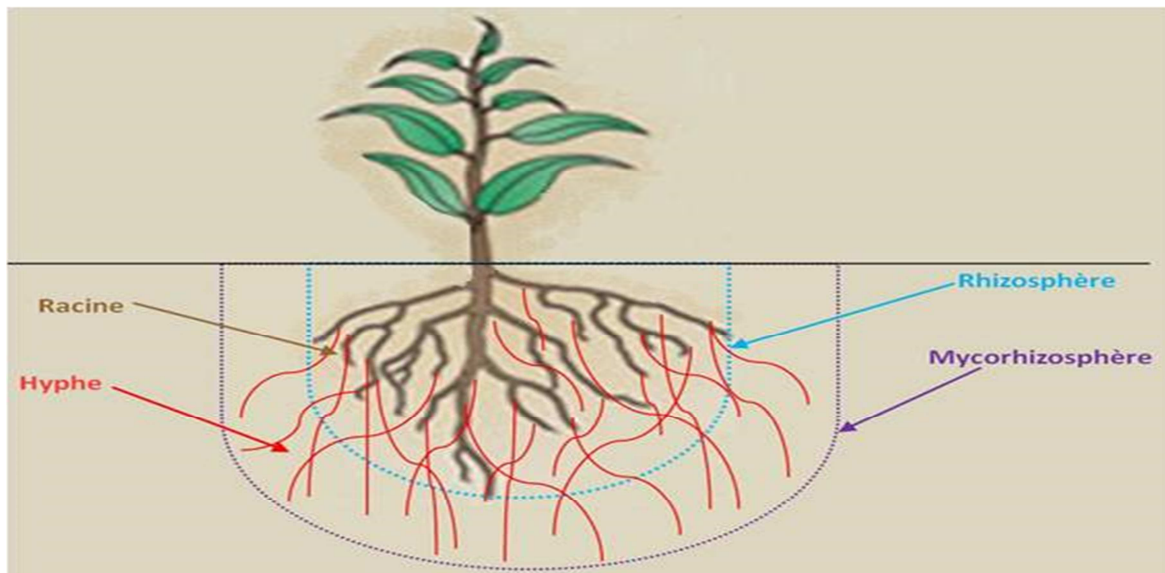


Figure 01. Schéma présente une coupe de la rhizosphère (Stengel et Gelin, 1998)

## 2. L'effet rhizosphère

Des phénomènes écologiques particuliers se produisent au niveau de la rhizosphère. En effet, les racines libèrent beaucoup de matières organiques sous forme de mucilage, d'exsudats et plus que 40% des produits de photosynthèse passent au niveau du système racinaire (Soufiane, 1989). L'exsudation ; ce terme est souvent employé abusivement comme synonyme de rhizodéposition. Elle désigne en fait la diffusion passive hors des cellules de composés solubles de faible poids moléculaire, par exemple des sucres ou des acides aminés, qui sont rapidement métabolisés par les microorganismes (Davet, 1996 ; Aouar, 2012).

Les exsudats racinaires représentent un élément clé dans les échanges entre la plante et les rhizobactéries, dont la densité et la diversité microbienne au tour des racines est en liaison directe avec la nature et la quantité des exsudats racinaires, cette influence se manifeste par une modification de la croissance de la plante (Lemanceau, 1992).

- **L'endorhizosphère** Comprend des parties du cortex et l'endoderme dans lesquelles les microbes et les cations peuvent occuper l'espace libre entre les cellules (espace apoplastique), de ce fait, le contact entre la plante et les microorganismes aura lieu à l'intérieur des racines (David et McNear, 2013)
- **Le rhizoplan** Il représente la zone médiane directement adjacente à la racine, y compris l'épiderme racinaire et le mucilage (David et McNear, 2013).
- **L'ectorhizosphère** Il représente la zone extérieure qui se trouve directement après le rhizoplan (David et McNear, 2013)

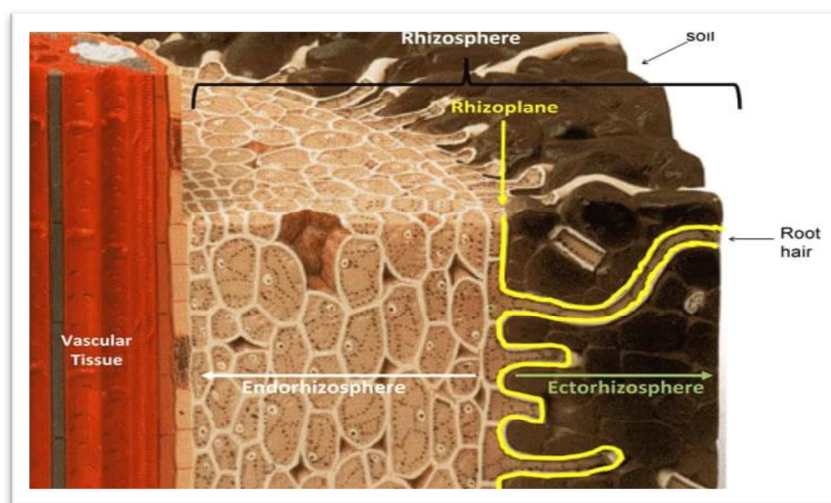


Figure 02. Structure Schématique de la rhizosphère (David et McNear, 2013)

### **3 .La faune et la flore de la rhizosphère**

Le sol, où cohabitent les racines des végétaux, les animaux et les microorganismes, est un assemblage complexe de substances minérales et organiques, de gaz et d'eau, à l'intérieur duquel se déroulent simultanément des phénomènes de dégradation et de synthèse. Il est considéré comme « un système écologique ». Chaque type de sol offre des potentialités énergétiques différentes qui se traduisent par des modifications de la flore et de la faune (Arpin et al., 1980 ; Gobat et al., 2010).

#### **3.1. La faune**

La faune rhizosphérique est constituée principalement d'organismes microscopique appelé la microfaune (<0,2mm) comme les protozoaires, les nématodes rotifères et les acariens. D'autre sont des animaux qu'on attribuera à la méso faune (0,2 à 4mm) comme les insectes et les microarthropodes (Arpin et al., 1980). La faune rhizosphérique joue un rôle important dans l'équilibre des différentes relations. Chaque espèce occupe une niche qui lui est propre et joue un rôle particulier dans le recyclage de la matière organique, l'échange globaux d'énergie, les fonctions et les propriétés du sol (structure, fertilité, qualité) elle assure aussi la fragmentation des débris végétaux et la fabrication de l'humus ce qui augmente considérablement les surfaces de contact avec les micro-organismes (Fuchs et al., 1999). Cependant, cet équilibre est relativement fragile, le plus souvent, ces animaux sont extrêmement sensibles à des faibles variations de pH, d'humidité, de température et de teneur en matière organique (Arpin et al., 1980).

#### **3.2 La flore rhizosphérique**

Elle est représentée par quelques métazoaires, des protozoaires, des algues microscopiques, des champignons, des bactéries dont des actinomycètes, des cyanobactéries et des virus (Maier et al., 2009).

##### **3.2.1. Les actinomycètes**

Les véritables Actinobacteria, également connus sous le nom d'actinomycètes, sont des microorganismes à coloration de Gram positive. Ils ont un type de croissance mycélien (les cellules produisent des filaments et des ramifications) rappelant celui des champignons filamenteux. Les actinomycètes sont les habitants communs du sol. Leur production de géosmine et de MIB (2-méthyl isobornéol), contribue significativement à l'odeur caractéristique du sol. Dans la rhizosphère les actinomycètes appartenant au genre Frankia sont extrêmement important

pour de nombreux types de plantes. Cette importance réside dans le fait qu'elles sont capables d'onduler les racines de ces plantes et de fixer l'azote atmosphérique. Cette association est appelée association actinorhizienne (Djaballah, 2010).

### 3.2.2. Les champignons

Les champignons mycorhiziens de type arbusculaire (AMF : Arbuscular Mycorrhizal Fungi) sont le groupe le plus important dans la rhizosphère, ils peuvent établir une association symbiotique avec les racines, ce qui permettra à la plante de capter différents éléments nutritionnelle, l'exemple le plus discuter est le phosphore qui se trouve dans le sol, qui est transporter le long des hyphes et ensuite délivrer à la plante hôte. Les interactions avec les mycorhizes peuvent stimuler aussi les mécanismes de défense contre les parasites et les pathogènes (Clémentine, 2013).

### 3.2.3 Les rhizobactéries

La communauté bactérienne de la rhizosphère est recrutée parmi les réservoirs de microorganismes présents dans le sol (Bakker et al., 2013). Les rhizobactéries sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense. Les bactéries non symbiotiques répondant à cette définition appartiennent aux différents genres et espèces dont les plus étudiés sont : *Agrobacterium* sp, *Azospirillum* sp, *Bacillus* sp, *Pseudomonas* sp. Les effets bénéfiques des rhizobactéries sont liés à leur position stratégique à l'interface sol-racine. En effet, le rhizoplan et la rhizosphère sont le siège d'échanges intenses entre la plante et le milieu environnant ces échanges sont réciproques (Lemanceau, 1992)

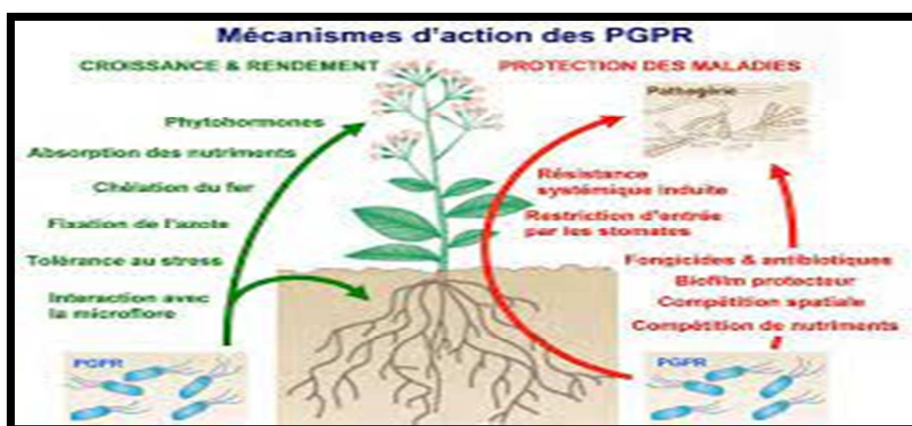


Figure 3 : Les mécanismes d'action des rhizobactéries (Ramos et al., 2009)

## **4. Les différents types d'interaction dans la rhizosphère**

### **4.1. Les interactions entre les microorganismes de la rhizosphère**

Le sol, véritable jungle écologique, est un système énergétique vivant où toutes les interactions possibles entre espèces ou populations et à tous les niveaux trophiques sont représentées : symbiose, parasitisme, compétition (Arpin et al, 1980).

#### **4.1.1. La symbiose**

La symbiose désigne l'association constante, obligatoire et spécifique entre deux organismes dont chacun d'eux tirant un bénéfice de l'association (Peltier, 2010).

#### **4.1.2. Parasitisme**

Il représente l'attaque directe d'un microorganisme par un autre dans un but nutritionnel. La rhizosphère qui héberge une large variété de populations microbiennes, constitue un milieu favorable pour l'attaque du parasitisme (Barroca, 2005).

#### **4.1.3. Compétition**

Le pouvoir compétitif des microorganismes est variable suivant qu'il s'agit de germes du rhizoplan ou de la rhizosphère éloignée. Vis-à-vis des espèces sporulées ou des Cocci à Gram négatif, les bacilles de la rhizosphère éloignée. Ce pouvoir compétitif paraît être aussi lié à la nature chimique des exsudats racinaires (Diem et Mangenot, 1975). La compétition peut jouer un rôle important dans la lutte biologique contre les champignons parasites. La méthode consisterait à provoquer les interactions compétitives dans la rhizosphère en rendant limitants les éléments essentiels à l'activité infectieuse (germination et pénétration) de l'agent pathogène (Diem et Mangenot, 1975).

## **4.2. Les interactions entre les microorganismes et les plantes**

Dans le règne végétal, les symbioses sont très répandues. Les plus communes sont les symbioses entre les racines des plantes et certains microorganismes du sol, tels des bactéries ou des champignons. Ces derniers sont nommés symbiontes, tandis que la plante est appelée l'hôte.

## 4.2 1 Les symbioses racinaires des plantes

sont classées en deux grands groupes : les ectosymbioses et les endosymbioses (Dickie et al., 2013). Les ectosymbioses ne concernent que 2% des plantes et se produisent surtout avec certains champignons du sol (Dickie et al., 2013). Le mycélium de ces derniers entoure la racine et y pénètre en formant un réseau dans les espaces intercellulaires de la racine, sans entrer dans les cellules. Au contraire, les endosymbioses racinaires concernent une grande majorité des plantes terrestres. Leur particularité est que les microorganismes symbiotiques pénètrent les cellules racinaires afin d'entrer en symbiose avec la plante (Herrbach, 2013).

### 4.2.2 Les endosymbioses racinaires

**La mycorhization** Un mycorhize, c'est une association symbiotique entre une plante (arbre, arbuste, plante herbacée, vivace ou annuelle, à fleurs ou non, sauvage ou cultivée, en pot ou en pleine terre...) et un champignon, susceptible de persister durant plusieurs années (Desfemmes, 2014). Il existe plusieurs groupes de champignons mycorhiziens, chacun étant caractérisé par un type de mycorhize bien particulier. Les mycorhizes les plus communes sont celles qui colonisent le plus grand nombre de plantes. Ce sont les ectomycorhizes (mycorhize externe) et les endomycorhizes (mycorhize interne) (Dechamplain et Gosselin, 2010). L'ectomycorhize naît de la rencontre entre des hyphes d'un champignon mycorhizien et des racines d'une plante hôte, les hyphes s'infiltrant dans les racines et entourant les cellules sans y pénétrer, et forment, au pourtour de la racine, un amas d'hyphes qui s'appelle un manchon. De plus, plusieurs champignons ectomycorhizes forment les « chapeaux » ou « carpophores » que l'on voit sur les sols et certains d'entre eux sont comestibles et recherchés par les gastronomes, citons entre autres les girolles (ou chanterelles) et les bolets. Alors que, l'endomycorhize fut la première symbiose mycorhizienne avec les plantes. Elle résulte de champignons microscopiques dont les hyphes ont la particularité de pénétrer dans les cellules de la racine de la plante (Dechamplain et Gosselin, 2010).

### 4.2.3 Les symbioses fixatrices d'azote

L'azote (N) est l'un des principaux atomes dont les plantes dépendent pour se développer et se multiplier. La plupart des plantes ne peuvent bénéficier de l'azote que sous forme minérale, c'est-à-dire sous forme de nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ), ou d'ion ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), présents dans le sol en quantité variable. Pourtant, la plus grande réserve d'azote est l'atmosphère, qui contient 78% d'azote sous forme de  $\text{N}_2$  (Herrbach, 2013). Au cours de l'évolution, certains organismes procaryotes ont acquis la faculté biologique de fixer l'azote atmosphérique. Cette



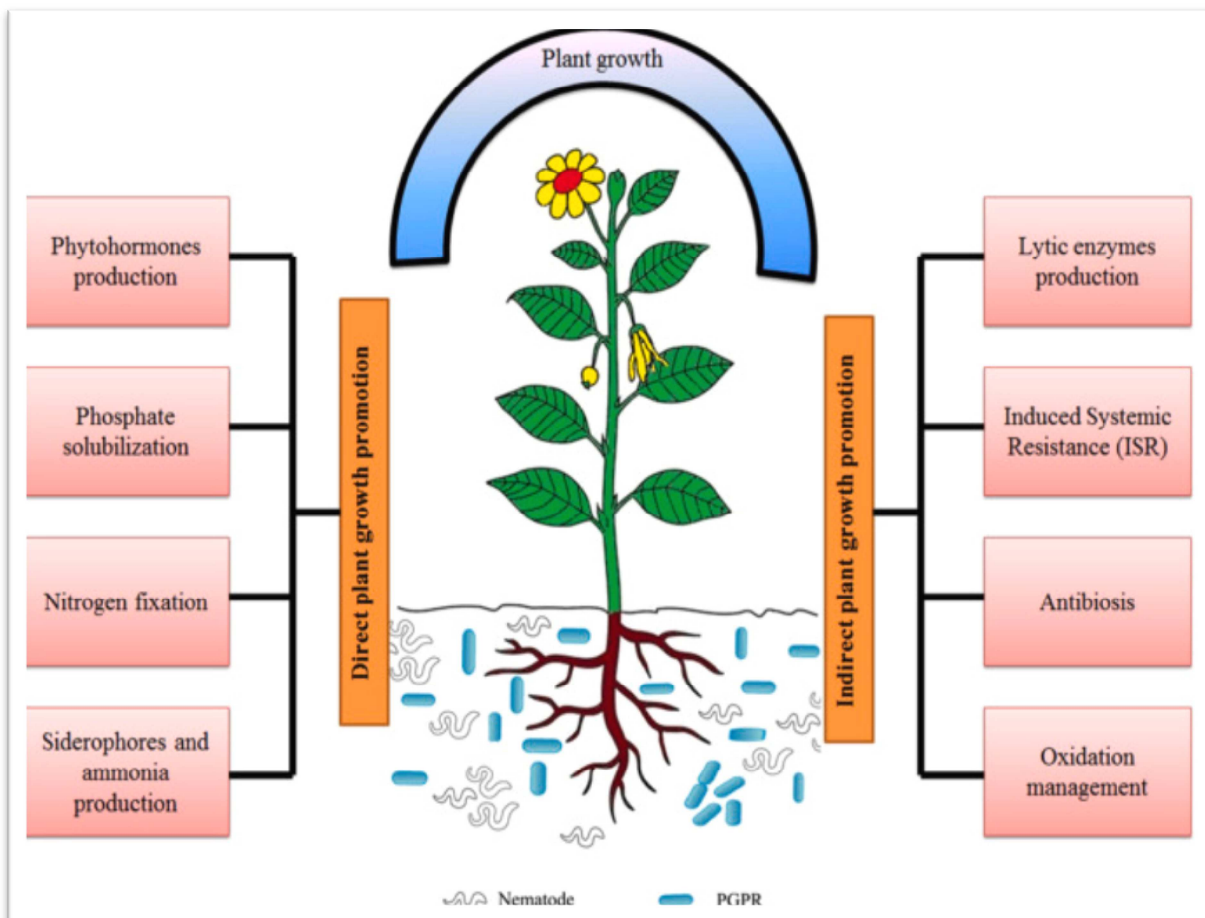
capacité, appelée diazotrophie, nécessite chez le procaryote la présence de l'enzyme nitrogénase, qui transforme le  $N_2$  en  $NH_3$ . Ces organismes peuvent fixer l'azote à l'état libre, ce qui est le cas des bactéries du genre *Azotobacter*, ou en association avec des racines de plante, auquel cas ils font profiter celle-ci de l'azote. Lorsque ces associations sont réciproquement profitables, elles sont appelées symbioses fixatrices d'azote. Ce type de symbiose semble être apparu dans un contexte de sols carencés en azote (Sprent et James, 2007). Parmi ces symbioses, la plus répandue dans le règne végétal (20% des plantes sont concernées) est l'interaction symbiotique entre des plantes de la famille des légumineuses (pois, haricot, soja, arachide, trèfle, luzerne, etc.), et des bactéries fixatrices d'azote réunies sous le nom de rhizobia. Cette symbiose Légumineuse-Rhizobium est apparue il y a 60 millions d'années, et est donc beaucoup plus récente que la symbiose mycorhizienne. Les rhizobia réunissent 70 espèces et sont des bactéries Gram négatif. Ces bactéries possèdent, contrairement aux champignons mycorhiziens à arbuscules, une très haute spécificité d'hôte. Ainsi, chaque espèce de rhizobia s'associe plus ou moins spécifiquement avec une espèce de plante. Quelques rares espèces non-légumineuses sont capables de s'associer de façon symbiotique avec des rhizobia : il s'agit de plantes du genre *Parasponia*, appartenant à la famille des Cannabacées (Benmati et Djekoun, 2014 ; Vessey et al, 2005 ; Sprent et James, 2007)

# *CHAPITRE II :*

## *Les bactéries promotrices de la croissance des plantes*

## 1 Définition des bactéries promotrice de croissance des plantes

Kloepper et Schroth (1978) ont introduit le mot « Rhizobactéries » qualifiant la communauté bactérienne qui colonise compétitivement les racines des plantes, tout en améliorant leurs croissances. Les PGPR sont donc les bactéries qui colonisent la rhizosphère des plantes. Ainsi, une rhizobactérie est dite PGPR si, inoculée dans la rhizosphère d'une plante, elle est capable de lui apporter un effet bénéfique. (Aouane et Hamani, 2017).



**Figure 04 : Représentation schématique de la promotion directe et indirecte de la croissance des plantes Mhatre PH, karthik C, et al 2019.**

## **2 Effet direct des PGPR sur les plantes**

### **2.1 La fixation de l'azote**

La rhizobie est un vaste groupe de rhizobactérie qui ont la capacité d'établir des interactions symbiotiques par la colonisation et forme de nodules racinaires dans le végétale, dans lesquelles l'azote est fixé en ammoniacque qui est rapidement transformé en nitrates et le rendre disponible pour 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 (Benmati et Djekoun, 2014 ; Munees et Mulugeta, 2013).

### **2.2 La solubilisation du phosphate**

Le sol dispose d'une réserve importante en phosphore : environ 1,2 g de phosphore par kg de sol dans la lithosphère (enveloppe terrestre de la surface de la Terre). Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99% de phosphate présents sous la forme insoluble, immobilisée et précipitée. Les plantes absorbent le phosphate uniquement sous deux formes solubles : les ions monobasique ( $H_2PO_4$ ) et basique ( $HPO_4^{2-}$ ) (Gupta et al., 2015). La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du phosphate insoluble en phosphate soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles, ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés au phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (Taktek, 2015).

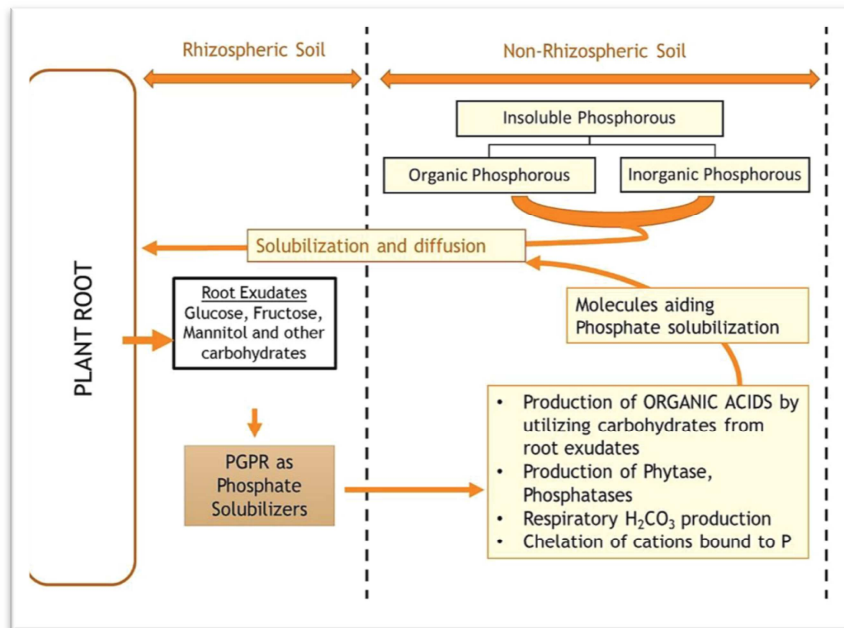


Figure 05 : solubilisation du phosphore utilisé par le PGPR (Goswami et al,2016)

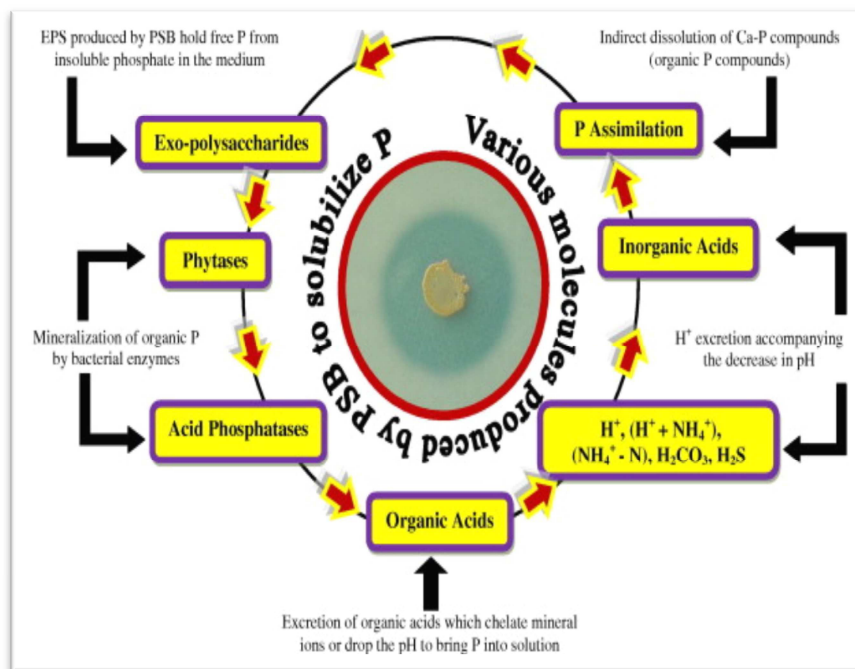
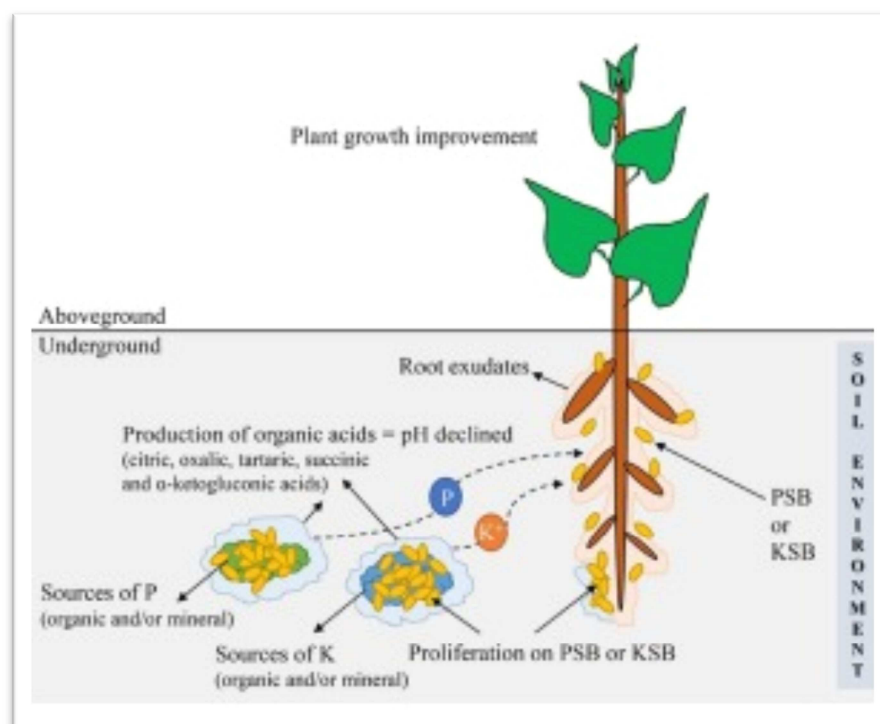


Figure06 : Mécanismes d'action des bactéries solubilisant les phosphates (Khan et al, 2009)

### 2.3 La solubilisation du potassium

C'est le troisième nutriment majeur important pour les plantes. Les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90% de potassium dans le sol existe sous forme de roches insolubles et de minéraux de silicate (Parmar et Sindhu, 2013). En outre, en raison de l'application déséquilibrée des engrais, la carence en potassium devient l'une des principales contraintes dans la production végétale. Sans potassium adéquat, les plantes ont des racines mal développées, poussent lentement, produisent de petites graines et ont des rendements plus faibles (Kumar et Dubey, 2012). Les microorganismes des sols jouent un rôle clé dans le cycle K naturel et, par conséquent, les microorganismes solubilisant de potassium présent dans le sol pourraient fournir une technologie alternative

pour rendre le potassium disponible pour l'absorption par les plantes (Rogers et al., 1998).



**Figure 07 : mécanismes de solubilisation du P et du K par les PGPR (Bakhshandch et al, 2017)**

## 2.4 La production des sidérophores

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).

## 2.5 La production des phytohormones

Les hormones végétales, encore appelées phytohormones, sont des substances organiques naturelles qui influencent l'ensemble des processus physiologiques de croissance, de différenciation et de développement des plantes et leur confèrent leur capacité d'adaptation aux variations de conditions de l'environnement. Les phytohormones ne sont pas seulement produites par les plantes, une grande variété de microorganismes (champignons, bactéries) et même les algues peuvent les synthétiser. Ainsi, la biosynthèse des phytohormones par les bactéries du sol constitue un outil clé par lequel elles améliorent la croissance des plantes et régulent leurs processus physiologiques (Agueniou et al., 2017). L'utilisation de phytohormones, des substances qui régissent la croissance et le développement des plantes, est largement répandue en production horticole commerciale pour faciliter la multiplication végétative. Chaque phytohormone produit des effets différents selon sa concentration, son lieu d'action et le stade de développement de la plante (Leclerc et al., 2007). L'auxine a été la première hormone végétale identifiée. À partir des années 1950, on découvre d'autres hormones qui modulent la croissance et le développement des végétaux : gibbérellines, cytokinines, acide abscissique et éthylène (Granell et Carbonell, 1996).

### 2.5.1 L'acide gibbérellique

Comme les autres phytohormones, les gibbérellines sont essentielles pour de nombreux processus du développement comme la germination de la graine, l'allongement de la tige, l'expansion des feuilles, la maturation du pollen et l'induction de la floraison. Celle-ci est synthétisée un peu partout dans la plante, mais surtout dans les apex caulinaires et dans ceux des racines. Tout comme l'auxine, les gibbérellines circulent dans le phloème mais aussi par les vaisseaux. Elles interviennent principalement dans l'élongation des entre-nœuds en stimulant à la fois la division cellulaire et l'élongation cellulaire. L'application exogène de gibbérellines sur les ovaires non fécondés permet d'obtenir des fruits parthénocarpiques, ou sans noyau. Aussi, il est possible de lever la dormance des graines ou des bourgeons en utilisant des fortes doses d'acide gibbérellique (Fortin et Nadeau, 2002 ; Regnault, 2014).

### **2.5.2 Les cytokinines**

Les cytokinines sont indispensables à la formation de la plante. Elles engendrent la formation des bourgeons, sous réserve d'un taux d'auxine pas trop élevé. Les cytokinines activent la division cellulaire, mais elles sont également la source d'activation de la chlorophylle, de la formation des jeunes pousses et d'autres actions encore (König, 2011). Elles 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 le retard de la sénescence (Bouali, 2017).

### **2.5.3 L'acide abscissique**

Le rôle de l'acide abscissique accumulé de façon passagère en grande quantité au cours de la maturation des graines, son intervention dans l'induction éventuelle d'une dormance, son implication au stade de la déshydratation, enfin son action comme inhibiteur de la germination sont discutés à la lumière de travaux récents et de notre expérience personnelle. Une attention particulière est portée à tous les niveaux sur la nécessité d'une étude dynamique prenant en compte la synthèse, les sources potentielles d'ABA, l'orientation du métabolisme, l'évolution au cours du temps et enfin la localisation de l'hormone (Page-Degivry et Bulard, 1988).

### **2.5.4 L'éthylène**

L'éthylène est un gaz volatil produit par la plante, considéré comme une hormone végétale. Tout comme l'ABA, l'éthylène joue un rôle dans la réponse aux stress biotiques et abiotiques. Il est également impliqué dans les étapes de floraison, l'abscission des feuilles et la maturation de nombreux fruits. L'éthylène et l'auxine agissent en interaction pour de nombreux mécanismes, notamment pour la formation de la RL. Stepanova et coll. ont décrit cette interaction, en mettant en évidence que l'éthylène et l'auxine peuvent réguler réciproquement leur biosynthèse, influencer leurs voies de réponse, et/ou agir indépendamment sur les mêmes gènes cibles (Stepanova et al., 2007).

### **2.5.5 L'auxine (Acide indol acétique AIA)**

L'auxine est une phytohormone indispensable au développement des plantes. Le terme d'auxine a été étendu à un ensemble de substances naturelles aux propriétés analogues ainsi qu'à des hormones de synthèse. Il agit sur l'élongation et les divisions cellulaires. Ses rôles sont



nombreux, sur la dominance apicale, la formation des fruits, la floraison, la réponse à l'environnement (lumière, blessures), le développement des organes, et particulièrement des racines et les racines latérales. De nombreuses revues récapitulent les divers rôles de l'auxine sur les plantes. Au vu des multiples rôles et de la complexité de l'action de l'auxine sur le développement des plantes (Herrbach, 2013). L'action de l'auxine dépend à la fois de sa concentration et du tissu sur lequel elle agit. Selon les plantes, une même concentration sur un même organe peut entraîner des conséquences différentes. Ceci implique une régulation très fine en amont et en aval de l'auxine. L'action de l'auxine est dépendante de sa présence et sa concentration dans la cellule, son transport, sa perception, et la régulation de gènes cibles (Herrbach, 2013)

**Tableau 1:** Classification des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes contrôlées par les PGPR (Martinez-Viveros et al., 2010).

Terme	Définition	Mécanisme
Biofertilisateur	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.	<ul style="list-style-type: none"> <li>-La fixation biologique de l'azote.</li> <li>- L'utilisation des formes insolubles de phosphore.</li> </ul>
Phytestimulateur	Des microorganismes qui ont la capacité de produire ou de changer la concentration des régulateurs de la croissance comme l'acide indole acétique, l'acide gibbérellique, les cytokinines ou l'éthylène.	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Production des phytohormones (Les auxines, les cytokinines et les gibbérellines) -</li> <li>Réduction de la concentration de l'éthylène à l'intérieur de la plante</li> </ul>
Biopesticide ou agent de biocontrôle	Des microorganismes qui stimulent la croissance d'une plante via le contrôle des agents phytopathogènes, principalement par la production des antibiotiques et des métabolites antifongiques.	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Production des antibiotiques (Siderophores, HCN, métabolites antifongiques) - Production des enzymes qui dégradent les membranes des cellules fongiques - La compétition - L'ISR et l'ASR</li> </ul>

### **3 Effet indirecte des PGPR sur les plantes**

#### **3.1 La production des antibiotiques**

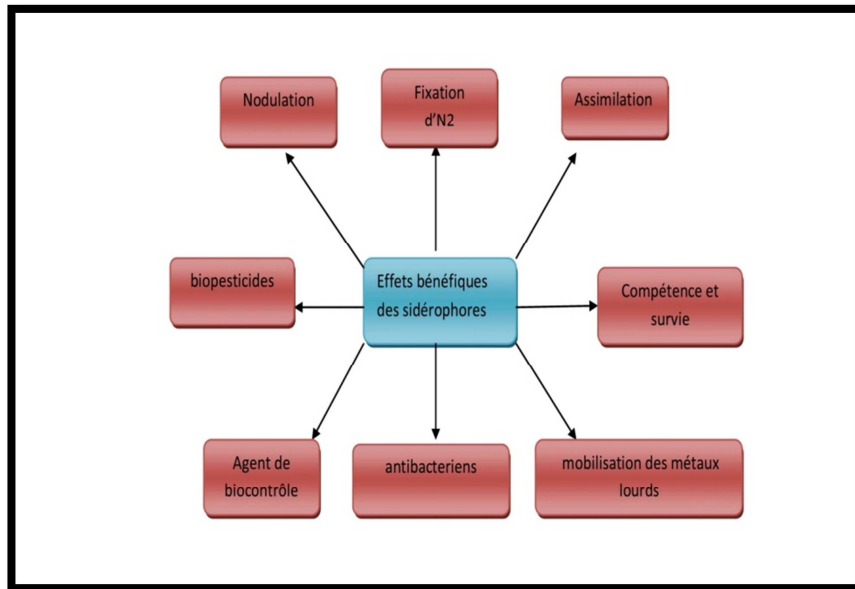
Les microorganismes telluriques produisent les antibiotiques qui sont des facteurs déterminants pour la vie dans un environnement aussi compétitif que la rhizosphère. La production des antibiotiques est un critère très important de compétitivité des microorganismes aux autres populations microbiennes. C'est un critère de performance pour la promotion indirecte de la croissance végétale. Il consiste à contrecarrer les agents phytopathogènes d'origine tellurique (Kirdi et Zermane, 2010). La sélection des souches rhizobactériennes performantes pour la production des antibiotiques doit prendre en considération l'influence du stade de développement de la plante à inoculer et les conditions environnementales de sa rhizosphère.(KirdiandZermane,2010).

#### **3.2 Induction d'un système de résistance**

Les PGPR peut déclencher chez la plante un phénomène connue sous le nom d'induction de la résistance systémique qui est phénotypiquement similaire à la résistance systémique acquise qui se produit lorsque la plante active ses mécanismes de défense en réponse à une infection par un agent pathogène (Abdesselam et Latache, 2017). Les plantes inoculées avec des PGPR peuvent également fournir une résistance systémique contre un large éventail de pathogènes végétaux. Les maladies d'origine fongique, bactérienne et virale et, dans certains cas, même les dommages causés par les insectes et les nématodes peuvent être réduits après l'application de PGPR, il conféré à la plante un certain degré de protection à des attaques ultérieures par un phytopathogène via la stimulation de mécanismes de défense systémique. Cette « immunité » s'initie à la suite de la perception par la plante de molécules dites « élicitrices » produites par les microorganismes (Ara Naznin et al., 2012 ; Cherif, 2014).

#### **3.3 Effet phytoprotecteur des Sidérophores**

Les PGPR, notamment du genre *Pseudomonas* sp, sont connues pour leur capacité à produire des sidérophores dans le milieu. La qu'élation du fer est un phénomène qui participe efficacement à l'antagonisme contre les agents phytopathogènes en réduisant leurs effectifs dans le sole (Kirdi et Zermane, 2010).



**Figure 08:** Fonctions biologiques des sidérophores (Khan et al., 2009)

*Chapitre III plant  
growth promoting  
Rhizobacteria (PGPR)*

## 1. 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 et Bacteroidetes (Hugenholtz, 2002)**. Actuellement, de nombreux genres bactériens incluent les PGPR, révélant des taxons très divers (Kloepper, 1992)

### 1.1 Alphaproteobacteria

Les PGPR appartenant à cette classe sont les Rhizobia d'abord classés par leur capacité à fixer l'azote et à noduler les plantes. Ces souches peuvent se comporter comme PGPR quand elles colonisent les racines des plantes non légumineuses dans une relation non spécifique. En effet, le genre *Rhizobium* contient également des souches PGPR qui plus tard ont été considérées 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 colonise les racines, la tige 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 principalement des céréales et des graminées fourragères (Baldani et al., 2005) .

### 1.2 Betaproteobacteria

Dans la famille *Burkholderiaceae*, le genre *Burkholderia* forme un groupe monophylétique qui contient 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 façon symbiotique l'azote. *Ralstonia* est un genre également attribué à la famille des *Burkholderiaceae*. Il est, comme le genre *Burkholderia*, omniprésent (Moulin et al., 2001)

### 1.3 Actinobacteria

Le genre *Frankia* est fixateur symbiotique d'azote. Cette capacité est une caractéristique du genre. Ces bactéries sont associées à des plantes actinorhiziennes pionnier de la colonisation des sols pauvres ou perturbés. 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).

### 1.4 Gammaproteobacteria

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

#### 1.4.1 *Pantoea agglomerans*

##### 1.4.1.1 Définition et caractères généraux

*Pantoea* gen. nov découvert par Gavini et al. en 1989. *Pantoea* (pan. toe'a. Gr. adj. *Pantoios*) signifie de diverses sources. *Pantoea agglomerans* anciennement appelé *Enterobacter agglomerans* (Beijerinck, 1888), *Erwinia herbicola* (Löhnis, 1911) ou *Erwinia milletiae* (Kawakami et Yoshida, 1920) est une bactérie à Gram négatif (Tab.2). Elle se présente sous forme de bacilles droits mesurant 0,5 à 1,0µm de large et de 1,0 à 3,0µm de long. La plupart des souches sont mobiles à flagelles péritriches. La température optimale de croissance est de 30°C. Les colonies sur gélose nutritive sont lisses, translucides, plus ou moins convexes avec bord entier et peuvent être pigmentées en jaune. Elle est anaérobie facultative, à oxydase négative. Le D-glucose et d'autres hydrates de carbone sont catabolisés avec production d'acides, mais pas de gaz. La teneur en GC est de 55 à 60 %. Costa et al. (2002) ont étudié les besoins biologiques de la souche *P. agglomerans* et ont pu définir sa capacité de croissance en fonction de la disponibilité de l'eau (de 0,95 à 0,96), de la température (1 à 42 °C) et du pH (5 à 8,6).

#### 1.4.1.2 Habitat et écologie

*Pantoea agglomerans* se trouve communément dans diverses niches écologiques. Elle est ubiquiste dans la nature et est présente naturellement sur les arbres fruitiers. Cette bactérie est considérée comme épiphyte des végétaux. Elle est retrouvée dans plusieurs parties de la plante hôte, notamment dans la phyllosphère de *Rosa rugosa* (Hashidoki et al., 2002), des feuilles de légumes (Brocklehurst et al., 1987) et d'herbes (Golec et al., 2004), sur la tige des patates douces (Asis et Adachi, 2003), sur les graines de sarrasin commun et dans la rhizosphère du colza oléagineux (Berg et al., 2002). Elle est aussi endophyte des racines et des tiges de riz et possède un potentiel pour le contrôle des maladies des plants de riz et pour la promotion de la croissance de la plante (Adhikari et al., 2001). *P. agglomerans* est également une importante bactérie de nucléation de la glace. Une protéine cryoprotectrice a été purifiée et identifiée par Koda et al. (2001) à partir de *P. agglomerans* IFO12686. D'un autre côté, *P. agglomerans*, isolée de la rhizosphère du blé (*Triticum durum*), joue un rôle important dans la régulation de la teneur en eau (excédent ou déficit) en améliorant l'agrégation du sol (Amellal et al., 1998). Selon Nunes et al. (2002) *P. agglomerans* CPA-2 exerce une excellente protection contre les maladies causées par *Botrytis cinerea*, *Penicillium expansum* et *Rhizopus stolonifer* infectant les poires et les pommes. Les souches de *P. agglomerans* sont efficaces contre les bactérioses comme la brûlure du noyau basal de l'orge (Braun-Kiewnieck et al., 2000) et des maladies fongiques après la récolte des fruits à pépins (Nunes et al., 2002). Le mode d'action principal semble être l'exclusion compétitive. Une fois appliquée sur les arbres, *P. agglomerans* est capable de se reproduire sur les fleurs pendant plusieurs jours, colonisant ainsi l'arbre et occupant les sites qui seraient autrement colonisés par le pathogène responsable du feu bactérien (*Erwinia amylovora*). Cette souche produit également deux antibiotiques, l'herbicoline O et I qui pourraient contribuer à l'effet protecteur. Par ailleurs, chez certaines souches les rapports indiquent également la contribution de différents antibiotiques comme les pantocines (Ishimaru et al., 1988) la phénazine et d'autres composés inconnus (Pusey et al., 2008). Plusieurs souches de *P. agglomerans* sont disponibles dans le commerce comme agents de lutte biologique contre le feu bactérien du pommier et du poirier dû à *Erwinia amylovora* (Pusey et al., 2008).



**Tableau 2 : Classification de *Pantoea agglomerans*.**

---

**Classification**

---

Domaine: *Bacteria*Phylum: *Proteobacteria*Classe: *Gammaproteobacteria*Ordre: *Enterobacteriales*Famille: *Enterobacteriaceae*Genre: *Pantoea*Espèce-type : *Pantoea agglomerans***Espèces***P. agglomerans**P. ananatis**P. citrea**P. dispersa**P. punctata**P. stewartii**P. terrea*

---

## 1.5 Firmicutes

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

### 1.5.1 *Bacillus*

Ce sont des bactéries aérobies ou aéro-anaérobies facultatives formant des endospores. Depuis la découverte de la bactérie (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 aérobie stricte ou facultative, la forme bacillaire et la production de catalase. Le genre *Bacillus* a subi des changements taxonomiques considérables.

#### 1.5.1.1 Taxonomie

La taxonomie du genre *Bacillus* est constituée de deux groupes d'organismes usuellement appelé le groupe *B. subtilis* et le groupe *B. cereus* : - Les espèces de groupe *B. subtilis* sont étroitement liées et donc pas facilement discernables et inclus les deux sous-espèces de *B. subtilis* (*B. subtilis subsp. subtilis* et de *B. subtilis subsp. spizizenii*), *pumilus*, *licheniformis*, *amyloliquefaciens*, *mojavensis*, *sorensis* et *vallismortis* (Claus et Berkeley, 1986). - Les espèces du groupe *B. cereus* comprennent des espèces étroitement apparentées telles que *B. cereus*, *thuringiensis*, *mycoides*, et *pseudomycoides*. L'espèce *B. weihenstephanensis* semble composée de souches de *B. mycoides* et *cereus* (Jackson et al. , 1999).

Taleau 3: Evolution du genre *Bacillus* (1986-2004) (Govindasamy et al., 2010).

Bergey's manual of systematic bacteriology (1 <sup>st</sup> ed., 1986)	Bergey's manual of systematic bacteriology (2 <sup>nd</sup> ed., 2004)
<i>Bacillus acidocalderius</i>	<i>Acyclobacillus acidocalderius</i>
<i>Bacillus agri</i>	<i>Brevibacillus agri</i>
<i>Bacillus alginolyticus</i>	<i>Paenibacillus alginolyticus</i>
<i>Bacillus amylolyticus</i>	<i>Paenibacillus amylolyticus</i>
<i>Bacillus alvei</i>	<i>Paenibacillus alvei</i>
<i>Bacillus azotofixans</i>	<i>Paenibacillus azotofixans</i>
<i>Bacillus brevis</i>	<i>Brevibacillus brevis</i>
<i>Bacillus globisporus</i>	<i>Sporosarcina globisporus</i>
<i>Bacillus larvae</i>	<i>Paenibacillus larvae</i>
<i>Bacillus laterosporus</i>	<i>Brevibacillus laterosporus</i>
<i>Bacillus lentimorbus</i>	<i>Paenibacillus lentimorbus</i>
<i>Bacillus macerans</i>	<i>Paenibacillus macerans</i>
<i>Bacillus pasteurii</i>	<i>Sporosarcina pasteurii</i>
<i>Bacillus polymyxa</i>	<i>Paenibacillus polymyxa</i>
<i>Bacillus popilliae</i>	<i>Paenibacillus popilliae</i>
<i>Bacillus psychrophilus</i>	<i>Sporosarcina psychrophilia</i>
<i>Bacillus stearothermophilus</i>	<i>Geobacillus stearothermophilus</i>
<i>Bacillus thermodenitrificans</i>	<i>Geobacillus thermodenitrificans</i>

# *Chapitre IV*

## *Effets des PGPR sur la croissance végétale*

## 1. Intérêt agronomique et écologique de PGPR

### 1.1 Intérêt Agronomique

Depuis les dernières décennies, la réponse des cultures végétales à l'inoculation par des PGPR est étudiée dans de nombreuses expériences menées à travers le monde dans les champs et sous serres. Sur la base des données obtenues, il est évident que l'inoculation a entraîné des augmentations significatives des rendements de différentes cultures, sous différentes conditions. Elles peuvent affecter la croissance et le rendement d'une large gamme de cultures telles que les céréales ou les légumes. Les traitements avec les PGPR augmentent le pourcentage de germination, la vigueur des plantules, l'émergence, le développement des racines et des tiges, la biomasse totale des plantes, le poids des semences, la floraison précoce et les rendements de fruits et des graines (Van Loon et al., 1998; Ramamoorthy et al., 2001).

#### 1.1.1 Rendement et composantes du rendement

L'augmentation et la qualité de la productivité agricole sont indispensables. Les applications des PGPR sont les pratiques les plus fiables offrant de meilleurs rendements des cultures agricoles. Les souches *Pseudomonas* BA-8 et *Bacillus* OSU-142 appliquées sur les feuilles et les fleurs des pommiers ont considérablement amélioré le rendement de la superficie de la section transversale du tronc (de 13,3 à 118,5%), le poids des fruits (4,2 à 7,5%), la longueur des tiges (de 20,8 à 30,1 %), et le diamètre des tiges (9,0 à 19,8%) par rapport au témoin (Pirlak et al., 2007). Ainsi, les combinaisons *Bacillus* M3 et/ou OSU-142 et/ou *Microbacterium* FS01 ont le potentiel d'accroître le rendement et la croissance des pommiers. En outre, *Pseudomonas* BA-8, *Bacillus* OSU-142 et M3 ont également donné un effet bénéfique sur la longueur, le rendement des cultures et la qualité des fruits d'abricot, de cerise et de framboise (Esitken et al., 2005 ; Orhan et al., 2006). Le poids moyen des fruits de tomate par plante traitée avec *Rhodopseudomonas* sp. KL9 (82,7 g) est supérieur par rapport au témoin non inoculé. La teneur en lycopène dans la tomate mûre a augmenté de 48,3% avec l'application de *Rhodopseudomonas* sp. KL9 (Lee et al., 2008). D'autres études ont montré que *Burkholderia gladii* BA-7, *Pseudomonas* BA-8, et *Bacillus* OSU-142 ont un grand potentiel pour accroître les paramètres de croissance des plantes de *Eruca sativa* (Dursun et al., 2008). Les espèces efficaces de *Bacillus*, comme OSU-142, RC07 et M-13, *Paenibacillus polymyxa* RC05, *P. putida* RC06 et RC04 et *Rhodobacter capsulatus* peuvent être utilisées dans l'agriculture biologique et durable. Plusieurs études ont clairement démontré le potentiel de ces bactéries dans la croissance et le rendement des plantes (De Freitas, 2000; Herman et al., 2008).

### 1.1.2 Germination et émergence

Les PGPR sont en mesure d'exercer un effet bénéfique sur la croissance des plantes telles que l'augmentation du taux de germination des graines. De nombreux travaux ont prouvé que l'utilisation des PGPR telles que *Azospirillum* spp (Rodriguez et al., 2001), *Hafnia alvei* P3 (Vargas et al., 2001), *Pseudomonas* PMZ2 ou avec *B. japonicum* (Zaidi, 2003), *Azotobacter chroococcum* C2 (Basavaraju et al., 2002) et *Azotobacter* sp. 17 et 20 (Reyes et al., 2008) ont donné une meilleure germination des graines de tomates, de poivre, de laitue, du radis, du maïs et des plants de soja. Bien que les études mentionnées sur l'effet des souches bactériennes sur la germination des différentes espèces végétales aient été menées dans des conditions optimales, Kaymak et al. (2009) ont suggéré que *Agrobacterium rubi* A16, *Burkholderia gladii* BA7, *P. putida* BA8, *B. subtilis* BA142, *B. megaterium* M3 appliquées sous stress salin pourrait procurer un pourcentage de germination plus élevé. De plus, les PGPR peuvent être employées contre des agents pathogènes. Ainsi, différents souches telles que *B. pumilus*, *subtilis*, *amyloliquefaciens* et *Brevibacillus brevis* ont servi à traiter des semences afin de supprimer les maladies causées par des champignons phytopathogènes. Ces souches augmentant la germination et la vigueur des plantules à des taux très élevés ont réduit l'incidence de la mycoflore des semences (Begum et al., 2003). Selon Araujo (2008), l'inoculation des semences avec *B. subtilis* est une technologie prometteuse pour le traitement des semences.

### 1.1.3 Enracinement des boutures

Plusieurs facteurs physiologiques et environnementaux influencent la formation des racines, les traitements exogènes des boutures étant particulièrement importants (Couvillon, 1998). Les producteurs ont tenté de stimuler l'enracinement en appliquant diverses substances chimiques comme régulateurs de croissance. Cependant, l'utilisation de produits chimiques peuvent causer des problèmes environnementaux et augmenter les coûts de la production. Les problèmes écologiques ont suscité l'intérêt des pratiques agricoles durables respectant l'environnement (Salantur et al., 2005). Par conséquent, l'utilisation de PGPR peut palier à ces problèmes liés à l'environnement (Kaymak et al., 2008). Elles appartiennent à plusieurs genres (*Agrobacterium*, *Bacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas* et *Alcaligenes*) et induisent la formation de racines et la croissance des boutures (Bassil et al., 1991; Hatta et al., 1996; Rinallo et al., 1999). Plus récemment, les PGPR comme *A. rubi*, *B. subtilis*, *B. gladii*, *P. putida*, *B. megaterium*, *B. simplex*, *P. polymyxa*, et *Comamonas acidovorans* sont efficacement utilisées permettant d'obtenir des pourcentages élevés d'enracinement des kiwis 40 (Ercisli et al., 2003),

de la vigne (Kose et al., 2003), des roses (Ercisli et al., 2004), de la pistache (Orhan et al., 2006), du thé (*Camellia sinensis* var. *Sinensis*) (Erturk et al., 2008) et de la menthe (*Mentha piperita* L.) (Kaymak et al., 2008). VII- 4 Absorption des nutriments Les plantes vivantes nécessitent 16 éléments essentiels pour survivre. Trois d'entre eux (carbone, hydrogène, et oxygène) proviennent essentiellement de l'air et de l'eau. Le reste sont normalement absorbés par les racines des plantes. Chacun de ces éléments essentiels a au moins un rôle spécifiquement défini dans la croissance des plantes (Swaidner et al., 1992; Decateau, 2000). Les PGPR sont considérées comme une composante pour le maintien de la nutrition adéquate des plantes. Les PGPR pourraient favoriser l'absorption des nutriments, réduire ainsi la nécessité de l'apport d'engrais et prévenir l'accumulation de nitrates et de phosphates dans les sols agricoles (Yang et al., 2009). Le phosphore et l'azote sont les nutriments majeur-clé limitant la croissance des plantes. (Kumar et Narula, 1999; Sundara et al., 2002; Podile et Kishore, 2006). En outre, certaines PGPR améliorent l'absorption de ces éléments nutritifs en favorisant le développement des racines (Mantelin et Touraine, 2004) par la production de phytohormones (Kloepper et al., 2007). Un autre processus par lequel les PGPR facilitent l'absorption des ions minéraux est la stimulation de l'ATPase, la pompe à protons (Mantelin et Touraine, 2004).

#### **1.1.4 Absorption des nutriments**

Les plantes vivantes nécessitent 16 éléments essentiels pour survivre. Trois d'entre eux (carbone, hydrogène, et oxygène) proviennent essentiellement de l'air et de l'eau. Le reste sont normalement absorbés par les racines des plantes. Chacun de ces éléments essentiels a au moins un rôle spécifiquement défini dans la croissance des plantes (Swaidner et al., 1992; Decateau, 2000). Les PGPR sont considérées comme une composante pour le maintien de la nutrition adéquate des plantes. Les PGPR pourraient favoriser l'absorption des nutriments, réduire ainsi la nécessité de l'apport d'engrais et prévenir l'accumulation de nitrates et de phosphates dans les sols agricoles (Yang et al., 2009). Le phosphore et l'azote sont les nutriments majeur-clé limitant la croissance des plantes. (Kumar et Narula, 1999; Sundara et al., 2002; Podile et Kishore, 2006). En outre, certaines PGPR améliorent l'absorption de ces éléments nutritifs en favorisant le développement des racines (Mantelin et Touraine, 2004) par la production de phytohormones (Kloepper et al., 2007). Un autre processus par lequel les PGPR facilitent l'absorption des ions minéraux est la stimulation de l'ATPase, la pompe à protons (Mantelin et Touraine, 2004).

### 1.1.5 Effets bénéfiques des PGPR en milieu salin

L'intérêt pour les bio-engrais a augmenté et permet de réduire considérablement l'utilisation d'engrais chimiques et de pesticides qui contribuent souvent à la pollution des écosystèmes terrestres et aquatiques. L'approche développée pour atténuer le stress du sel chez les plantes consiste au traitement des semences et des plantes par des PGPR. Les plantes en milieu salin ou lors d'un déséquilibre ionique deviennent plus vulnérables aux maladies causées par des champignons pathogènes. L'utilisation d'antagonistes microbiens spécifiques stimule davantage la croissance des plantes dans les écosystèmes dégradés (Paul et Nair, 2008). Le développement d'une souche microbienne tolérante au stress associée aux racines des cultures peut conduire également à l'amélioration de la fertilité des sols salins (Mayak et al., 2004). Actuellement, 20 produits de lutte biologique à base de souches de *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces*, et *Agrobacterium* sont commercialisés (Copping, 2004; Chebotar et al., 2000; Lugtenberg et Kamilova, 2004). Il existe également de nombreux travaux justifiant l'utilisation de microorganismes bénéfiques dans l'amélioration de la résistance des plantes aux stress environnementaux néfastes, par exemple, la sécheresse, les sels, la carence en éléments nutritifs, et les contaminations par les métaux lourds (Kloepper et al., 1980 ; Lifshitz et al., 1987; Kloepper et Beauchamp, 1992; Okon et al., 1998 ; Lugtenberg et al., 2001; Glick et al., 2007). Comprendre l'intégration des souches bactériennes dans la rhizosphère et les mécanismes de leurs interactions constituent un élément clé de l'amélioration et la stimulation de la croissance des plantes. Cependant, les interactions entre ces bactéries ne sont pas encore bien élucidées dans les applications sur le terrain dans différents environnements. Une étude cohérente des fonctions et des mécanismes par lesquels les bactéries peuvent favoriser la croissance des plantes dans des environnements stressants (par exemple, dans la région aride) est nécessaire pour comprendre les interactions plantes-microorganismes et développer des nouvelles technologies agricoles susceptibles d'améliorer l'écologie des sols et le développement des plantes (Egamberdieva, 2012).



## 1.2 Intérêt Écologique

### 1.2.1 Effet des facteurs écologiques sur la performance des PGPR

De nombreux facteurs pourraient affecter les communautés microbiennes dans la rhizosphère et il est probable que les différents sols, les variétés et les conditions climatiques influenceront les performances des PGPR (Sorensen, 1997). L'environnement abiotique est toutefois reconnu comme le principal critère de détermination de l'efficacité des PGPR. Selon Latour et al. (1996), les types de sol sont le facteur dominant responsable de la diversité des populations bactériennes associées aux racines des plantes. Les souches *P. alcaligenes*, *B. polymyxa* et *B. amyloliquefaciens* ont augmenté de façon significative le poids sec des feuilles et des racines (20-42%) et de l'absorption de N, P et K du pois, du blé et du maïs dans le sol serozem (sol gris semi-désertique) mieux que dans les sols limoneux sableux. Selon de nombreuses études, les souches bactériennes isolées de sable limoneux augmentent la longueur des tiges et des racines et le poids sec des plantes de petits pois, de blé, et de maïs de 45% par rapport au témoin (Egamberdiyeva et Höflich, 2001). Les souches bactériennes ont un meilleur effet sur la croissance et l'absorption des nutriments des plantes dans le sol salin déficient en éléments nutritifs que dans le sol relativement riche. Selon Paula et al. (1992), l'ampleur de la réponse de la plante à une inoculation microbienne peut être considérablement affectée par l'état du sol. L'augmentation du rendement des plantes après inoculation se fait généralement dans des situations climatiques idéales, mais les plus grands avantages sont obtenus lorsque les cultures sont sous conditions stressantes (Lazarovits et Norwak, 1997). Des résultats similaires sont rapportés par Defreitas et Germida (1992) qui en faible fertilité 42 des sols, *Pseudomonas* améliore considérablement la croissance des plantes. Une telle inoculation pourrait compenser la carence en nutriments et améliorer le développement de la plante à travers la production de régulateurs de croissance stimulant le développement des racines et aboutissant à une meilleure absorption de l'eau et des nutriments du sol (Kloepper et Beauchamp, 1992; Wu et al., 2005).

### 1.3 Phytoremediation des métaux lourds et intervention des PGPR

La phytoremédiation des métaux lourds comprend la phytoextraction, rhizofiltration, phytostabilisation et phytovolatilisation (Glick, 2001). Un certain nombre de plantes qui peuvent tolérer et s'accumuler des concentrations élevées de métaux ont été découvertes récemment et ont été définis comme des hyperaccumulateurs. Hyperaccumulateurs idéaux pour la bioremédiation nécessite les caractéristiques d'une croissance rapide et une quantité élevée de biomasse (Nie et al., 2002).

Mais en fait, beaucoup les hyperaccumulateurs ont une croissance lente et sont inhibés dans la présence d'une forte concentration de métaux lourds. De l'autre main, la contamination par les métaux lourds a de grands effets sur la communautés microbiennes dans les sols de plusieurs manières:

- \* cela peut entraîner à une réduction de la biomasse microbienne totale (Brookes et 1994, McGrath, 1984; Fliessbach et al., 1994);
- \* il diminue le nombre de populations spécifiques (Chaudri et al., 1993; Koomen et al., 1990);
- \* elle modifie la structure de la communauté microbienne (Frostegård et al., 1993, 1996; Gray et Smith, 2005). Sandaa et coll. (1999) ont suggéré que la présence même de petites quantités de métaux lourds entraînait une réduction substantielle de la diversité bactérienne totale.

En raison de la sensibilité et de la capacité de séquestration des communautés microbiennes aux métaux lourds, des microbes ont été utilisés pour la biorestauration (Hallberg et Johnson, 2005; Kao et al., 2006; Umrana, 2006). Bien que les communautés microbiennes dans les sols en vrac pollués par les métaux aient été étudiées, il existe peu d'informations sur la composition de la communauté microbienne dans la rhizosphère des plantes poussant dans des sols fortement pollués par les métaux lourds (Dell'Amico et al., 2005). La rhizosphère, avec une forte concentration de nutriments exsudés par les racines, attire plus de bactéries que dans les sols en vrac (Penrose et Glick, 2001). Ces bactéries (dont PGPR), à l'inverse, facilitent la croissance de la plante. Ce système phyto-bactérien s'est avéré plus efficace pour éliminer les métaux lourds que ses ingrédients.

# *Conclusion*

## **Conclusion**

A la lumière de cette modeste recherche bibliographique, un constat que la recherche scientifique en Algérie dans cet axe de recherche reste très minime pour ne pas dire rare.

La recherche des formes bactériennes bénéfiques pour le développement du végétal afin de les incorporer dans les schémas d'amélioration des productions comme biofertilisateur pour satisfaire les besoins des populations sans pour autant altérer les écosystèmes naturels demeure d'une très grande importance écologique

*Références*  
*Bibliographiques*

**Listes des Références bibliographiques**

**(A)**

**Abdesselam, N., Latache, N. el houa,( 2017).** Identifications et caractérisation des bactéries isoler à partir de différents sols. Mémoire de master en Sciences. Université de TLEMCEM.

**Adam, A., 2008.** Elicitation de la résistance systémique induite chez la tomate et le concombre et activation de la voie de la lipoxygénase par des rhizobactéries non-pathogènes  
Elicitation of induced systemic resistance in tomato and cucumber and activation of the lipoxygenase pathway by non-pathogenic rhizobacteria. Thèse de doctorat en sciences. Université de Viège.

**Adhikari, T.B., C.M. Joseph., G. Yang ., D.A. Phillips et L.M. Nelson(2001).** Evaluation of agglomerans. *Phytopathol.* 90:368-375. aggregation of a clay soil. *Can. J. Soil Sci.* 69: 373-380.

**Ahmad, F., Ahmad, I., Khan, I.S., (2005).** Indole acetic acid production by the indigenous isolates of azotobacter and fluorescent *Pseudomonas* in the presence and absence of tryptophan. *Turk J Biol* 29, 29–34.

**Amellal, N., G. Burtin., F. Bartoli et T. Heulin. (1998).** Colonization of wheat roots by EPSproducing *Pantoea* agglomerans and its effect on rhizosphere soil aggregation. *Appl. Environ.*

**Amir, HG, ZH. Shamsuddin, MS. Halimi, M. Marziah et MF. Ramlan (2005).** Enhancement in nutrient accumulation and growth of oil palm seedlings caused by PGPR under field nursery conditions. *Commun Soil Sci Plant Anal* 36:2059–2066.

**Angers, D. A et G. R. Mehuys (1989).** Effects of cropping on carbohydrate content and water stable

**Annapurna (2010).** Plant Growth and Health Promoting Bacteria, *Microbiol. Monographs* 1-346.

**Aouane, M., Hamani, H., (2017).** Etude des PGPR “Plant Growth Promoting Rhizobacteria” des plantes actinorhiziennes : cas de *Casuarina equisetifolia* et d’*Elaeagnus angustifolia*. Mémoire de master en Sciences. Université des Frères Mentouri Constantine.

**Aouar, L., (2012).** Isolement et identification des actinomycètes antagonistes des microorganismes phytopathogènes. Mémoire de master. Université Mentouri, Constantine.

**Ara Naznin, H., Kimura, M., Miyazawa, M., Hyakumachi, M., 2012.** Analysis of Volatile Organic Compounds Emitted by Plant Growth-Promoting Fungus *Phoma* sp. GS8-3 for Growth Promotion Effects on Tobacco. *Microbes Environ. JSME* 28. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME12085>

**Araujo, F.F. (2008).** Inoculação de sementes com *Bacillus subtilis*, formulado com farinha de ostras edesenvolvimento de milho, soja e algodão. *Ciênc. Agrotec.* 32:456–462

**Arora, N.K., Tewari, S., Singh, R., (2013).** Multifaceted Plant-Associated Microbes and Their Mechanisms Diminish the Concept of Direct and Indirect PGPRs, in: *Plant Microbe Symbiosis: Fundamentals and Advances*. Springer, New Delhi, pp. 411–449. [https://doi.org/10.1007/978-81-322-1287-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-81-322-1287-4_16)

**Arpin, P., Kilbertus, G., Ponge, J.-F., Vannier, G., (1980).** Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *Person P Actual. D'écologie For. Sol Flore Faune*

**Asis, C. A et K. Adachi (2003) .** Isolation of Endophytic Diazotroph *Pantoea agglomerans* and Nondiazotroph *Enterobacter asburiae* From Sweet Potato Stem in Japan. *Lett. Appl. Microbiol.* 38:19–23.

**Astier-Théfenne, H., Wolf, A., Darles, C., Garnotel, É., (2014).** Vérification des performances d'une méthode selon le SH FORM 44 : application à la coloration de Gram. *Rev. Francoph. Lab., Accréditation en bactériologie* 2014, 37–46. [https://doi.org/10.1016/S1773-035X\(14\)72444-X](https://doi.org/10.1016/S1773-035X(14)72444-X)

**Atie, N., (2005).** Isolation and identification of *pseudomonas fluorescens* auxin hormone producer and study their effects on the growth and yield of wheat. *Universie Al-Zahra*.

(B)

**Bakhshandeh, E., Pirdashti, H., Lendehk, S., (2017).** Phosphate and potassium solubilizing bacteria effect on the growth of rice, ecological engineering volume 103, part A., June 2017:164-169.

**Bakker, P.A.H.M., Berendsen, R.L., Doornbos, R.F., Wintermans, P.C.A., Pieterse, C.M.J., (2013).** The rhizosphere revisited: root microbiomics. *Front. Plant Sci.* 4, 165. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00165>

**Baldani, J.I., N.R. Krieg, V.L. Divan-Baldani, A. Hartmann et J. Döbereiner (2005) :** In *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd edn, vol. 2, Springer- Verlag, Garrity, New York, Berlin, Heidelberg, pp. 7–26. In *Bergey's*

**Barassi, C., Ayrault, G., Creus, C., Sueldo, R.J., Sobrero, M.T., (2006).** Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci. Hortic.* 109, 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.02.025>

**Barroca, M., (2005).** Hétérogénéité des relations parasites-oiseaux : importance écologique et rôle évolutif. (phdthesis). Université de Bourgogne.

**Basavaraju, O., A.R.M. Rao et T.H. Shankarappa (2002).** Effect of *Azotobacter* inoculation and nitrogen levels on growth and yield of radish (*Raphanus sativus* L.). In: *Proceedings of Microbial Technology for Sustainable Development and Productivity*, (Ed., Rajak D.C.), Jabalpur, Biotechnology of Microbes and Sustainable Utilization, pp. 155-160

**Bashan Y, Levanony H. Current status of *Azospirillum* inoculation technology: *Azospirillum* as a challenge for agriculture (1990).** *Can J Microbiol*;36:591–608

**Beauchamp, C.J., (1993).** Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection* 74, 19– 27. <https://doi.org/10.7202/706033ar>

**Begum, M., VR. Rai et S. Lokesh (2003).** Effect of plant growth promoting rhizobacteria on seedborne fungal pathogens in okra. *Indian Phytopathol.* 56:156–158.



**Belimov AA, Hontzeas N, Safronova VI, Demchinskaya SV, Piluzza G, Bullitta S, et al. (2005)** Cadmium-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with the roots of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.). *Soil Biol Biochem*;37:241–50.

**Belimov AA, Safronova VI, Sergeyeva TA, Egorova TN, Matveyeva VA, Tsyganov VE, et al. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria isolated from polluted soils and containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase. *Can J Microbiol* (2001);47:642–52.**

**Benmati, M., Djekoun, A., (2014).** “PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.)” : Aspects moléculaires et génétiques. Université Constantine 1, constantine. Gauthier-Villars pp.87-150, 87–150.

**Berg, G., N. Roskot., A. Steidle., L. Eberl., A. Zock et K. Smalla (2002).** Plant-dependent Genotypic and Phenotypic Diversity of Antagonistic Rhizobacteria Isolated from Different *Verticillium* Host Plants. *Appl. Environ. Microbiol.* 68:3328–3338..

**Bergey, D.H., R.S. Breed, E.G.D. Murray et A.P. Hitchens (1939).** *Bergey’s manual of determinative bacteriology*, 5th edn. Williams and Wilkins, Baltimore.

**Bertrand, H., C. Plassard, X. Pinochet, B. Touraine, P. Normand et J.C. Cleyet-Marel (2000).** *Biot.* 24:1139–1145.

**Boisvert, K., (2014).** Évaluation du déplacement de modèles d’endophytes dans le maïs et de leur effet sur la photosynthèse. Mémoire en science. L’Université du Québec, Trois-Rivières.

**Bouali, W., (2017).** Contribution à l’élaboration d’un soucier bactérien et caractérisation de la flore *Bacillus cereus* dans le Sud -Ouest Algérien. Thèse de doctorat en sciences. Université Abou Bakr Belkaid, TLEMEN.

**Braun-Kiewnick, A., B.J. Jacobsen et D.C. Sands (2000).** Biological control of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* , the causative agent of basal kernel blight of barley , by antagonistic *Pantoea agglomerans*. *Phytopathol.* 90:368-375.

**Bric, J.M., Bostock, R.M., Silverstone, S.E., (1991).** Rapid In Situ Assay for Indoleacetic Acid Production by Bacteria Immobilized on a Nitrocellulose Membrane. *Appl. Environ. Microbiol.* 57, 535–538.

**Brocklehurst, T.F., C.M. Zaman-Wong et B.M. Lund (1987).** A Note on the Microbiology of Retail Packs of Prepared Salad Vegetables. *J. Appl. Bacteriol.* 63:406–415.

**Brookes PC, McGrath SP. (1984).** Effects of metal toxicity on the size of the soil  
Buchanan, R.E. et N.E. Gibbons (1974). *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 8th edn.

**Bulard, C., (1988).** L'acide abscissique dans la régulation du développement embryonnaire et de la germination. *Bull. Société Bot. Fr. Actual. Bot.* 135, 19–32.  
<https://doi.org/10.1080/01811789.1988.10826907>

**Burd GI, Dixon DG, Glick BR. (2000).** Plant growth-promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Can J Microbiol*;46:237–45

(C)

**Campbell, R., et M.P. Greaves (1990).** Anatomy and community structure of the rhizosphere in *The Rhizosphere* (ed. J.M. Lynch), John Wiley & Sons, Ltd, Essex, pp. 11–34.

**Chaudri AM, McGrath SP, Giller KE, Rietz E, Sauerbeck DR (1993).** Enumeration of indigenous *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* in soils previously treated with metal-contaminated sewage sludge. *Soil Biol Biochem*;25:301–9

**Cherif, H., (2014).** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de doctorat en sciences. Université Ferhat Abbas Sétif 1.

**Claus, D., et CW. Berkeley (1986).** The genus *Bacillus*. In: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Vol 2. Sneath PHA (Ed). Williams, Wilkins, Baltimore. 34: 1105-1139.

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

**Costa, E., J. Usall, N. Teixidó, J. Delgado et I. Viñas (2002).** Water activity, temperature and Ph effects on growth of the biocontrol agent *Pantoea agglomerans* CPA-2, *Can. J. Microbiol.* 48: 1082– 1088.

**Couvillon, GA. (1998).** Rooting Responses to Different Treatments. *Acta Hort.* 227: 187-196.

**Cregut, M., (2009).** Caractérisation de la communauté bactérienne impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge. Thèse de doctorat en sciences. Université Nancy.

**Csonka, LN. et AD. Hanson (1991).** Prokaryotic osmoregulation : genetics and physiology. *Annu.Rev. Microbiol.* 45 : 569-606.

(D)

**Davet, P., ( 1996).** Vie microbienne du sol et production végétale, Inra.

**DAVID H, McNear Jr. (2013).**The rhizosphere, roots, soil and everything in between. *Nature education knowledge*, , 4, 13.

**De Freitas, J.R. et J.J. Germida (1992).** Growth promotion of winter wheat by fluorescent Pseudomonads under growth chamber conditions. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1127-1135.

**Decateau, R. D. (2000).** Vegetable Crops. New Jersey, 464 pp.

**Dechamplain, N., Gosselin, L., (2010).** Les champignons mycorhiziens. Université Laval.

**Desfemmes, C., (2014).** Les mycorhizes : une association surprenante entre plantes et champignons [WWW Document]. URL <http://www.gerbeaud.com/jardin/decouverte/mycorhize-association-symbiose-plantechampignon,889.html> (accessed 6.10.18).

**Dickie, I.A., Martínez-García, L.B., Koele, N., Grelet, G.-A., Tylianakis, J.M., Peltzer, D.A., Richardson, S.J., (2013).** Mycorrhizas and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development. *Plant Soil* 367, 11–39. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1609-0>

**Diem, H.G., Mangenot, F., (1975).** Influence de la rhizosphère sur les interactions microbiennes dans le sol. *Bull. Société Bot. Fr.* 122, 203–212. <https://doi.org/10.1080/00378941.1975.10839366>

**Djaballah, C., (2010).** Biodiversité des actinomycètes halophiles et halotolérants isolés de la sebkha de Ain Mlila. Mémoire de master en Sciences. Université Mentouri, Constantine.

**Dursun, A., M. Ekinçi et MF. Donmez (2008).** Effects of inoculation bacteria on chemical content, yield and growth in rocket (*Eruca vesicaria* subsp *sativa*). *Asian J Chem.* 20:3197–3202.

(E)

**Egamberdiyeva, D. et G. Höflich (2001).** Influence of plant growth promoting bacteria on plant growth and nutrient uptake of cotton and wheat in different soils. In: W.J. Horst *et al.*, (eds.) *Developments in plant and soil sciences. Plant Nutrition: Food security and sustainability of agro ecosystems through basic and applied research* 92:674-675.

**Elustondo, J., DA. Anger., MR. Laverdière, et A. N'Dayegamiye (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.

**Ercisli, S., A. Esitken et F. Sahin (2004. ).** Adventitious root formation of kiwifruit in relation to sampling date, IBA and *Agrobacterium rubi* inoculation. *Plant Growth Regul.* 41:133–137

**Ercisli, S., A. Esitken, R. Cangi et F. Sahin (2003).** Adventitious root formation of kiwifruit in relation to sampling date, IBA and *Agrobacterium rubi* inoculation. *Plant Growth Regul.* 41:133–137.

**Ercisli, S., A. Esitken et F. Sahin (2004).** Exogenous IBA and inoculation with *Agrobacterium rubi* stimulate adventitious root formation on hardwood stem cuttings of two rose genotypes. *Hort. Sci.* 39:533–534.

(F)

**Figueiredo, M. do V.B., Seldin, L., Araujo, F.F. de, Mariano, R. de L.R., (2010).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Fundamentals and Applications, in: *Plant Growth and Health Promoting Bacteria, Microbiology Monographs.* Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 21–43. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-13612-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-13612-2_2)

**Fortin, J.-S., Nadeau, A., (2002).** L'influence des phytohormones sur la croissance des plantes 17.

**Frostegård A, Tunlid A, Bååth E. (1993)** Phospholipid fatty acid composition, biomass and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. *Appl Environ Microbiol*;59:3605–17.

**Fuchs, J.G., HERISSE, J.-M., AGREF, (1999).** Fertilité des sols : Les produits biologiques: bien les connaître pour mieux les utiliser ! Institut de recherches et de consultations en agronomie et écologie appliquées 17–22.

**(G)**

**Galinski, E.A. (1995).** Osmoadaptation in bacteria. *Adv. Microb. Physiol.* 37: 272–328.  
Galinski, E.A. et H.G. Trüper (1994). Microbial behaviour in saltstressed ecosystems. *FEMS Microbiol. Rev.*, 15:95–108.

**Garrity, G.M. (2005).** *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd edn, vol. 2, SpringerVerlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 1–1085

**Gavini, F., J. Mergaert., A. Beji., C. Mielcarek., D. Izard., K. Kersters et J. De Ley. (1989).** Transfer of *Enterobacter agglomerans* (Beijerinck 18888), Ewing and Fife 1972 to *Pantoea* gen.nov.as *Pantoea agglomerans* comb.nov.and description of *Pantoea dispersa* sp.nov. *Int Syst Bacteriol.* 39:337-345.

**Germida, J .J., S. D. Siciliano, R. de Freitas et A. M. Seib (1998).** Diversity of root-associated bacteria associated with field-grown canola (*Brassica napus* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.). *FEMS Microbiol. Ecol.*, 26:43–50.

**Glick BR. (1995)** The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can J Microbiol*;41:109–17. Glick BR. Phytoremediation: synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment. *Biotechnol Adv* 2001;21:383–93.

**Glick, B.R. (1995).** The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 41: 109-117.

**Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., (2010).** *Le sol vivant*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.

**Golec, M., C. Skórska, B. Backiewicz et J. Dutkiewicz (2004).** Immunologic Reactivity to Workrelated Airborne Allergens in People Occupationally Exposed to Dust from Herbs. *Ann. Agri. Environ. Med.* 11:121–127.

**Golec, M., C. Skórska, B. Backiewicz et J. Dutkiewicz (2004).** Immunologic Reactivity to Workrelated Airborne Allergens in People Occupationally Exposed to Dust from Herbs. *Ann. Agri. Environ. Med.* 11:121–127.

**Goswami, D., Janki, N., Thakker, Pinakin, C. Dhandhukia., (2016).** Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Are view article cogent food & Agriculture (2016), 2:1127500.

**Goudjal, Y., Toumatia, O., Sabaou, N., Barakate, M., Mathieu, F., Zitouni, A., (2013).** Endophytic actinomycetes from spontaneous plants of Algerian Sahara: indole-3-acetic acid production and tomato plants growth promoting activity. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 29, 1821–1829. <https://doi.org/10.1007/s11274-013-1344-y>

**Govindasamy, V., M. Senthilkumar, V. Magheshwaran, U. Kumar, P. Bose, V. Sharma, et K. Annapurna (2010).** Plant Growth and Health Promoting Bacteria, *Microbiol. Monographs* 1-346.

**Granell, A., Carbonell, (1996).** Les hormones végétales. *Univ. Polytech. Valence* 42.

**Gupta, G., Parihar, S.S., Ahirwar, N.K., Snehi, S.K., Singh, V., (2015).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture. *J. Microb. Biochem. Technol.* 7, 96–102. <https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000188>

**(H)**

**Hallberg KB, Johnson DB. (2005)** Microbiology of a wetland ecosystem constructed to remediate mine drainage from a heavy metal mine. *Sci Total Environ*;338:53–66.

**Hallman, J., A. Quadt-Hallman, W.F. Mahaffee et J.W. Kloepper (1997).** Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can. J. Microbiol.*,43: 895-914.

**Hashidoki, Y., E. Itoh., K. Yokota., T. Yoshida et S. Tahara (2002).** Characterization of Five Phyllosphere Bacteria Isolated From *Rosa rugosa* Leaves, and Their Phenotypic and Metabolic Properties. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 66:2474–2478

**Herrbach, V., (2013).** Stimulation du développement des racines latérales par des lipochitoooligosaccharides (LCOs) symbiotiques chez *Medicago truncatula*. *Toulouse* 3.

**Hinsinger, P. (1998).** How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv. Agron.* ,64:225–265

**Hugenholtz, P. (2002).** Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome Biol.* 3, Reviews0003

**(J)**

**Jackson ,P.J., K.K. Hill, M.T. Laker, L.O. Ticknor et P. Keim (1999).** Genetic comparison of *B. anthracis* and its close relatives using RFLP and PCR analysis. *J. Appl. Microbiol.* 87:263–269.

**(K)**

**Kao PH, Huang CC, Hseu ZY. (2006)** Response of microbial activities to heavy metals in a neutral loamy soil treated with biosolid. *Chemosphere*;64:63–70.

**Kaymak, HC., F. Yarali, I. Guvenc et MF. Donmez (2008)** The effect of inoculation with plant growth rhizobacteria (PGPR) on root formation of mint (*Mentha piperita* L.) cuttings. *Afr. J. Biotechnol.* 7:4479–4483

**Kaymak, HC., I. Guvenc, F. Yarali et MF. Donmez (2009).** The effects of bio-priming with PGPR on germination of radish (*Raphanus sativus* L.) seeds under saline conditions. *Turk J Agric Forest*, 33:173–179

**Khalid, A., M. Arshad et Z.A. Zahir (2006).** Phytohormones: microbial production and applications. In: *Biological Approaches to Sustainable Soil Systems.* (Eds.): N. Uphoff , A.S. Ball, E.

**Kloepper, JW. (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.

**Khan, A.L., Waqas, M., Kang, S.-M., Al-Harrasi, A., Hussain, J., Al-Rawahi, A., Al-Khiziri, S., Ullah, I., Ali, L., Jung, H.-Y., Lee, I.-J., (2014).** Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. *J. Microbiol.* 52, 689–695. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7>

**Khan, K. S., et Joergensen, R. G., (2009).** Changes in microbial biomass and P fractions in biogenic household waste compost amended with inorganic P fertilizers. *Bioresource technology*, 100(1), 303-309. 1088.38:19–23.39:533–534.

**Khan, M. S., A. Zaidi., et M. Javed (2009).** *Microbial Strategies for Crop Improvement*. pp: 1-371. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

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

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

**Kloepper JW, A. Gutierrez-Estrada et A. McInroy (2007).** Photoperiod regulates elicitation of growth promotion but not induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Can. J. Microbiol.* 53:159–167.

**Koda, N., T. Asaeda, , K. Yamade, , H. Kawahara et H. Obata, (2001).** A novel cryoprotective protein (CRP) with high activity from the ice-nucleating bacterium, *Pantoea agglomerans* IFO12686. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 65: 888–894.

**Konate , I. (2007) .** Diversité Phénotypique et Moléculaire du Caroubier(*Ceratonia siliqua* L.) et des Bactéries Endophytes qui lui sont Associées. Université Mohammed V-Agdal Faculté des sciences,Rabat.

**König, C., (2011).** Formation des bourgeons : les hormones auxine, cytokinine et gibbérelline | Dossier [WWW Document]. URL <https://www.futurasciences.com/planete/dossiers/botanique-pas-bourgeon-pas-foret-1187/page/4/> (accessed 6.11.18).

**Kose, C, M. Guleryuz, F. Sahn et I. Demirtas (2003).** Effects of some plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on rooting of grapevine rootstocks. *Acta Agrobot* .56:47–52. regulation by ANR in the strictly aerobic biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* CHA0. J.



**Kumar, NR., V.T. Arasu et P. Gunasekaran (2002).** Genotyping of antifungal compounds producing plant growth-promoting rhizobacteria *Pseudomonas fluorescens*. *Curr. Sci.* 82:1463–1466.

**Kumar, P., Dubey, R.C., (2012).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Biocontrol of Phytopathogens and Yield Enhancement of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Curr. Perspect. Appl. Microbiol.* 1, 6–38.

(L)

**Lazarovits, G. et J. Norwak (1997).** Rhizobacteria for Improvement of Plant growth and leaves. *J. Sustain. Agric.* 30:145–155.

**Leclerc, M.-E., Olivier, A., Lapointe, L., (2007).** L'effet de phytohormones sur la multiplication végétative de la matreucie fougère-à-l'autruche. *Nat. Can.* 131, 15–23.

**Lee, KJ., S. Kamala-Kannan, HS. Sub, CK. Seong et GW. Lee (2008).** Biological control of *Phytophthora* blight in red pepper (*Capsicum annuum* L) using *Bacillus subtilis*. *World J. Microb. Biot.* 24:1139–1145.

**Lemanceau, L.,( 1992).** Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp fluorescents 413–437, 414.

**Lynch, J.M. (1990).** *The Rhizosphere.* Lynch JM, (ed.) John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

(M)

**MacMillan, J.( 2002).** Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi, and bacteria. *J. Plant*

**Maier, R.M., Pepper, I.L., Gerba, C.P., (2009).** *Environmental Microbiology.* Academic Press.

**Malek, F., 2015.** Interaction microbienne cours assure aux Master II microbiologie et Magistère Maitrise de la qualité et du développement microbien. Mémoire de magistère. Université de Tlemcen.

**Mantelin, S. et B. Touraine (2004).** Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *J. Exp. Bot.* 55:27–34.

**Mantelin, S. et B. Touraine (2004).** Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *J. Exp. Bot.* 55:27–34

**Martínez-Viveros O., M.A. Jorquera, D.E. Crowley, G. Gajardo et M.L. Mora (2009)** Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 293 – 319.

**Mayak, S., T. Tirosh et B.R. Glick (2004).** Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 42: 565-572.

**Mhatre PH ,Karthik C,kadrivelu k, Divya k,venkatasalam E,srinivasan S,et al.**

**(2019)** *Biocatal Agri Biotechnol.* ; 119-28 .

**Mhatre PH, Karthik C, Kadirvelu K, Divya K, Venkatasalam E, Srinivasan S, et al. (2019).** Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) : Un outil alternatif potentiel pour la lutte biologique contre les nématodes. *Biocatal Agri Biotechnol.* ; 17 : 119-28.

**Moulin, L., A. Munive, B. Dreyfus, et C. Boivin-Masson (2001).** Nodulation of legumes by members of the  $\beta$ -subclass of Proteobacteria. *Nature*, 411, 948–950.

**Munees, A., Mulugeta, K., (2014).** Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. 28 Febr. 2013 1018–3647, 1–20.

**(N)**

**Narayanasamy, P., (2013).** Detection and Identification of Bacterial Biological Control Agents, in: *Biological Management of Diseases of Crops, Progress in Biological Control.* Springer, Dordrecht, pp. 201–293. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-6380-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6380-7_4)

**Neilands, J.B., (1995).** Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.* 270, 26723–26726. New York.

**Nie L, Shah S, Burd GI, Dixon DG, Glick BR. (2002)** Phytoremediation of arsenate contaminated soil by transgenic canola and the plant growth-promoting bacterium *Enterobacter cloacae* CAL2. *Plant Physiol Biochem*;40: 355–61..

**Nunes, C., J. Usall, N. Teixido, E. Fons et I. Vinas (2002).** Post –harvest biological control by nutrient accumulation and growth of oil palm seedlings caused by PGPR under field nursery.

(O)

**Orhan, E, A. Esitken, S. Ercisli, M. Turan et F. Sahin (2006)** Effects of plant growth promoting.

(P)

**Parmar, P., Sindhu, S.S., (2013).** Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. *J. Microbiol. Res.* 3, 25–31.

**Paul, E.A., et F.E. Clark (1996).** *Soil Microbiology and Biochemistry*, 2nd Edition. Academic Press, New York.

**Paula, MA, S. Urquiaga, IO. Siqueira et J. Dobereiner (1992).** Synergistic effects of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi and diazotrophic bacteria on nutrition and growth of sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Biol. Fertil. Soils*, 14:61–66.

**Peguero (2001).** Influence of application of a biofertilizer based on *Azospirillum* on germination of seed and production of vegetable crops. *Centro Agricola* 28:38–41..

**Peltier, C., (2010).** Les bactéries intestinales influent sur l'évolution de la mouche ! [WWW Document]. *Futura*. URL <https://www.futura-sciences.com/sante/actualites/biologiebacteries-intestinales-influent-evolution-mouche-25881/> (accessed 6.16.18).

**Penrose DM, Glick BR. (2001)** Levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in exudates and extracts of canola seeds treated with plant growthpromoting bacteria. *Can J Microbiol*;47:368–72.

**Pirlak, L., M. Turan, F. Sahin et A. Esitken (2007).** Floral and foliar application of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) to apples increases yield, growth, and nutrient element contents of promoting rhizobacteria on pepper and maize. *Bioagro.* 20:37–48.

**Pusey, PL., VO. Stockwell et DR. Rudell (2008).**Antibiosis and acidification by *Pantoea agglomerans* strain E325 may contribute to suppression of *Erwinia amylovora*. *Phytopathology* .98 :1136-1143.

(R)

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

**Ramos-Solano B, Barriuso-Maicas J, Gutierrez-Mañero J (2009).** Biotechnology of the Rhizosphere. In: Kirakosyan A, Kaufman PB (eds.) *Recent Advances in Plant Biotechnology.* 137, Springer Science & Business Media. pp. 137-162.

**Regnault, T., (2014).** Biosynthèse et transport des gibbérellines chez *Arabidopsis thaliana* (phdthesis). Université de Strasbourg.

**Rogers, J.R., Bennett, P.C., Choi, W.J., (1998).** Feldspars as a source of nutrients for microorganisms. *Am. Mineral.* 83, 1532-1540. Chauhan, J., Tomar, Y., Indrakumar, S., Seema, A., Debarati, A., (2009). Effect of growth hormones on seed germination and seedling growth of black gram and horse gram. *J Am Sci* 5, 79–84. .

**Reyes, I., L. Alvarez, H. El-Ayoubi et A. Valery (2008).** Selection and evaluation of growth rhizobacteria (PGPR) on yield, growth and nutrient contents in organically growing raspberry. *SciHortic* 111:38–43. rhizobacterium (*Achromobacter* sp.). *Can. J. Microbiol.*, 46:229 – 236. *Rizosphere* (ed. J.M. Lynch), John Wiley & Sons, Ltd, Essex, pp. 11–34.

**Robinson B, Russell C, Hedley M, Clothier B. (2001)** Cadmium adsorption by rhizobacteria: implications for New Zealand pastureland. *Agric Ecosyst Environ*;87:315–21

**Roychowdhury, R., Mangain, A., Ray, S., Tah, J., (2012).** Effect of gibberellic acid, kinetin and indole 3-acetic acid on seed germination performance of *Dianthus caryophyllus* (Carnation). *Agr Conspectus Sci* 77, 157–160.

(S)

**Smaoui, S., (2010).** Purification et Caractérisation de Biomolécules à partir de microorganismes nouvellement isolés et identifiés (phd). Université de Toulouse.

**Soufiane, B., (1989).** Isolement à partir de la rhizosphère des conifères de bactéries et d'actinomycètes antagonistes aux champignons phytopathogènes [WWW Document]. URL <http://docplayer.fr/15231957-De-bacteries-et-d-actinomycetes-antagonistes-aux-champignons-p-wtopathogenes.html> (accessed 6.14.18).

**Sprent, J.I., James, E.K., (2007).** Legume Evolution: Where Do Nodules and Mycorrhizas Fit In? *Plant Physiol.* 144, 575–581. <https://doi.org/10.1104/pp.107.096156>

**Stengel, P., Gelin, S., (1998).** Sol : interface fragile, Inra. ed.

**Stepanova, A.N., Yun, J., Likhacheva, A.V., Alonso, J.M., (2007).** Multilevel Interactions between Ethylene and Auxin in Arabidopsis Roots. *Plant Cell* 19, 2169–2185. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.052068>

**Sturz, AV., BR. Christie et J. Nowak (2000).** Bacterial endophytes: Potential role in developing sustainable systems of crop production. *Crit. Rev. Plant Sci.* 19:1-30.

(T)

**Taktek, S., (2015).** Dissolution biologique des phosphates : interaction bactéries – mycorrhizes. Thèse de doctorat. Université de Lavale, Québec, Canada.

**Tejera, NA., E. Ortega, J. González-López et C. Lluch (2003).** Effect of some abiotic factors on the biological activity of *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *J. Appl. Microbiol.*, 95: 528–535.

(V)

**Van Loon, LC., PA. Bakker et CM. Pieterse (1998).** Systemic resistance induced by rhizosphere

**Van oostende, C., (2006).** Analyse quantitative des réponses précoces à l’auxine dans une suspension de cellules de Tabac. Thèse de doctorat en sciences. Université Bordeaux 1.

**Vargas, DP, R. Ferrera-Cerrato, JJ. Almaraz-Suarez, AG. Gonzalez (2001).** Inoculation of plant *Verticillium* Host Plants. *Appl. Environ. Microbiol.* 68:3328–3338.

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

**Villegente, M.,(2013).** Caractérisation Biochimique et Moléculaire de Mécanismes de la Germination d’Espèces Endémiques de Nouvelle-Calédonie. <https://doi.org/10.6098/2013NCAL0050>

**Voisard, C, C. Keel, D Haas, et G. Defago (1989).** Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of tobacco under gnotobiotic conditions. *The EMBO J.*, 8: 351-358.

**(W)**

**Wu, SC., ZH. Cao, ZG. Li, KC. Cheung et MH. Wong (2005).** Effects of biofertilizer containing Nfixer, P and K solubilizers and AM fungi on maize growth: A greenhouse trial. *Geoderma*, 125: 155.

**(Y)**

**Yang, J, JW. Kloepper et CM. Ryu (2009).** Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci.* 14:1–4.

**Young (2003).** Changing concepts in the systematics of bacterial nitrogen fixing legume symbionts. *J. Gen. Applied Microbiol.*, 49: 155-179.

**(Z)**

**Zaidi, SFA. (2003)** Biocontrol of *Fusarium oxysporium* by plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) in soybean. *Ann. Agr. Res.* 24:676–678.