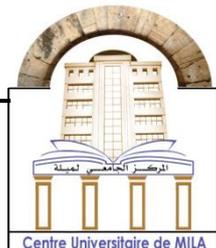


الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

Ministère de L'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



N°Ref :

Centre Universitaire Abdelhafid BOUSSOUF- Mila

Institut des Sciences et de la Technologie

Département des Sciences de la Nature et de la Vie

Mémoire préparé en vue de l'obtention du diplôme de

Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Biochimie Appliquée

Thème :

Les PGPR et leur impact sur la biofertilisation

Présenté par :

- BENKHALIFA Bochra
- BOUCHAIR Marwa

Devant le jury :

Président : Mme AYAD Wissam (MCB), Centre Universitaire de Mila

Examineur : Mme BOUNAB Norhan (MCB), Centre Universitaire de Mila

Promoteur : Mme RABHI Nour El Houda (MCB), Centre Universitaire de Mila

Année Universitaire : 2021/2022



Remerciement

*Avant de commencer nous remercions Allah le tout puissant de nous avoir guide toutes ces années d'études car il nous a donné la volonté, la patience, le courage pour terminer ce travail. Nous remercions particulièrement **Mme RABHI Nour El Houda** pour l'encadrement de ce travail, Nous remercions également tous les membres du jury ; **Mme AYAD Wissam** et **Mme BOUNAB Norhan** D'avoir accepté de juger ce travail. Je voudrais remercier toutes les personnes ayant fait part de leur intérêt et m'ayant soutenue tout au long de mon projet de maîtrise.*

Enfin, nos profonds remerciements s'adressent à toutes les personnes ayant contribué de près ou de loin à la réalisation de ce modeste travail.

Merci...



Dédicace

Tout d'abord, Allah

Le tout miséricordieux, le tout puissant qui m'a guidé sur le droit chemin.

A mon très cher père Hocine

Tu as toujours été pour moi un exemple du père respectueux, honnête, de la personne méticuleuse, je tiens à honorer l'homme que tu es, que Dieu prolonge sa vie.

A ma très chère mère Samiaa

Mon amour et mon soutien dans la vie, Dieu vous bénisse et vous donne longue vie

A mon Frère Abde Allah et mes sœurs Selsabil et Isrâa

Qui ont eu un grand impact dans de nombreux obstacles et difficultés

A mon fiancé Naïm

Pour le soutien moral

« A tous ceux qui m'ont appris une lettre dans cette vie »

Bochra





Dédicace

Je dédie ce mémoire :

A toute ma famille pour leur soutien tout au long de mon parcours universitaire.

*A mes très chers parents **Ahmed** et **Samia**.*

A mes Frères.

A mes sœurs.

A tous mes amis sans exception.

Et les autres collègues du département.

A tous qui m'ont apporté du soutien toute ma vie.

A tous mes enseignants.

Marwa



Résumé

La quête d'amélioration des rendements agricoles due à la pression sur la production alimentaire conduit à l'utilisation aveugle des produits agrochimiques. Les biofertilisants apparaissent comme une alternative appropriée contre les impacts environnementaux néfastes exercés par les produits chimiques synthétiques. Ces biofertilisants peuvent faciliter et améliorer la croissance et le rendement des cultures d'une manière respectueuse de l'environnement. Ils contiennent des microbes vivants ou dormants qui sont appliqués sur le sol ou utilisés pour le traitement des semences. L'un des principaux candidats est les rhizobactéries. Ce sont un groupe de bactéries bénéfiques colonisant la rhizosphère en favorisant la promotion des plantes (PGPR ou Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Elles possèdent certaines caractéristiques bénéfiques pour les plantes tant au niveau de l'augmentation de la croissance qu'au niveau du contrôle des pathogènes. De ce fait, l'utilisation des PGPR comme biofertilisants est une approche biologique prometteuse pour une agriculture durable.

Mots clés : Rhizobactéries, PGPR, Biofertilisation, Modes d'action, Application des biofertilisants.

Abstract

The quest for improved agricultural yields due to increased pressure on food production leads to the indiscriminate use of agrochemicals. Biofertilizers appear as a suitable alternative against the harmful environmental impacts exerted by synthetic chemicals. These biofertilizers may facilitate and improve crop growth and yield in an environmentally friendly way. They contain live or dormant microbes that are applied to the soil or used for seed treatment. One of the main candidates is rhizobacteria. It's a group of beneficial bacteria colonizing the rhizosphere by promoting the growth of plants (PGPR or Plant Growth Promoting Rhizobacteria). They have certain beneficial characteristics for plants both in terms of increasing growth and controlling pathogens. Therefore, the use of PGPR as biofertilizers is a promising biological approach for sustainable agriculture.

Keywords: rhizobacteria, PGPR, Biofertilisation, modes of action, Application of biofertilizers.

ملخص

إن السعي وراء تحسين المحاصيل الزراعية بسبب الضغط المتزايد على إنتاج الغذاء يؤدي إلى الاستخدام العشوائي للكيمائيات الزراعية. تظهر الأسمدة الحيوية كبديل مناسب ضد الآثار البيئية الضارة التي تسببها المواد الكيميائية الاصطناعية. يمكن أن تسهل هذه الأسمدة الحيوية وتحسن نمو المحاصيل والإنتاجية بطريقة صديقة للبيئة. تحتوي على ميكروبات حية أو كامنة يتم وضعها على التربة أو استخدامها لمعالجة البذور. واحدة من المرشحين الرئيسيين هي البكتيريا الجذرية. هم مجموعة من البكتيريا المفيدة التي تستعمر منطقة الجذور من خلال تعزيز النباتات (PGPR) أو البكتيريا الجذرية المعززة لنمو النبات). لها خصائص مفيدة معينة للنباتات من حيث زيادة النمو والسيطرة على مسببات الأمراض. لذلك، فإن استخدام PGPR كأسمدة حيوية هو نهج بيولوجي واعد للزراعة المستدامة.

الكلمات المفتاحية: البكتيريا الجذرية ، PGPR، التسميد الحيوي، أنماط العمل، استخدام الاسمدة الحيوية.

| | |
|---|--|
| % : pourcentage | HPO₄ : Phosphate soluble (ion basique) |
| µm : Micromètre | Kg N/ha : kilogramme d'azote sur un hectare |
| ABA : Acide Abscissique | Kg : Kilogramme |
| ACC : 1-Amino- cyclopropane-1-Carboxylate | N² : Azote atmosphérique |
| ADN : Acide Désoxyribonucléique | NH₃ : Ammoniac |
| AHL : Acyl Homoserine Lactone | Pb : Plomb |
| AIA : Acide Indole Acétique | PGPB : Plant Growth Promoting Bacteria |
| AMF : Champignon mycorhizien arbusculaire | PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria |
| ARN : Acide ribonucléique | PH : Potential d'Hydrogène |
| As : Arsenic | PVP : Polyvinyle Pyrrolidone |
| BGA : Algues Bleu-Vert | RSA : Résistance Systémique Acquise |
| C° : Degrés Celsius | RSI : Résistance Systémique Induite |
| Cd : Cadmium | SAM : S-adenosyl méthionine |
| Fe³⁺ : Trihydroxyde | ufc/mL : Unité Formatrice de Colonie sur un millilitre |
| G (g) : Gramme | USD : Le Dollar des États- Unis. |
| GA : Gibbérellines | |
| H₂PO₄ : Phosphate soluble (ion monobasique) | |
| HCN : CyaNure d'Hydrogène | |
| Hg : Mercure | |

| | |
|--|-----------|
| Figure 01 : Diagramme d'une racine et structure de la rhizosphère..... | 4 |
| Figure 02 : PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique..... | 6 |
| Figure 03 : Représentation schématique des interactions dans la rhizosphère et l'impact des facteurs associés à la relation plante-microbe | 14 |
| Figure 04 : Biofertilisation et rôle des PGPR (A) : l'application des PGPR tant que bio-inoculant vert dans le traitement des semis. (B) les effets positifs du PGPR sur les paramètres végétatifs et les indices physio-biochimiques via divers mécanismes | 17 |
| Figure 05 : Mécanisme de l'ACC-désaminase en association avec l'AIA en facilitant la croissance végétale sous stress abiotique. ACC, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate ; IAA, acide indole-3-acétique ; SAM, S-adenosyl méthionine | 22 |
| Figure 06 : Différents avantages des PGPRs biofertilisants..... | 27 |
| Figure 07 : Conséquences du stress salin et de la sécheresse sur les plantes et le rôle de PGPR | 32 |
| Figure 08 : Taille et répartition du marché mondial des biofertilisants en millions d'USD par région. La surface de chaque cercle est proportionnelle à la taille du marché des biofertilisants (en millions d'USD) dans la région en question | 38 |
| Figure 09 : Organigramme pour la sélection des souches microbiennes bénéfiques et les différentes étapes impliquées dans la préparation et la commercialisation de biofertilisants à base de PGPR | 39 |

Liste des tableaux

Tableau 01 : Les mécanismes par lesquels les PGPR stimulent la croissance des plantes **16**

Tableau 02 : Bioremédiation des métaux lourds par PGPR **29**

Tableau 03 : Amélioration des cultures exposées au stress abiotique par les PGPR **31**

Tableau 04 : Un aperçu des produits biofertilisants à base de PGPR disponibles dans le monde..... **35, 36, 37**

| | |
|-------------------------------------|------------|
| Résumé | i |
| Abstract | ii |
| ملخص | iii |
| Liste des abréviations | iv |
| Liste des figures | v |
| Liste des tableaux | vi |
| Introduction | 01 |

Chapitre 01 : Interactions dans la rhizosphère

| | |
|--|----|
| I. Sol et bactéries rhizosphériques | 03 |
| I. 1. Rhizosphère | 03 |
| I. 2. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR) | 05 |
| II. Diversité taxonomique des PGPR biofertilisants | 05 |
| II. 1. Proteobacteria | 07 |
| A. Alphaproteobacteria | 07 |
| i. Les bactéries du genre <i>Rhizobium</i> | 07 |
| ii. Les bactéries du genre <i>Azospirillum</i> | 08 |
| •Caractères générales..... | 08 |
| B. Betaproteobacteria | 08 |
| C. Gammaproteobacteria..... | 09 |
| i. Les bactéries du genre <i>Azotobacter</i> | 09 |
| • Caractères générales..... | 09 |
| ii. Les bactéries du genre <i>Pseudomonas</i> | 10 |
| • Caractères générales..... | 10 |
| II. 2. Actinobacteria..... | 11 |

Table des matières

| | |
|--|----|
| • Caractères générales..... | 11 |
| II. 3. Firmicutes..... | 12 |
| i. Les bactéries du genre <i>Bacillus</i> | 12 |
| • Caractères générales..... | 12 |
| III. Interaction micro-organismes-plantes dans la rhizosphère..... | 13 |

Chapitre 02 : Mécanismes d'action des biofertilisants

| | |
|--|----|
| I. PGPR et stimulation de la croissance des plantes..... | 15 |
| II. Biofertilisants..... | 15 |
| II. 1. Mécanismes d'action des biofertilisants..... | 15 |
| II. 1. 1. Mécanismes directs..... | 18 |
| A. Fixation de l'azote..... | 18 |
| B. Solubilisation du Phosphate..... | 18 |
| C. Solubilisation du potassium..... | 19 |
| D. Production des sidérophores..... | 19 |
| E. Production de phytohormones..... | 20 |
| i. Auxine..... | 20 |
| ii. Cytokinine..... | 20 |
| iii. Gibbérelline..... | 21 |
| iv. Ethylène..... | 21 |
| II. 1. 2. Mécanismes indirects..... | 22 |
| A. Production des enzymes lytiques..... | 23 |
| B. Production des antibiotiques..... | 23 |
| C. Résistance systémique acquise et induite..... | 24 |
| D. Compétition..... | 25 |

| | |
|--|----|
| i. Compétition des ressources..... | 25 |
| ii. Compétition d'interférence..... | 25 |
| Chapitre 03 : Avantages et applications des PGPR tant que biofertilisants | |
| I. Avantage des biofertilisants | 26 |
| II. Impact de l'application des biofertilisants | 27 |
| II. 1. Face aux métaux lourds | 28 |
| II. 2. Face à la sécheresse et au stress salin..... | 30 |
| II. 3. Meilleure assimilation des nutriments..... | 32 |
| III. Défis et contraintes liés aux biofertilisants | 33 |
| Chapitre 04 : Marché mondial et commercialisation des biofertilisants | |
| I. Marché mondial des PGPR biofertilisants | 34 |
| II. Stratégies de la commercialisation des biofertilisants | 38 |
| II. 1. Préparation d'un biofertilisant..... | 39 |
| A. Formulation liquide | 40 |
| B. Formulation solide | 41 |
| II. 2. Qualité des biofertilisants | 41 |
| II.3. Limites de la production de biofertilisants | 42 |
| III. Directives et précautions pour l'utilisation des PGPR comme biofertilisants | 43 |
| Conclusion | 45 |
| Références bibliographiques | |

Introduction

L'agriculture du XXI^e siècle est confrontée de défis, comme le déclin de la productivité et la dégradation de la qualité des sols qui constituent des menaces majeures pour la sécurité alimentaire mondiale. Selon les estimations des Nations Unies, la population humaine mondiale devrait atteindre environ 9 milliards d'ici 2050 (**Wood 2001**). Afin de répondre aux besoins nutritionnels d'une population mondiale en constante augmentation, des engrais chimiques et des pesticides sont appliqués à grande échelle pour augmenter la production agricole (**Rubio et al., 2013**). Cependant, l'utilisation peu judicieuse des produits agrochimiques a entraîné une pollution de l'environnement entraînant des risques pour la santé publique. De plus, les sols agricoles perdent continuellement leur qualité et leurs propriétés physiques ainsi que leurs propriétés chimiques (déséquilibre des nutriments) et santé biologique. Par conséquent, il existe un grand besoin de solutions permettant une production alimentaire sans l'utilisation excessive de produits agrochimiques (**Cedeño et al., 2021**).

Parmi les microorganismes établissant une symbiose associative avec la plante, se trouve un ensemble de bactéries qualifiées de PGPR (Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes) pour leurs effets stimulateurs de la croissance des plantes qu'elles colonisent. Ces bactéries peuvent-elles être une bonne alternative aux engrais chimiques en augmentant la production et en réduisant la pollution de l'environnement?

Il a été enregistré depuis longtemps l'utilisation de *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* et algues bleu-vert (BGA) comme biofertilisants. Il est bien connu que le *Rhizobium* forme une relation symbiotique avec les nodules racinaires des plantes légumineuses (**Pahari et al., 2020**). Alors qu'*Azotobacter* est principalement utilisé avec des cultures comme le maïs, le blé, le coton, la pomme de terre, la moutarde et d'autres cultures maraîchères (**Mishra et al., 2021**).

Les PGPR sont apparues comme une alternative notable aux pratiques agricoles traditionnelles pour remplacer ces produits chimiques par une variété de mécanismes directs et indirects. Ces biofertilisants rhizobactériens présentent de nombreux avantages par rapport à leurs homologues chimiques d'un point de vue global telle, la décomposition de la matière organique, le recyclage d'éléments, la production de régulateurs de croissance des plantes, la dégradation des polluants organiques, la stimulation de la croissance des racines, etc. (**Ahemad et Khan 2009 ; Akhtar et al., 2012 ; Gupta et al., 2015**). Ces PGPR sont aussi connus pour leur capacité à induire

Introduction

une résistance contre divers microorganismes phytopathogènes, et à augmenter la biodiversité et l'association avec d'autres microorganismes utiles (**Vázquez *et al.*, 2020**). Elles peuvent ainsi favoriser la tolérance des plantes aux différents types de stress abiotique via l'amélioration de la disponibilité des nutriments minéraux dans le sol (**Richardson *et al.*, 2009 ; Barea et Richardson 2015**).

L'objectif de ce travail est consacré à une synthèse bibliographique sur les PGPR tant que biofertilisant, ainsi qu'un aperçu sur la taxonomie et la diversité de ces microbes. Les mécanismes d'actions directes et indirectes sont aussi évoqués, plus des avantages face à différents stress abiotiques. Et enfin une synthèse sur la commercialisation, les défis et les limites de l'application de ces derniers.

Chapitre 01 :
Interactions dans la
rhizosphère

I. Sol et bactéries rhizosphériques

Le sol est un environnement complexe, hétérogène et dynamique, lieu de multiples processus biogéochimiques essentiels au fonctionnement des plantes et des écosystèmes (**Bastian et al., 2013 ; Agler et al., 2016 ; Daudin et al., 2020**). Il représente la partie superficielle de l'écorce terrestre. Il constitue une importante diversité taxonomique de micro-organismes colonisent et interagissent avec leur hôte en constituant le microbiote (plantes, vers, nématodes, acariens, protozoaires, algues, champignons, eubactéries, archaea, etc.) (**Berendsen et al., 2012 ; Hacquard et al., 2015**). En termes de diversité et de densité, il a été estimé qu'un gramme de sol contenait de 10^{10} à 10^{11} bactéries, et de 6 000 à 5 0000 espèces bactériennes (**Curtis et al., 2002 ; Horner-Devine et al., 2003**). Cette diversité biologique des organismes du sol est associée à une importante diversité fonctionnelle et à une grande complexité des interactions écologiques.

Les organismes du sol affectent aussi la productivité végétale, que ce soit de manière directe ou indirecte telle que les modifications des cycles du carbone et des nutriments, de la structure du sol, interactions trophiques et contrôle des parasites et des pathogènes (**Renoud, 2016 ; Lidbury et al., 2017**). Les activités des organismes du sol sont concentrées dans des sites généralement associés à la disponibilité en substrats carbonés. C'est ainsi que les habitats microbiens sont associés aux fractions organiques, aux agrégats, à la litière en décomposition, au sol influencé par les vers de terre et aux racines (rhizosphère) (**Lynch, 1990 ; Zhang et al., 2015**).

I. 1. Rhizosphère

Le terme « rhizosphère » décrit pour la première fois en 1904 par l'agronome allemand Hiltner Lorentz pour définir la partie du sol qui entoure immédiatement les racines de la plante. Il est connu pour jouer un rôle central dans la croissance et le développement des plantes (**Hrynkiewicz et Baum, 2012**). La rhizosphère est composée du mot grec « *rhiza* » pour racine et du mot latin « *sphaera* » pour le cercle d'influence entre les microbes et le système racinaire (**Balergue, 2012 ; Curl et Truelove, 2012**).

On distingue en générale le rhizoplan qui est l'interface racine/sol et le sol rhizosphérique situé au voisinage de la racine et soumis à son influence (**Figure 01**). Il est le lieu des échanges entre sol, racines, microorganismes et faune associée. Ces

échanges, intenses, se traduisent par des flux bidirectionnels d'eau et de nutriments (Lynch, 1990 ; Maougal, 2014 ; Selami, 2015).

La plus grande proportion de groupes microbiens tels que les bactéries, les champignons, les nématodes, les protozoaires et les microarthropodes habitent la rhizosphère (Morgan *et al.*, 2005 ; Hakim *et al.*, 2020). Les membres de ces groupes microbiens ont des effets bénéfiques, neutres ou nocifs sur la croissance des plantes (Bais *et al.*, 2006 ; Nihorimbere *et al.*, 2011). La rhizosphère est diversement peuplée de bactéries appelées rhizobactéries. Les bactéries rhizosphériques se nourrissent des nutriments disponibles dans le sol et des exsudats racinaires des plantes (Rovira 1991 ; Bais *et al.*, 2006 ; Dodd *et al.*, 2010). Les exsudats racinaires sont composés de sucres solubles, d'acide organiques, d'acides aminés, mais peuvent aussi contenir des hormones, des vitamines, des composés aminés, des composés phénoliques et d'ester de phosphate de sucre (Nihorimbere *et al.*, 2011 ; Ahkami *et al.*, 2017). C'est ce qui fait de la rhizosphère une zone riche en nutriments et un centre d'attraction des bactéries symbiotiques qui, d'autre part, aident à la croissance des plantes (Kumar et Dubey, 2020).

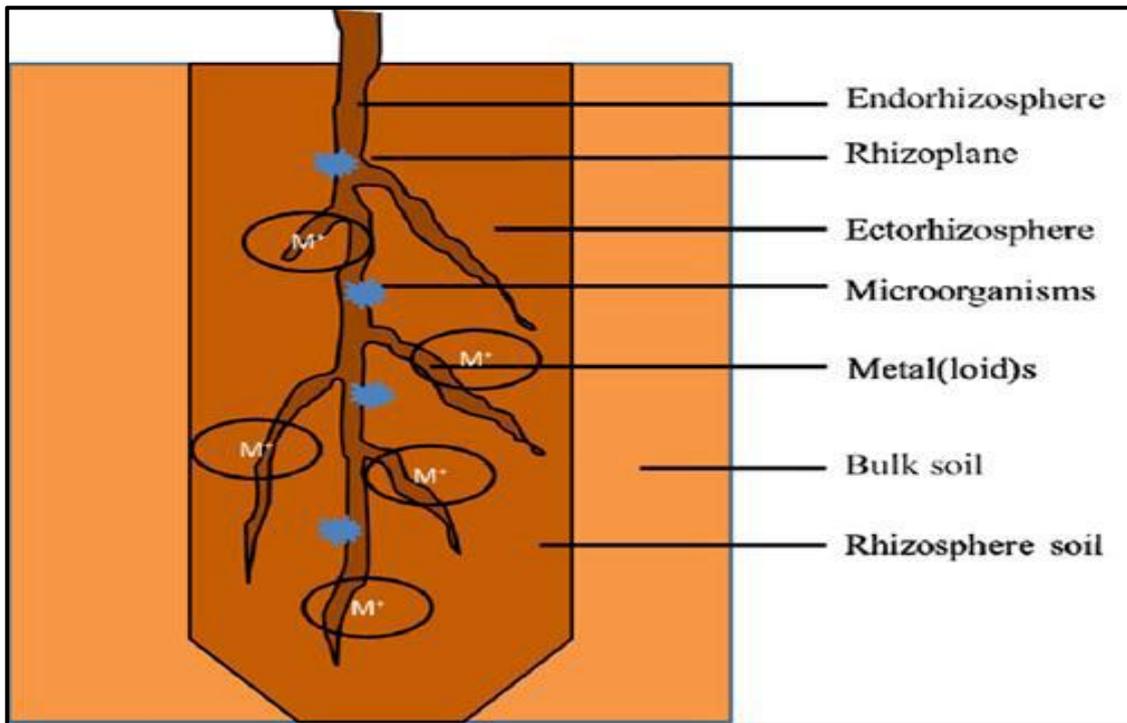


Figure 01 : Diagramme d'une racine et structure de la rhizosphère (Seshadri *et al.*, 2015).

I. 2. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

En se basant sur leurs travaux, Kloepper et Schroth (1978) ont introduit le mot « Rhizobactéries » qualifiant la communauté bactérienne qui colonise compétitivement les racines des plantes, et capables d'améliorer le développement, la croissance, et/ou la santé du végétal (Vacheron *et al.*, 2013 ; Moenne-Loccoz *et al.*, 2019). Ces bactéries interagissent étroitement avec le partenaire végétal, conduisant à des modifications physiologiques de la plante en termes de transcriptome (Drogue *et al.*, 2014), protéome (Kwon *et al.*, 2016) et métabolome (Walker *et al.*, 2011).

Les PGPR présent librement dans la rhizosphère peuvent avoir des effets bénéfiques sur plante (Van der Heiden *et al.*, 2008 ; Singh, 2018 ; Rehman *et al.*, 2020) tant au niveau du contrôle des pathogènes. Elles peuvent également induire des changements dans les activités physiologiques, chimiques, métaboliques et moléculaires de la plante. Les plantes colonisées par ces bactéries expriment des phénotypes végétaux uniques qui montrent une augmentation de la masse des racines et des pousses, une meilleure absorption des nutriments et une atténuation du stress. De plus, les microbes peuvent fixer l'azote et le phosphate pour l'utilisation des plantes (Behl *et al.*, 2012 ; Calvo *et al.*, 2014 ; Moenne-Loccoz *et al.*, 2019).

Les PGPR aussi, sont capables de s'adapter à des conditions défavorables comme la forte salinité, et la sécheresse et d'améliorer la croissance des plantes via l'accumulation de solutés, comme : solutés compatibles, accélération de la vitesse de croissance, raccourcissement de la période végétative, floraison précoce, réduction des pertes en eau, augmentation des capacités photosynthétiques, diminution de la sensibilité des plantes via réduction de l'éthylène des plantes (Ahemad, 2015), activation des mécanismes d'osmo-protection et amélioration de la survie (via accumulation de tréhalose) (Gamalero et Glick, 2022). Les PGPR sont également très intéressantes pour l'utilisation dans l'agriculture. Elles peuvent être utilisées comme inoculant pour la biofertilisation (Combes-Meynet *et al.*, 2011), en tant que biopesticides ou des agents de la bioremédiation (Kirdi, 2011).

II. Diversité taxonomique des PGPR biofertilisants

Au cours des dernières années, le nombre de PGPR identifiées a augmenté d'une façon significative. Vu le rôle de la rhizosphère comme un écosystème les PGPR ont

gagné une grande importance dans le fonctionnement de la biosphère avec leurs différents mécanismes d'action (**Figure 02**). Ces microorganismes cultivables, présentant une diversité de genres et d'espèces, appartiennent majoritairement aux quatre phyla suivants : Proteobacteries, Firmicutes, Actinobacteries et Bacteroidetes (**Hugenholtz, 2002**).

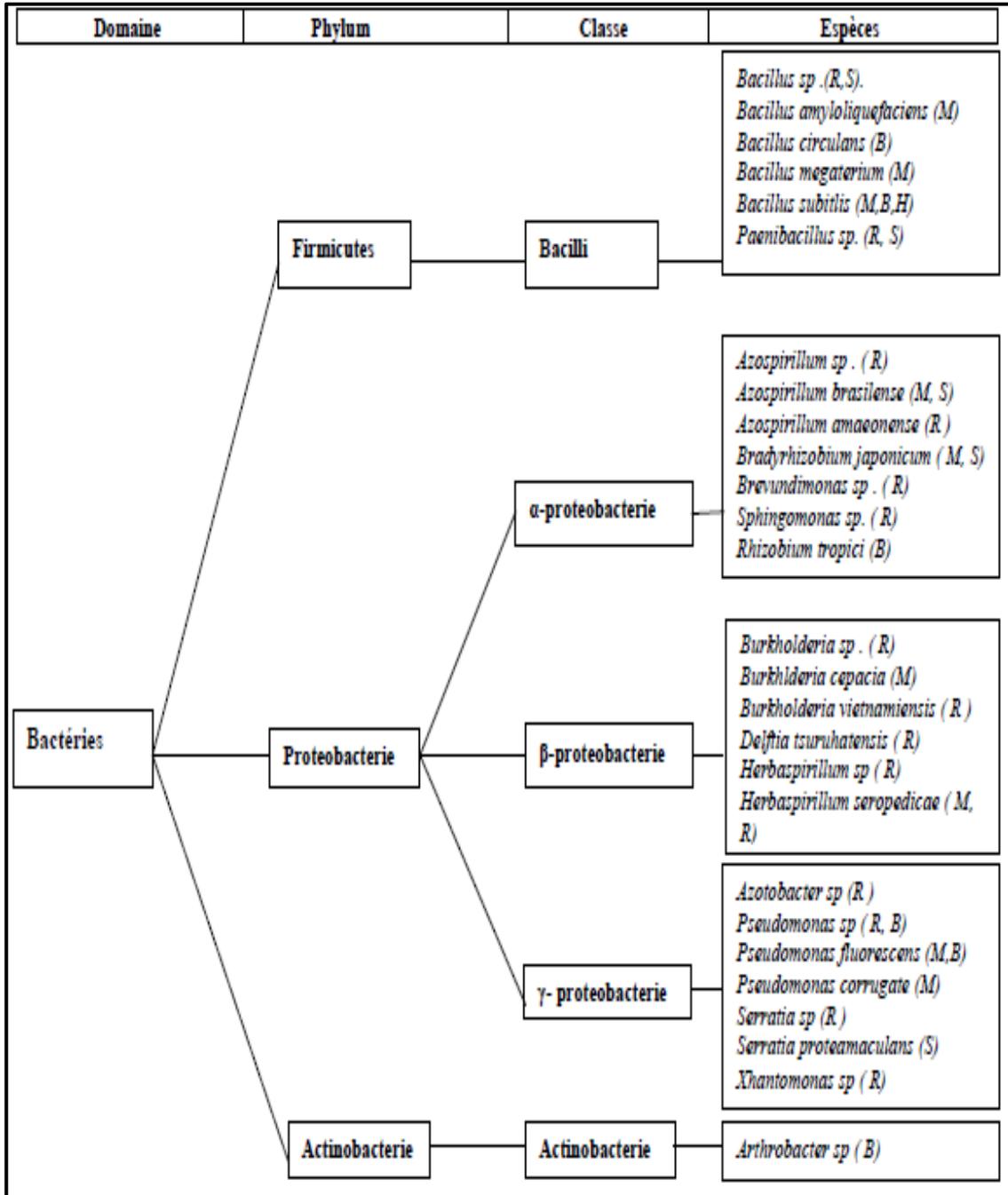


Figure 02 : PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique (**Pérez-Montano et al., 2014**). M : mais, R : riz, B : Blé, S : soja, H : Haricot.

II. 1. Proteobacteria

A. 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 ont été considérées comme de nouveaux genres: *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et *Mesorhizobium* (Sawada *et al.*, 2003). Le genre *Gluconacetobacter* de la famille des Acetobacteraceae est 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* sont considérées comme promotrices de la croissance des plantes. Les souches appartenant à ce genre se produisent sous forme de cellules libres dans le sol ou elles s'associent aux racines, tiges, feuilles et graines principalement des céréales et des graminées fourragères (Baldani *et al.*, 2005).

i. Les bactéries du genre *Rhizobium*

Les *Rhizobiums*, ou rhizobia, sont des bactéries aérobies du sol appartenant à la famille des *Rhizobiaceae* (Sahgal et Johri, 2006). Ces bactéries sont capables d'établir une symbiose fixatrice d'azote avec des plantes de la famille des légumineuses. Cette symbiose se traduit par la formation sur les racines de la plante hôte des nodules (nodosités). Les nodosités sont le lieu d'une activité symbiotique : la plante fournit les substances carbonées aux bactéries, et les bactéries fournissent à la plante les substances azotées synthétisées à partir de l'azote atmosphérique (Downie, 2005). Le processus de la fixation symbiotique d'azote aide la plante à survivre et à rivaliser efficacement sur les sols pauvres en azote.

L'inoculation par *Rhizobium* sp, entraîne une augmentation dans la croissance, le rendement et le nombre de nodules formé au niveau des racines par rapport aux plantes sans inoculation. En plus de leur activité bénéfique de fixation d'azote avec les légumineuses, les *Rhizobium* peuvent améliorer la nutrition des plantes par la mobilisation du phosphate organiques et inorganiques (Akhtar et Siddiqui, 2009).

ii. Les bactéries du genre *Azospirillum*

Le genre *Azospirillum* fait partie du groupe des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (Castro-Sowinski *et al.*, 2007; Rozier *et al.*, 2017; Schmidt et Gaudin, 2018). *Azospirillum* est un genre appartient à la sous-classe α des Protéobactéries de la famille des Rhodospirillaceae, Ce sont des bactéries à Gram négatif, microaérophiles, non fermentaires. Elles sont isolées pour la première fois par Beijerinck en 1925 et décrite comme *Spirillum lipoferum*, elles ont été plus tard renommées *Azospirillum*. Elles peuvent fixer de 20 à 40 kg N/ha en association avec les racines et peuvent aussi fabriquer des hormones telles que l'acide indol acétique, l'acide gibbérellique, les cytokinines ainsi que des vitamines (Hossain *et al.*, 2015).

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

• **Caractères générales**

Azospirillum est un genre de bactéries en forme de spirale capable de fixer l'azote et de synthétiser plusieurs phytohormones, dont l'acide indole-acétique. En outre, l'*Azospirillum* a une activité de contrôle biologique des phytopathogènes. Toutes ces caractéristiques rendent certaines espèces d'*Azospirillum* parmi les meilleurs biofertilisants des cultures agricole (García-Fraile *et al.*, 2015 ; Mhlongo *et al.*, 2018). Elles se trouvent dans beaucoup de sols et au niveau des racines de graminées. Il a été établi que différentes espèces d'*Azospirillum* peuvent coloniser différemment les racines des plantes ; par exemple, *A. brasilense* Sp7 est capable d'adhérer à la surface des racines, formant des agrégats bactériens ou des biofilms (Viruega-Góngora *et al.*, 2020), tandis que *A. baldaniorum* (d'abord noté comme *Azospirillum brasilense* Sp245) (Ferreira *et al.*, 2020) est capable de subir une internalisation et de vivre dans les espaces intercellulaires des racines (Schloter et Hartmann, 1998). La colonisation des plantes implique une série de choix de mode de vie distincts, y compris la chimiotaxie et la colonisation spatiale, puis la formation de biofilms.

B. 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).

C. 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).

i. Les bactéries du genre *Azotobacter*

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

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

• Caractères générales

Les *Azotobacter* sont des bactéries connues pour fixer l'azote atmosphérique pour la synthèse de leurs protéines cellulaires, donnant aux plantes cultivées une partie

considérable de l'azote. Les *Azotobacter spp.* sont sensibles au pH acide, à la concentration élevée de sel et à la température (Aquilanti *et al.*, 2004). Elles ont des impacts avantageux sur la croissance et le rendement des cultures par la biosynthèse de substances biologiquement actives, la production d'inhibiteurs phytopathogènes et l'amélioration de l'absorption des nutriments (Lenart, 2012). La recherche sur *Azotobacter chroococcum* en production végétale a montré son importance dans l'amélioration de la nutrition des plantes et l'amélioration de la fertilité du sol (Kurrey *et al.*, 2018). L'utilisation d'*Azotobacter chroococcum* dans les expériences de recherche comme inoculant microbien est connue pour sa capacité promouvoir de la croissance et son impact le rendement (Gothandapani *et al.*, 2017).

ii. Les bactéries du genre *Pseudomonas*

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

- **Caractères générales**

Pseudomonas est l'un des genres bactériens les plus diversifiés présents dans le sol, l'eau, les plantes, etc. La rhizosphère des plantes est la niche écologique la plus importante pour les *Pseudomonas* par rapport au sol. Les exsudats racinaires de la plante interagissent de préférence avec les bactéries Gram-négatif que les souches bactériennes à Gram-positif en raison de la composition des parois cellulaires et de la composition des exsudats racinaires (Kumar *et al.*, 2015).

Ces bactéries ont une grande capacité à coloniser la rhizosphère ainsi que les racines des plantes et elles sont capables de former des associations intimes avec leurs hôtes. Les exsudats racinaires, et en particulier les sucres et les acides aminés, attirent les bactéries par chimiotactisme à la surface des racines notamment les bactéries

mobiles, ce qui permet à ces dernières de coloniser la rhizosphère (De Weert *et al.*, 2002). Ces bactéries sont connues comme promotrice de la nutrition et la croissance des plantes par la solubilisation des minéraux comme le phosphore, par la production des sidérophores ou par la production de régulateurs de croissances comme les auxines. L'inoculation des plantes à l'aide de certaines souches de *Pseudomonas sp* s'accompagne en effet d'une augmentation significative du rendement de la culture. Elles ont été étudiées de manière intensive surtout pour leur potentiel à produire divers produits d'intérêt industriel (Dabrowska *et al.*, 2020).

II. 2. 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 la 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).

Le genre *Frankia* est un actinomycète de la famille des *Frankiaceae*, de l'ordre des *actinomycétales*, du sous-ordre des *Frankineae*, et de la classe des *Actinobacteria*. Une des plus grandes unités taxonomiques parmi les 18 lignées reconnues à ce jour dans les bactéries (Franche *et al.*, 2009).

Frankia est un genre de bactérie actinomycète filamenteuse, gram-positive est une efficacité élevée en azote (Ghodhbane-Gtari *et al.*, 2013). Elle est capable de fixer l'azote atmosphérique (N^2) et de le transformer en ammoniac (NH_3) grâce à une enzyme appelée nitrogénase. Pour effectuer ce processus, elle forme des nodules sur les racines des plantes actinorhiziennes. *Frankia* est également une bactérie actinique qui forme une symbiose avec des plantes inocultrices non légumineuses, comme les aulnes (Salwan et Sharma, 2020).

- **Caractères générales**

Frankia elle est capable de former une symbiose avec les racines de plantes spécifiques en particulier en émettant des filaments très fins ou hyphes tels ceux des champignons. Quand il est secrété déclenche dans les tissus de la plante hôte une série

d'événements Peut être conduisant à la déformation des poils racinaires et à un pic de calcium (**Granqvist et al., 2015**).

Frankia est également capable de favoriser la croissance des racines des plantes, améliorer l'absorption des éléments minéraux et améliorer l'adaptation aux stress, tels que la sécheresse et le froid (**Aasfar et al., 2021**).

En condition symbiotique, *Frankia* possède une morphologie diversifiée qui se compose d'hyphes, de sporanges, de spores et de vésicules symbiotiques. Elle diffère de *Rhizobium* (qui effectue la fixation de l'azote chez les légumineuses).

Le développement d'outils génomiques et moléculaires à la fois chez *Frankia* et dans des plantes actinorhiziennes modèles, notamment *Alnus glutinosa* et *Casuarina glauca*, a fait progresser la compréhension de ce micro-organisme et sa capacité à développer une endosymbiose racinaire (**Bogusz et Franche, 2020**).

II. 3. Firmicutes

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

i. Les bactéries du genre *Bacillus*

Les *Bacillus* forment un genre de bactéries à Gram positif, appartenant à la famille des Bacillaceae. Le genre *Bacillus*, principal représentant des bactéries aérobies formant des endospores, est l'un des genres les plus diversifiés, composé actuellement de 273 espèces validées. C'est le genre le plus abondant dans la rhizosphère, l'activité PGPR de certaines de ces souches a été connue depuis plusieurs années. Elles sont potentiellement utiles comme agents de lutte biologique (**Parmar et Sindhu, 2013**).

- **Caractères générales**

Les espèces de *Bacillus spp.* sont les plus attirantes parmi les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes. Elles sont caractérisées par leur capacité à former des spores, leur permettant de résister à des conditions environnementales défavorables et par conséquent, elles contribuent de manière significative aux formulations commerciales utilisées pour les applications sur le terrain (**Probanza et al., 2002**). Elle est capable de solubiliser le phosphate, produire de l'AIA, les sidérophores et les antifongiques (**Charest et al., 2005**). Ces bactéries peuvent dégrader la plupart de la matière organique animale ou végétale (cellulose, amidon, protéines, hydrocarbures...)

par la production d'enzymes extracellulaires, produisent aussi des antibiotiques peptidiques. De croître à des valeurs de pH, de température et de concentrations de sel où peu d'autres organismes peuvent survivre (**Holt et al., 1994**).

III. Interaction micro-organismes-plantes dans la rhizosphère

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

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

Le quorum sensing confère aux bactéries de nombreux avantages compétitifs par l'amélioration des chances de survie et la colonisation des niches écologiques. Ainsi l'envahissement de certaines plantes par des bactéries pathogènes telles que *Xanthomonas campestris* et *Pseudomonas syringae* (**Sarris et al., 2008 ; Bernal et al., 2017**).

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

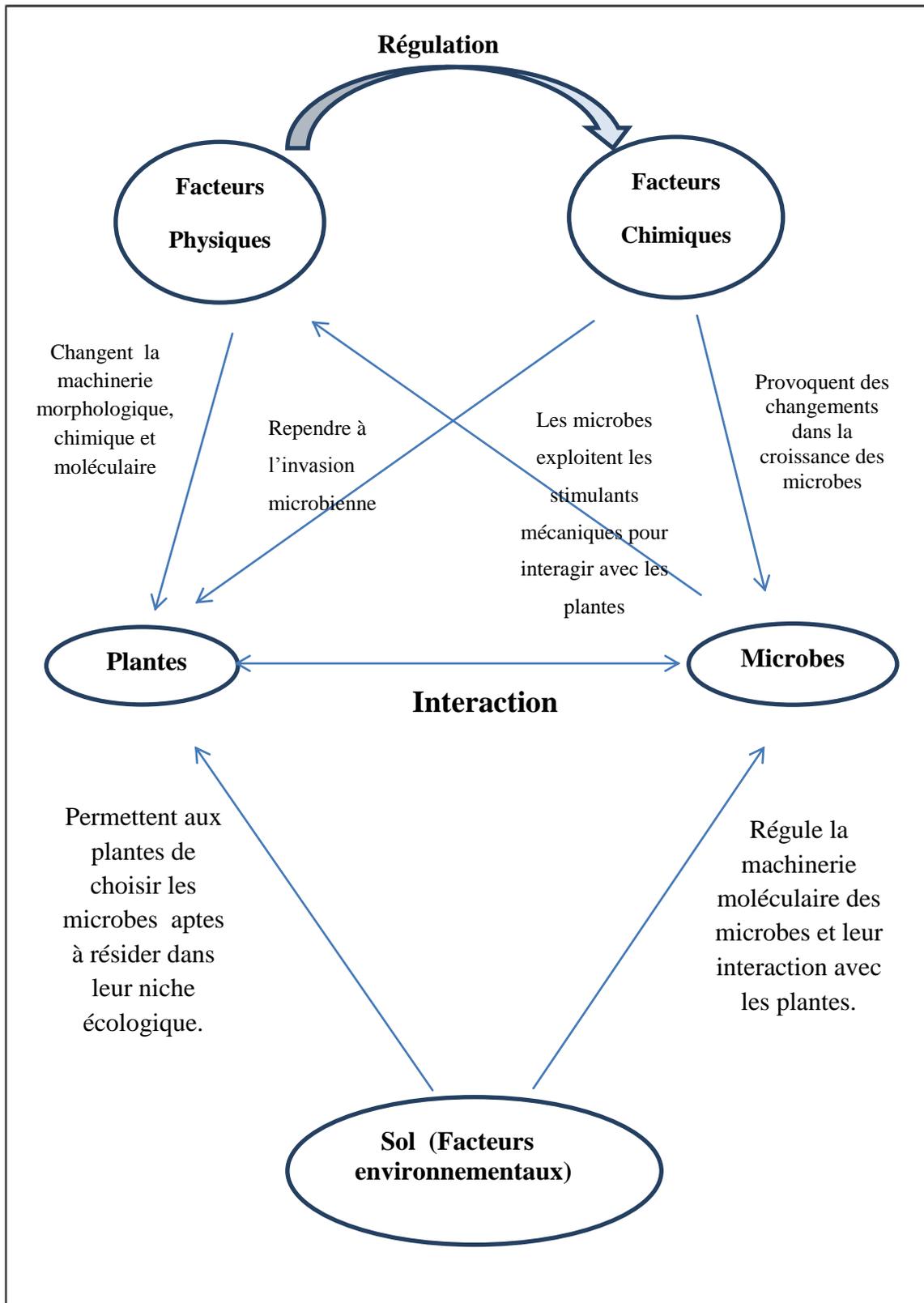


Figure 03 : Représentation schématique des interactions dans la rhizosphère et l'impact des facteurs associés à la relation plante-microbe (Singh *et al.*, 2019).

Chapitre 02 :
Mécanismes d'action des
biofertilisants

I. PGPR et stimulation de la croissance des plantes

L'utilisation intensive d'engrais et de pesticides de synthèse a des conséquences négatives en termes de biodiversité microbienne des sols et de contamination de l'environnement. Face à cette préoccupation croissante, une méthode agricole alternative proposée est l'utilisation de microorganismes comme biofertilisants (**Tableau 01**). Les PGPR sont classées en fonction de leurs activités fonctionnelles en :

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

II. Biofertilisants

Au cours des deux dernières décennies, le terme biofertilisant a été dérivé en diverses manières en raison des progrès réalisés dans les études de l'association entre les micro-organismes et les plantes. Le biofertilisant est composé de rhizobactéries et peut aussi contenir des champignons ou un mélange des deux. Ce inoculant bactérien ou fongique est appliqué aux plantes dans le but d'augmenter la disponibilité des nutriments (**El-Ghamry et al., 2018**). Lorsqu'elles sont appliqués sur la graine (**Figure 04**), ou à la surface de la plante, ces microorganismes colonisent la rhizosphère ou l'endosphère des plantes en favorisant la croissance et le rendement et augmentent l'apport et la disponibilité des nutriments primaires à son hôte.

II. 1. Mécanismes d'action des biofertilisants

Le biofertilisant est un produit non synthétisé chimiquement, biodégradable et pouvant être utilisé comme engrais contenant des microorganismes vivants (PGPR) solubilisants le phosphate et fixants l'azote atmosphérique. Ces microorganismes pouvaient favoriser la croissance des plantes en augmentant l'apport de nutriments, la biomasse ou la surface racinaire. Certains biofertilisants sont capables de produire suffisamment de phytohormones favorisant la croissance végétale telles l'acide indole acétique (IAA) et des substances qui contrôlent la prolifération des agents pathogènes (ex : HCN) (**Noumavo et al., 2015**) (**Figure 04**). Ces biofertilisants gagnent une grande

importance en tant que moyen écologiquement rentable en améliorant le rendement des cultures et la fertilité des sols via leurs mécanismes. Ces derniers sont soit indirects qui se produisent en dehors de la plante ou bien à l'intérieur de leurs tissus en affectant directement son métabolisme.

Tableau 01 : Les mécanismes par lesquels les PGPR stimulent la croissance des plantes (Martinez-Viveros *et al.*, 2010).

| Termes | Définition | Mécanismes | Références |
|--------------------------|--|---|---|
| Biofertilisants | Une substance contenant des micro-organismes, quand elle est appliquée à la semence, la surface de la plante ou au sol, elle colonise la rhizosphère et stimule la croissance végétale par l'amélioration de la nutrition ou la disponibilité des nutriments essentiels à la plante. | -Fixation biologique de l'azote. -Solubilisation du phosphore insoluble | (Vessey, 2003) (Somers <i>et al.</i> , 2004) (Fuertes-Ramírez et Gaballero-Mellado, 2006) |
| Phytostimulateurs | Micro-organismes ayant la faculté de produire ou changer la concentration de régulateurs de croissance tels que l'acide indole acétique AIA, l'acide gibbérellique, les cytokinines, et l'éthylène. | -Production des phytohormones (auxines, cytokinines, gibbérellines) -Réduction de la concentration d'éthylène (à l'intérieur de la plante) | (Laugtenberg <i>et al.</i> , 2002) (Somers <i>et al.</i> , 2004) |
| Biopesticides | Micro-organismes améliorant la croissance des plantes par le contrôle des agents phytopathogènes, principalement par la production des antibiotiques et des métabolites antifongiques | -Production des antibiotiques (HCN, sidérophores, métabolites antifongiques) -Production des enzymes qui dégradent les parois cellulaires des champignons. -Compétitivité à l'encontre des agents pathogènes. -Résistance systémique acquise et induite. | (Vessey, 2003) (Somers <i>et al.</i> , 2004) (Chandler <i>et al.</i> , 2008) |

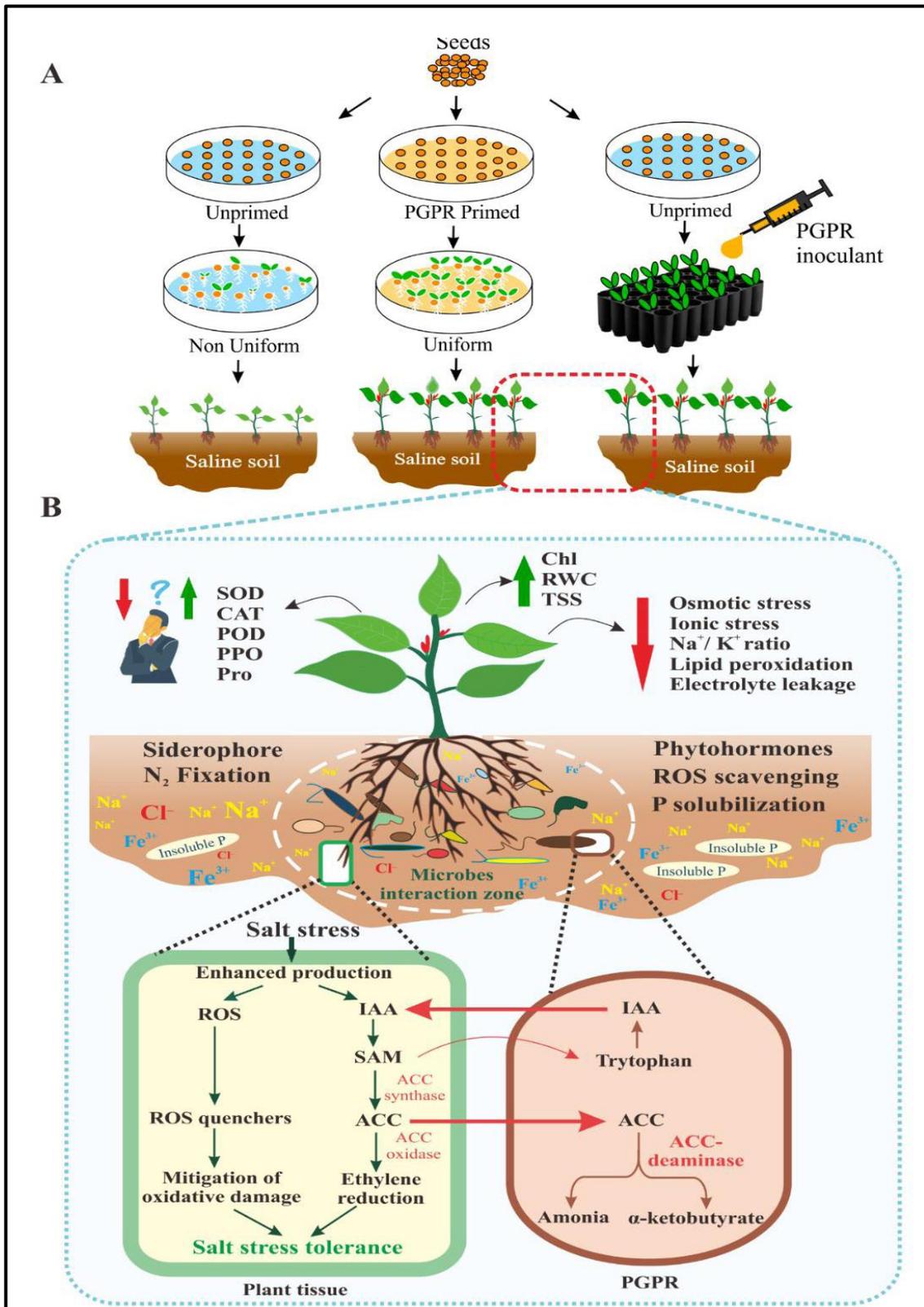


Figure 04 : Biofertilisation et rôle des PGPR (A) : l'application des PGPR tant que bio-inoculant vert dans le traitement des semis. (B) : les effets positifs du PGPR sur les paramètres végétatifs et les indices physio-biochimiques via divers mécanismes (Ha-Tran *et al.*, 2021).

II. 1. 1. Mécanismes directs

Certains PGPR stimulent la croissance des plantes en absence des agents pathogènes. Les mécanismes directes de l'action des PGPR comprennent l'amélioration de la nutrition des plantes en leur fournissant des éléments nutritifs (ex : P, K, Zn, Fe, autres nutriments minéraux essentiels) ou à travers la stimulation de la croissance et le développement des plantes, par la régulation des niveaux de phytohormones (**Gouda, 2018 ; Kalam, 2020**).

A. Fixation de l'azote

La fixation biologique de l'azote par les bactéries du sol est considérée comme l'un des principaux mécanismes par lequel les plantes bénéficient de l'association microbienne. L'azote est un élément chimique très disponible dans la nature et indispensable pour le fonctionnement des organismes. C'est le nutriment le plus important pour la croissance et la productivité des plantes (**Gupta et al., 2000 ; Bhattacharyya et al., 2012**). Les bactéries fixatrices d'azote font partie des biofertilisants qui constituent une alternative aux engrais chimiques (**Cherif, 2014**). Les PGPR les plus connus pour leur rôle de stimulation des plantes grâce à leur capacité de fixer l'azote atmosphérique sont : *Azoarcus spp.*, *Burkholderia spp.*, *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Herbaspirillum* ; *Azotobacter Paenibacillus* , qui transforment l'azote atmosphérique en ammoniac en utilisant un système enzymatique. La rhizobie est un vaste groupe de rhizobactéries qui ont la capacité d'établir des interactions symbiotiques par la colonisation et la formation des nodules racinaires, dans lesquelles l'azote est fixé et le transformé en ammoniac puis rapidement en nitrate pour le rendre disponible à leur l'hôte (**Munes et Mulugeta, 2013**).

B. Solubilisation du Phosphate

Le phosphore est le deuxième nutriment le plus essentiel pour la croissance et le développement des plantes. Il joue un rôle important dans presque tous les processus métaboliques majeurs, y compris le transfert d'énergie et, la transmission du signal, la respiration et la photosynthèse (**Ahmed, 2017**). Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99 % de phosphate présents sous la forme insoluble, immobilisée et précipitée. Par contre, elles absorbent le phosphate uniquement sous deux formes solubles : les ions monobasique (H_2PO_4) et basique (HPO_4) (**Anand et al., 2016**). La

solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles telles *Bacillus*, *Enterobacter*, *Erwinia* et *Pseudomonas spp.*, dont *B. megaterium*, *B. polymyxa*, *B. circulans*, *B. coagulans*, *B. subtilis* et *B. sircalmous*. De même, d'autres organismes sont en mesure de profiter du P solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Les microorganismes solubilistrices du phosphate sont capables de produire des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (Salma, 2015).

C. Solubilisation du potassium

Le potassium est le troisième nutriment essentiel nécessaire à la croissance des plantes après l'azote et le phosphore (Ding *et al.*, 2021 ; Patel *et al.*, 2021). Il est disponible en quantité abondante dans le sol, mais seule une petite fraction (1 à 2 %) est disponible pour les plantes. Plus de 90 % du potassium insoluble est sous forme de minéraux tels les silicates (Parmar et Sindhu, 2013). La carence en potassium est devenue un obstacle majeur à la production agricole. Sa carence peut entraîner des dommages aux plantes en ralentissant la croissance racinaire et en produisant des petites graines avec un faible rendement (Vijay, 2014). Les PGPR peuvent solubiliser le potassium des roches potassiques par la sécrétion des acides organiques.

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

D. Production des sidérophores

Le fer est un élément nécessaire en tant que cofacteur enzymatique, dans le métabolisme oxydatif, dans le transfert des électrons, la synthèse d'ADN et d'ARN et également pour la formation des biofilms bactérien (Gupta, 2017 ; Patel, 2018). Il est souvent présent dans le sol sous forme de trihydroxyde Fe^{3+} insoluble et non assimilable par les plantes. Les petites molécules de sidérophores produites et sécrétées

par les bactéries et les champignons peuvent faciliter son absorption dans les cellules végétales. Il existe quatre types chimiques de sidérophores catécholates, phénolates, hydroxamates, et carboxylat (**Hider, 2010**). Les sidérophores produits par les PGPR supportent la satisfaction des plantes en leur besoin en fer en le rendant soluble (**Singh et al., 2017**). Les sidérophores sont produits par certaines bactéries telles *Alcaligenes*, *Pseudomonas*, *Bradyrhizobium*, *Bacillus*, *Enterobacter* et *Rhizobium* (**Shaikh, 2015**). Leur production confère des avantages compétitifs aux PGPR qui colonisent les racines en excluant les autres microorganismes de cette niche écologique.

E. Production de phytohormones

Les phytohormones sont des composés organiques naturels qui influencent divers processus physiologiques ou morphologiques chez les plantes à des concentrations faibles, telles que l'élongation racinaire et la division cellulaire (**Parewa, 2018**). Ces phytohormones affectent visiblement l'activité métabolique des plantes et ont également contribué indirectement à la stimulation de la défense ainsi qu'à la gestion des stress abiotiques tels la sécheresse, la salinité, la chaleur, le froid, les inondations et le rayonnement ultraviolet qui entraînent une énorme perte de la production agricole mondiale. À cet égard, le PGPR sécrète diverses phytohormones, notamment : l'auxine, l'éthylène, la cytokinine, les gibbérellines (GA), l'acide abscissique (**Ghitri, 2018**).

i. Auxine

L'auxine est une phytohormone importante, essentielle au développement et à la croissance des plantes (**Tsukanova et al., 2017**). L'acide indole acétique (AIA) est l'auxine la plus connue au développement végétale qui joue un rôle central dans les interactions plantes-bactéries (**Figure 05**) (**Luo, 2018**). Son principal effet bénéfique est l'élongation racinaire en particuliers les poils absorbants et les racines secondaires qui induisent par conséquent l'augmentation de flux des exsudats racinaires (**Grobelak, 2015**). Les genres tels *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Bacillus* et *Klebsiella* sont les bactéries les plus connues dans la biosynthèse de l'IAA au niveau de la rhizosphère de différentes cultures (**Choudhary et al., 2018**).

ii. Cytokinine

Les cytokinines sont une classe de phytohormones connues pour favoriser les divisions cellulaires, l'élargissement des cellules et l'expansion des tissus dans certaines parties de la plante (**Nasir, 2016**). L'équilibre entre les niveaux d'auxine et de cytokinine

est considéré comme le principal régulateur de l'organogenèse végétale et de la structure racinaire. La cytokinine a un effet inhibiteur sur la croissance des racines. En effet, elle favorise la différenciation cellulaire dans le méristème de la pointe des racines et régule la ramification des racines. Elle peut également réguler les fonctions des racines, y compris le transport des nutriments et l'absorption des protéines. Divers PGPR synthétisent des cytokinines, entraînant une augmentation de la production d'exsudats des racines par la plante, augmentant ainsi l'interaction entre les PGPR et les plantes (Grover *et al.*, 2020). Les genres bactériens producteurs de cytokinine jouent un rôle important dans la régulation de la croissance des plantes, notamment *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Achromobacter*, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Flavobacterium* et *Arthrobacter* (Vaikuntapu *et al.*, 2014 ; Premachandra *et al.*, 2016 ; Boukerma *et al.*, 2017).

iii. Gibbérelline

La gibbérelline est produite naturellement par les plantes supérieures, les champignons et les bactéries (Patel, 2018). Son rôle se manifeste principalement dans la division cellulaire au niveau du méristème en induisant l'élongation de la tige et la croissance des racines. Les bactéries peuvent produire de la gibbérelline en tant que métabolite secondaire qui participe à la voie de signalisation de l'interaction plante-bactérie. Elle aide à stimuler la croissance aérienne et racinaire et à maintenir la structure de la plante. De nombreux PGPR sont connus pour la produire telles *Acetobacter diazotrophicus*, *Azospirillum lipoferum*, *Bacillus pumilus*, *Bacillus cereus*, *Bacillus macrolides* et *Herbaspirillum seropedicae*, *Acinetobacter calcoaceticus* (Shaikh, 2015 ; Grover *et al.*, 2020).

iv. Ethylène

L'éthylène est une phytohormone clé ayant une vaste gamme de fonctions biologiques, y compris la croissance et le développement des plantes. Il favorise l'initiation des racines, réduit le flétrissement, améliore la maturation des fruits, stimule la germination des graines et active la production des autres hormones végétales (Ahmed *et al.*, 2017). La présence de 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase produit par des PGPR joue un rôle actif dans la modulation des niveaux d'éthylène dans les plantes (Figure 05) (Singh *et al.*, 2019). Les bactéries synthétisant l'ACC désaminase appartiennent aux genres *Pseudomonas*, *Bacillus*,

Acinetobacter, *Azospirillum*, *Achromobacter*, *Enterobacter*, *Burkholderia*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Rhizobium* et *Serratia* (Ahmed *et al.*, 2017).

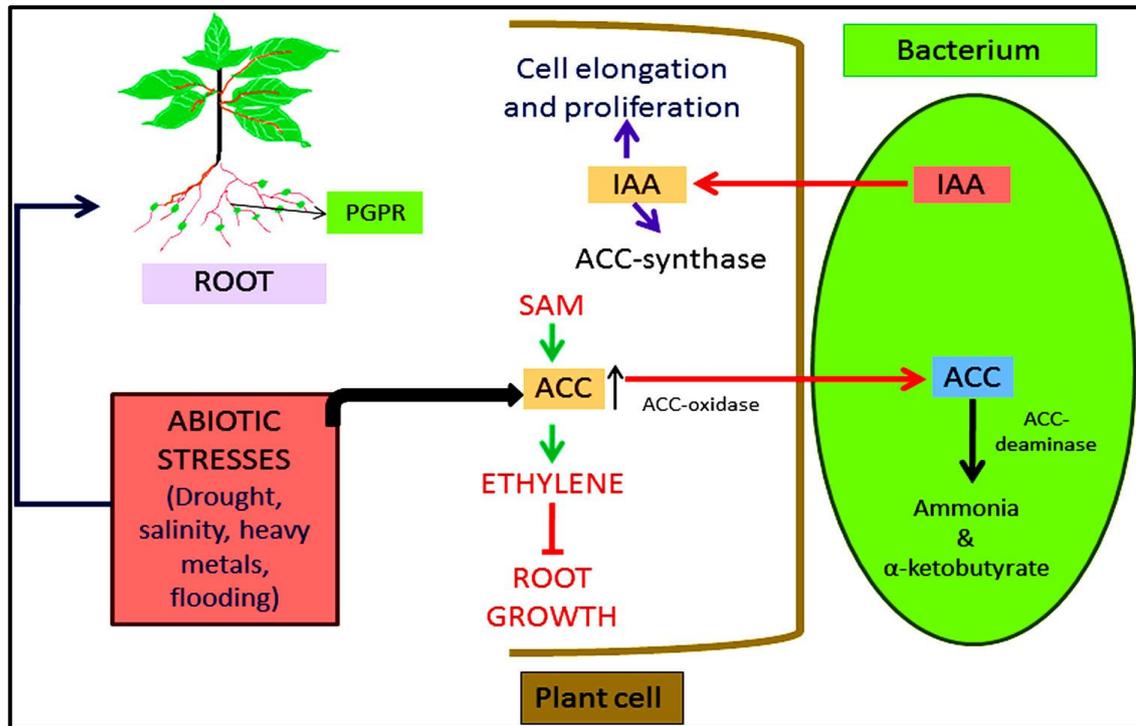


Figure 05 : Mécanisme de l'ACC-désaminase en association avec l'IAA en facilitant la croissance végétale sous stress abiotique. ACC, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate ; IAA, acide indole-3-acétique ; SAM, S-adénosyl méthionine (Meena *et al.*, 2020).

II. 1. 2. Mécanismes indirects

L'action indirecte des micro-organismes pour favoriser la croissance des plantes comprend la production d'agents de lutte biologique qui inactivent ou tuent les agents pathogènes, offrant un environnement sain aux plantes (Naik *et al.*, 2019 ; Dos Santos *et al.*, 2020).

L'antibiose, la compétition, la production d'enzymes lytiques (chitinases et glucanases) capables d'hydrolyser les parois cellulaires fongiques sont considérées comme des mécanismes indirects de promotion de la croissance (Bhattacharyya et Jha, 2012). Les bactéries peuvent également améliorer indirectement la fertilité des sols et la croissance des plantes en supprimant les agents pathogènes et en augmentant l'immunité innée des plantes contre les agents pathogènes (Gupta *et al.*, 2015 ; Tabassum *et al.*, 2017).

A. Production des enzymes lytiques

La sécrétion et la production des enzymes lytiques est une caractéristique essentielles des agents de lutte biologique pour prévenir le développement de microbes pathogènes (Xie *et al.*, 2016 ; Hakim *et al.*, 2021). C'est un mécanisme utilisé par les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes par la production des enzymes telles que : la β -1,3-glucanase, la β -1,4-glucanase, la β -1,6-glucanase, la cellulase, l'amylase et la pectinase (Kumar et Dubey, 2012), la déshydrogénase, la chitinases, la protéase, phosphatases, lipases (Lanteigne *et al.*, 2012 ; Joshi *et al.*, 2015 ; Hakim *et al.*, 2021).

Ces enzymes présentent une activité hyperparasitaire attaquant les agents pathogènes au niveau de la paroi cellulaire. Par exemple: *Bacillus cereus* et *Bacillus cepacia* produisent l'hydrolase qui rompent les parois cellulaires de plusieurs microbes pathogènes du sol (Karthika *et al.*, 2020). Grâce à l'activité de ces enzymes, la plante est protégée des différents stress biotiques et abiotiques en supprimant les champignons pathogènes dont *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Pythium ultimum*, *Phytophthora spp.*, et *Rhizoctonia solani* (Yasmin *et al.*, 2016 ; Chen *et al.*, 2020).

B. Production des antibiotiques

L'un des mécanismes les plus étudiés et les plus puissants contre les microbes pathogènes causant des maladies aux plantes est la production d'antibiotiques par des souches rhizobactériennes (Hakim *et al.*, 2021). C'est le processus de production et de délivrance de molécules qui tuent ou ralentissent la croissance de l'agent pathogène cible (Fravel, 1988 ; Pinton *et al.*, 2007). Les antibiotiques sont des composés organiques hétérogènes de faible poids moléculaire qui se divisent en six classe: les phénazines, les phloroglucinols, la pyolutéorine, la pyrrolnitrine, les lipopeptides cycliques et le HCN (Haas et Défago 2005 ; Meena *et al.*, 2020).

Parmi les différents PGPR, les espèces *Bacillus spp.*, *B. subtilis* et *Pseudomonas spp.*, présentent la capacité de produire une large gamme d'antibiotiques qui peuvent contrôler la croissance d'environ 23 types d'agents pathogènes des plantes (Nagórska *et al.*, 2007 ; Ulloa-Ogaz *et al.*, 2015 ; Meena *et al.*, 2020). La plupart des espèces de *Pseudomonas* produisent une grande variété d'antibiotiques : i) antifongiques telles : phénazines, acide phénazine-1-carboxylique, phénazine-1-carboxamide, pyrrolnitrine, pyolutéorine, 2,4diacétylphloroglucinol, rhamnolipides, oomycine A, cépaciamide A, écomycines, viscosinamide, butyrolactones, N- butylbenzène sulfonamide, pyocyanine), ii) antibactérienne (ex : acide pseudomonique andazomycine), antibiotiques

antitumoraux (FR901463 et cépafulgines) et **iii**) antivirale (ex : Karalicine) (**Ramadan et al., 2016**). La bactérie *Bacille spp.*, Produit également une grande variété de antibiotiques antifongiques et antibactériens d'origine ribosomique ou non ribosomique. Les antibiotiques d'origine ribosomique comprennent la subtilosine A, la subtilintase A, la subblancine et ceux d'origine non ribosomale comprennent la chlorotétacycline bacilylsine, la mycobacilline, rhizocticines, difficidine et bacillaene etc. (**Wang et al., 2015**).

C. Résistance systémique acquise et induite

La Résistance Systémique Acquise (RSA) et la Résistance Systémique Induite (RSI) sont l'état physiologique de l'amélioration de la capacité défensive contre des agents pathogènes dans des environnements particuliers et conduit à renforcer et à stimuler le système de défense inné de la plante contre les attaques pathogènes ultérieures. Le bio-amorçage des plantes à l'aide de PGPR induit une résistance systémique à un large éventail d'agents pathogènes des plantes (**Naznin et al., 2013**). Cette « immunité » est activée après que les plantes perçoivent des molécules dites « élicitrices » produits par les microorganismes bénéficiaires. Ce phénomène implique la reconnaissance par l'hôte d'éliciteurs produits par l'agent inducteur. La RSA est la résistance déclenchée lorsqu'un agent pathogène infecte les plantes, et la RSI est la résistance déclenchée par les PGPR pour protéger les plantes contre les maladies. La RSI semble être la même que la RSA. Lorsque l'inoculum PGPR est appliqué à une plante, les PGPR induisent une résistance contre de nombreux agents pathogènes bactériens dans la plante, cela conduit à une RSI (**Rehman et al., 2020**).

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

1. La perception par la plante des molécules bactériennes responsables de l'élicitation du phénomène,
2. La transmission du signal nécessaire à la systémisation du phénomène dans la plante,
3. La mise en alerte de la plante au niveau systémique qui, dans la plupart des cas, n'est pas accompagnée de modifications majeures de l'activité transcriptionnelle avant l'attaque du pathogène,
4. L'expression du ou des mécanisme(s) de défense sensu stricto induits permettant de limiter voire inhiber la pénétration du pathogène dans les tissus de l'hôte végétal (**Cherif, 2018**).

D. Compétition

La présence des PGPR dans la rhizosphère génère dans certains cas une relation de compétition trophique à l'avantage des bactéries bénéfiques. Cette compétition s'exprime surtout par rapport au fer, élément indispensable au métabolisme des organismes aérobies (**Kirdi, 2011**). La compétition nutritionnelle et pour les niches entre les PGPR et les agents pathogènes sont des interactions importantes qui soutiennent indirectement la croissance des plantes en inhibant la croissance des agents pathogènes (**Rehman et al., 2020**). Une telle compétition peut limiter la fixation de l'agent phytopathogène sur la plante, ce qui rend sa prolifération difficile. Cependant, comme il n'est pas toujours possible de créer des mutants de PGPR plus ou moins compétitifs pour la fixation à la surface de la plante, il existe un nombre relativement limité de démonstrations sans équivoque de la capacité de PGPR de biocontrôle à surpasser les phytopathogènes et à empêcher ainsi leur fonctionnement. En fait, on pense généralement que la compétitivité du PGPR agit de concert avec d'autres mécanismes de biocontrôle pour contrecarrer le fonctionnement des phytopathogènes. L'exemple de la compétition pour les nutriments dans le biocontrôle de la fonte des semis de *Pythium aphanidermatum* a été étudié dans les travaux de (**Porcel et al., 2014**) montrant la compétitivité de *Bacillus megaterium* dans l'amélioration de la croissance des plants de tomates (**Olanrewaju et al., 2017**).

Les micro-organismes entrent en compétition de deux manières :

i. Compétition des ressources

Cela se produit lorsque les taux de croissance des deux populations sont limités par la même ressource et qu'une population a la capacité de diminuer la disponibilité de cette ressource pour les autres populations. On l'appelle aussi concurrence indirecte, concurrence passive et concurrence exploitante.

ii. Compétition d'interférence

Elle se produit entre deux populations dans lesquelles l'une d'elles endommage physiquement ou chimiquement l'habitat de l'autre population et l'exclut de l'habitation. Cette relation est également appelée concurrence directe ou concurrence active (**Selim et Zayed, 2017**).

Chapitre 03 :
Avantages et
applications des PGPR
tant que biofertilisants

I. Avantage des biofertilisants

Les biofertilisants rhizobactériens présentent de nombreux avantages par rapport à leurs homologues chimiques d'un point de vue global. Par exemple, ils offrent des méthodes écologiques, peu coûteuses et efficaces pour augmenter le rendement des cultures (**Dhir et al., 2017**) (**Figure 06**).

L'utilisation de biofertilisants par les agriculteurs pauvres en ressources peut augmenter le rendement des cultures et réduire les coûts de production en diminuant le besoin d'intrants chimiques (**Suyal et al., 2016**). Où le rôle principal de l'application de biofertilisants est d'augmenter la croissance des plantes sans effets secondaires néfastes sur l'environnement (**Mishra et al., 2013**). Les rapports statistiques dans le monde montrent que le coût des biofertilisants à base de rhizobactéries est bien inférieur à celui des engrais synthétiques nécessaires pour apporter la même quantité de nutriments dans le sol. En plus d'améliorer la croissance et le rendement des plantes en augmentant la fertilité du sol et la disponibilité des nutriments, l'utilisation de biofertilisants rhizobactériens réduit également la pollution de l'environnement causée par les engrais chimiques et protège les plantes contre de nombreux pathogènes du sol (**Brahmaprakash, 2012**). Ces bioproduits peuvent également atténuer le stress abiotique des plantes (**Sharma et al., 2016**). En outre, ils sont plus sûrs à appliquer et leurs activités sont plus spécifiques et efficaces en petites quantités et ils peuvent survivre jusqu'aux saisons de culture suivantes, contrairement à leurs homologues artificiels. Par exemple, l'utilisation continue de ces biofertilisants est avancée pour permettre aux populations microbiennes bénéfiques de se développer dans les sols, maintenant ainsi constamment la fertilité du sol (**Malik et al., 2011**). Contrairement aux engrais synthétiques, dont jusqu'à 50 % sont perdus par lixiviation et/ou fixation dans le sol, les biofertilisants ne sont pas sujets à la lixiviation et à la fixation dans le sol, et ont une efficacité de plus de 90 % (**Le Mire et al., 2016**). De plus, les biofertilisants se décomposent naturellement, et il n'y a donc aucun risque de persistance dans l'environnement et pour la santé humaine (**kaur et al., 2016**).

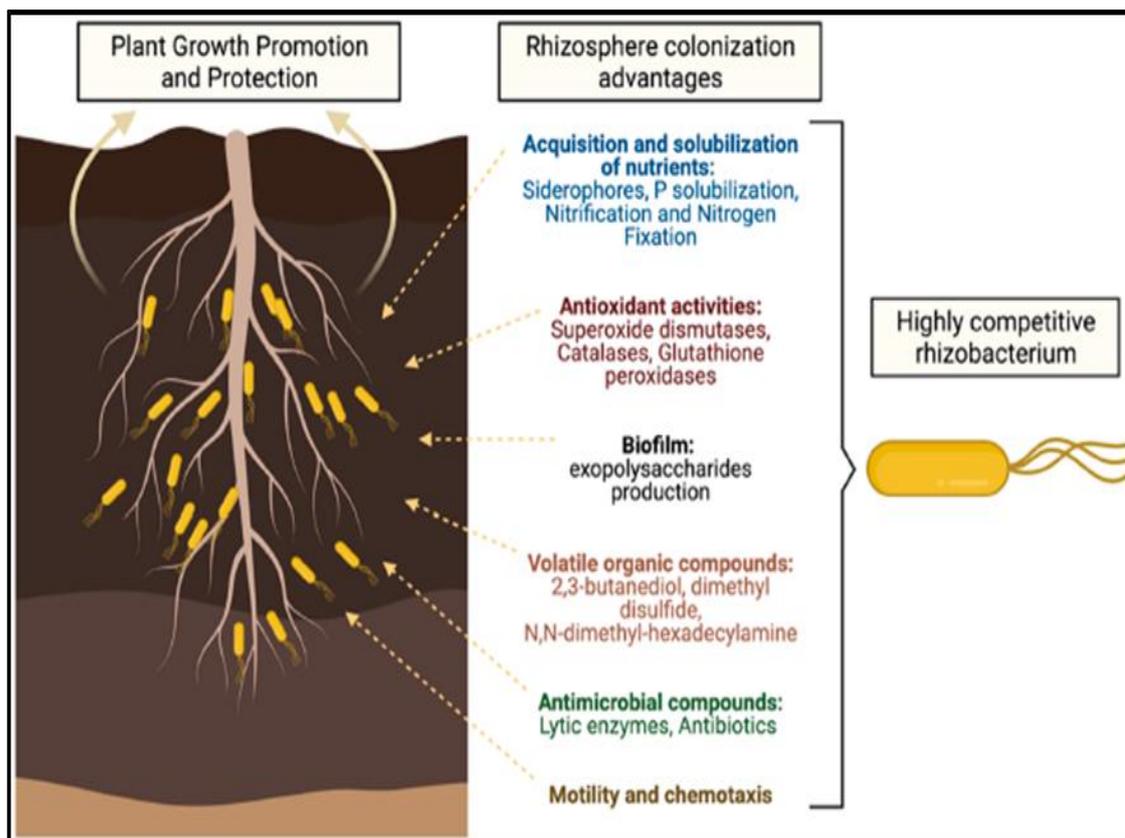


Figure 06 : Différents avantages des PGPRs biofertilisants (Santoyo *et al.*, 2021).

II. Impact de l'application des biofertilisants

Un biofertilisant n'est pas un engrais organique simple ou du fumier. Il s'agit d'un milieu riche en microorganismes vivants appliqués sur les semences, le sol ou les plantes vivantes. Ces microorganismes peuvent augmenter la disponibilité des nutriments dans le sol (Vessey, 2003). Les biofertilisants contiennent différents types de champignons, de bactéries racinaires ou d'autres microorganismes. Ils forment une relation mutuellement bénéfique ou symbiotique avec leurs plantes hôtes (Dineshkumar *et al.*, 2018). Si l'inoculant microbien n'est pas appliqué correctement, les avantages des biofertilisants ne peuvent pas se manifester. En effet, la plupart des biofertilisants microbiens sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas synthétiser leur propre nourriture et ils dépendent du carbone organique du sol pour leurs besoins énergétiques et leur croissance (Aggani, 2013). Ces bactéries elles vivent soit en colonisant la rhizosphère ou bien en symbiose avec les plantes supérieures. Ces modes de vie leur permettent de tirer le carbone organique directement des racines. De ce fait, les inoculants microbiens devraient être appliqués de manière à assurer leur adhésion à la surface racinaire dans le cas où l'inoculant est appliqué directement sur la racine. Dans le cas des cultures dont les graines sont semées directement dans le champ, les

inoculants sont appliqués à travers les graines afin qu'ils puissent coloniser la région rhizosphérique lorsque les jeunes racines sont émergées après la germination (**Chang, 1994 ; Aggani, 2013**).

II. 1. Face aux métaux lourds

Les métaux lourds tels : Hg, As, Cd et Pb sont absorbés par les racines et diffusent aux différentes parties des plantes. Ils perturbent par conséquent l'activité métabolique de la plante, détériore le développement de la plante (**Foy et al., 1978 ; Bingham et al., 1986 ; Mukesh et al., 2020**) et diminue considérablement la productivité des cultures. Ces métaux lourds influencent directement le pH du sol et sa texture, entravant ainsi la croissance des cultures (**Hamid et al., 2021; Mohanty et al., 2021**). Lorsque les plantes sont exposées au stress des métaux lourds ou à d'autres stress abiotiques, le niveau d'éthylène endogène augmente (**Lynch et Brown 1997 ; Meena et al., 2017 ; Mukesh et al., 2020**). Bien que les PGPR améliorent les propriétés du sol grâce à divers mécanismes de régulation des contaminants métalliques (**Tableau 02**). La souche *Pseudomonas koreensis* AGB-1 isolée de *Miscanthus sinensis* (nommée aussi : herbe à éléphant) possédant des gènes marqueurs de métaux lourds dans leur génome est connue comme agent efficace contre la toxicité des métaux (**Babu et al., 2015 ; Mukesh et al., 2020**). Les PGPR présentent diverses stratégies telles que la bioaccumulation, la bioadsorption, la précipitation, l'oxydation et la réduction des métaux via différentes voies enzymatiques. Ces mécanismes peuvent diminuer l'effet toxique des ions de ces métaux lourds (**Sharma et Archana, 2016 ; Mohanty et al., 2021**).

Tableau 02 : Bioremédiation des métaux lourds par PGPR (Mohanty *et al.*, 2021).

| PGPR | Plantes hotes | Métal(s) | Rôle du PGPR | Références |
|---|---|---|---|---------------------------------|
| <i>Brevundimonas Diminuta</i> , <i>Alcaligenes faecalis</i> | <i>Scirpus Mucronatus</i> | Mercure (Hg) | -Phytoremédiation accrue - Diminution de la toxicité du sol | (Mishra <i>et al.</i> , 2016) |
| <i>Bacillus</i> , <i>Staphylococcus</i> , <i>Aerococcus</i> | <i>Prosopis juliflora</i> , <i>Lolium mltiforum</i> | Chrome Cadmium, Cuivre, Plomb et zinc | - Améliorer l'efficacité de Phytoremédiation -Tolère une concentration élevée de Chrome | (Wani et Khan, 2012) |
| <i>Rhizobium sp</i> , <i>Microbacterium sp.</i> | <i>Pisum sativum</i> | Chrome (VI) | - Améliorer la concentration de l'azote dans les plantes - Diminution de la toxicité du chrome | (Mishra <i>et al.</i> , 2016) |
| <i>Bacillus Megaterium</i> | <i>Brassica napus</i> | Plomb (Pb) | - Diminution de la pollution des sols - Rendement total en matière sèche des plantes | (Reichman, 2014) |
| <i>Bradyrhizobium japonicum</i> CB1809 | <i>Helianthus annuus</i> et <i>Triticuma estivum</i> | Arsenic (As) | - Excès de biomasse végétale - Croissance sous concentration forte d'As | (Yavar <i>et al.</i> , 2014) |
| <i>Mesorhizobium huakuii subsp. renei</i> B3 | Tomate <i>Astragalus sinicus</i> | Cadmium | -Capacité importante des cellules à se lier au Cd2 | (Sriprang <i>et al.</i> , 2003) |
| <i>Bacillus subtilis</i> SJ-101 | <i>Brassica juncea</i> | Nickel | - Facilité l'accumulation de Nickel | (Zaidi <i>et al.</i> , 2006) |
| <i>Azotobacter chroococcum</i> HKN-5, <i>Bacillus megaterium</i> HKP-1, <i>B. mucilaginosus</i> HKK-1 | <i>Brassica juncea</i> | Plomb et zinc | - Croissance des plantes stimulée - Plante protégée de la toxicité des métaux | (Wu <i>et al.</i> , 2006) |

II. 2. Face à la sécheresse et au stress salin

Le stress hydrique, la salinité, la sécheresse, les températures élevées et basses, sont quelques exemples de stress qui font partie du stress abiotique (**Gamalero et Glick, 2012**). Le stress hydrique réduit le potentiel hydrique des cellules végétales et la pression de turgescence et par conséquent augmente la concentration des solutés dans le cytosol. En réponse à la sécheresse, une augmentation de l'ABA, des osmolytes compatibles et une surproduction d'espèces réactives de l'oxygène se produisent. Dans l'ensemble, les processus importants de croissance et de développement tels que l'acquisition du métabolisme minéral et cellulaire sont arrêtés (**Christensen et al., 2007 ; Munns et Tester 2008 ; Khan et al., 2011 ; Lisar et al., 2012**).

Les réponses initiales de la plupart des plantes à la sécheresse et à la salinité sont similaires ; les deux réponses sont largement dues au stress hydrique de la plante (**Munns et Tester 2008 ; Forni et al., 2017 ; Gamalero et Glick, 2022**). Lorsque les plantes sont exposées pour la première fois à des niveaux élevés de sel, une diminution de leur taux de croissance se produit. Ceci est souvent suivi d'une lente reprise vers un taux de croissance plus faible. Par la suite, suite à l'absorption continue de sel par les plantes, les ions sodium sont transloqués à travers le xylème vers les pousses des plantes, les feuilles et les pousses finissant par accumuler des niveaux élevés d'ions sodium. La toxicité de l'accumulation d'ions sodium dans les plantes est généralement considérée comme étant fonction des quantités excessives d'ions sodium qui entrent en compétition avec les ions (**Siddiqui et al., 2017 ; Gamalero et Glick, 2022**), qui à leur tour peuvent provoquer une fuite d'électrolytes des cellules végétales, une peroxydation lipidique des membranes cellulaires végétales, une augmentation de la photorespiration, une diminution de la transpiration, éventuellement du pollen la stérilité et une diminution du taux de photosynthèse de la plante, qui affectent tous négativement le rendement et la qualité de la plante.

Différents mécanismes de PGPR, sont engagés dans l'amélioration de la tolérance des plantes hôtes aux stress abiotiques. L'effet protecteur de mécanismes bactériens envers ces contraintes a été largement testé et validé pour un grand nombre d'espèces végétales et bactériennes (**Tableau 03**). L'ACC désaminase, l'IAA, la cytokinine et les métabolites tels que la proline et le tréhalose présentent un large éventail dans l'améliorer la tolérance des plantes au stress salin et à la sécheresse (**Figure 07**).

Tableau 03 : Amélioration des cultures exposées au stress abiotique par les PGPR
(Shah *et al.*, 2021 ; Kumar *et al.*, 2021).

| Type de stress | PGPR | Culture | Rôle du PGPR | Références |
|---|---|--|--|---------------------------------------|
| La salinité | <i>Paenibacillus mucilaginosus</i> | Soja (<i>Glycine max</i>) | -Réduction des ions de Na ⁺ dans les racines par les composés organiques volatiles et augmentation de leur teneur en proline | (Ma <i>et al.</i>, 2018) |
| La sécheresse et la salinité | <i>Arthrobacter protophormiae</i> (SA3) et <i>Dietzia natronolimnaea</i> (STR1) | Blé (<i>Triticum aestivum</i> L.) | -Augmentation de l'IAA, réduction de l'ABA et d'ACC désaminase. Ajustement de l'expression des régulateurs de la signalisation de l'éthylène | (Barnawal <i>et al.</i>, 2017) |
| La sécheresse | <i>Klebsiella variicola</i> F2 (KJ465989) <i>Raoultella planticola</i> YL2 (KJ465991) <i>Pseudomonas fluorescens</i> YX2 | Maïs (<i>Zea mays</i>) | -L'accumulation induite de glycine-bétaine et de choline qui conduit à diminution de la perte d'eau | (Gou <i>et al.</i>, 2015) |
| La sécheresse | L'inoculant unique de RAA3 (<i>Variovorax paradoxus</i>) et un inoculant en quatre bactéries <i>Pseudomonas palleroniana</i> , (<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Pseudomonas palleroniana</i>) | Petit mil ou finger millet (<i>Eleusine coracana</i>) | -Production d'ACC désaminase et augmentation des ROS | (Chandra <i>et al.</i>, 2020) |
| La sécheresse et les métaux lourds | <i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>Viciae</i> | Betterave (<i>Pisum sativum</i> L.) | -Production d'ACC désaminase qui favorise la nodulation, la biomasse des racines et l'efficacité de l'absorption de l'eau et de nutriments | (Belimov <i>et al.</i>, 2019) |
| Stress de sécheresse | <i>Pseudomonas azotoformans</i> FAP5 | Blé (<i>Triticum aestivum</i>) | -Amélioration des différents paramètres morphologiques et physiologiques par la production du biofilm | (Ansari <i>et al.</i>, 2021) |
| Haute température | <i>Bacillus safensis</i> (NCBI JX660689) and <i>Ochrobactrum pseudogrignonens</i> (NCBI JX660688) | Blé (<i>Triticum aestivum</i> L.) | -Amélioration de la signalisation antioxydante et réduction des lésions des chloroplastes et des membranes | (Sarkar <i>et al.</i>, 2018) |

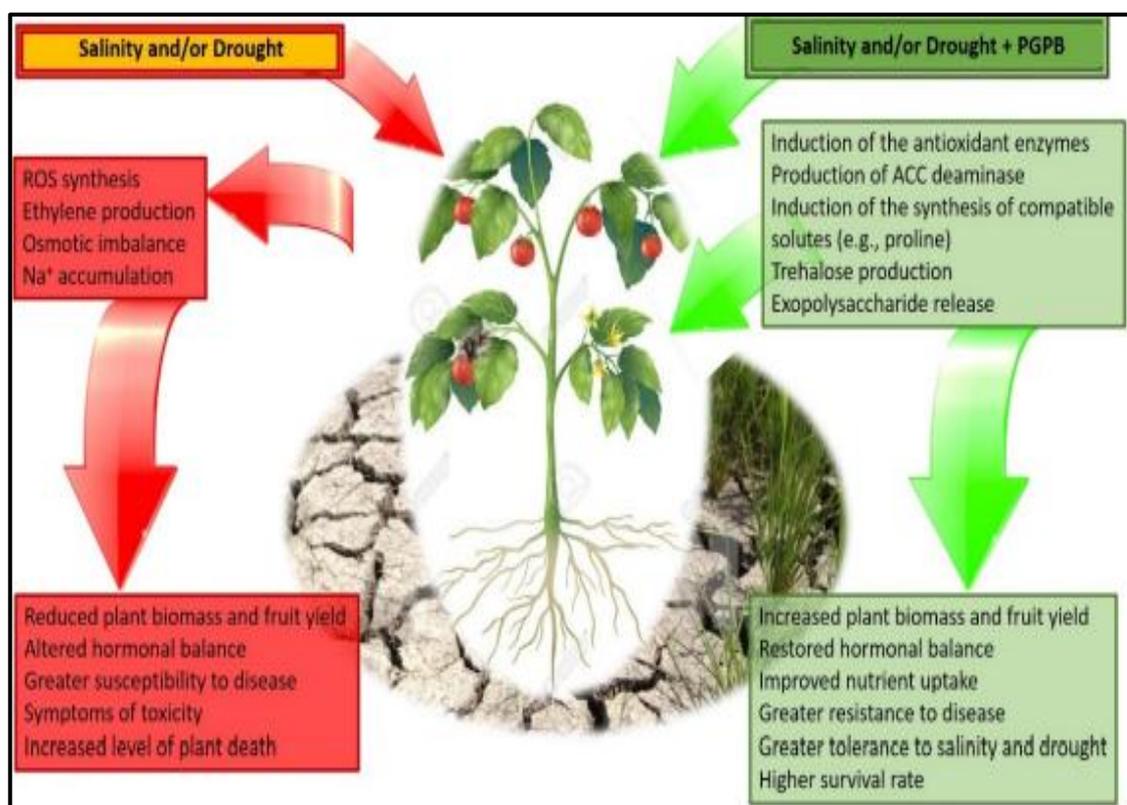


Figure 07 : Conséquences du stress salin et de la sécheresse sur les plantes et le rôle de PGPR (Gamalero et Glick, 2022).

II. 3. Meilleure assimilation des nutriments

Dans la rhizosphère, la densité importante de bactéries favorise la prise de nutriments et leur disponibilité pour la plante (Van Loon, 2007). Les biofertilisants augmentent l'azote et le phosphore disponibles pour les plantes plus naturellement que les autres engrais. Les différentes variétés disponibles permettent aux producteurs d'adapter les microorganismes utilisés aux besoins de plantes particulières. Les biofertilisants sont simples à utiliser, même pour les novices petits producteurs est permise grâce à la symbiose *Rhizobium*-légumineuses, et grâce aux associations *Azospirillum*-céréales, et *Bacillus*-céréales. En utilisant des traceurs ^{15}N , il a pu être mis en évidence que la quantité d'azote totale chez le blé est augmentée de 7 à 12 % grâce à *Azospirillum brasilense* et *Azospirillum lipoferum* (Calvo et al., 2014).

De plus, des bactéries sont capables de solubiliser le phosphore. Le manque de phosphore dans le sol est un problème important en agriculture. Même un apport de fertilisants contenant du phosphore ne le rend pas plus disponible pour la plante car il se lie aux particules du sol (Calvo et al., 2014). Les deux principaux mécanismes de solubilisation du phosphore sont l'action d'une phosphatase, qui solubilise le phosphore

organique, et la sécrétion d'acides organiques qui solubilisent le phosphore inorganique (**Beauchamp, 1993**). Les acides organiques transforment le phosphore grâce à leurs groupes carboxyles et hydroxyles, en chélatant avec les cations liés aux phosphates, le rendant soluble (**Sharma et al., 2013**). Ces acides organiques diminuent également le pH ce qui permet la libération d'ions phosphates. La forme majoritaire de phosphore organique est l'acide phytique, contribuant à plus de 60% du phosphore organique. Cependant, les plantes ne peuvent pas l'utiliser sous cette forme, ils doivent être dephosphorylés par des phosphatases (**Calvo et al., 2014**). Pour exemple, des transporteurs de phosphate inorganique sont présents sur les hyphes de *G.versiforme* ce qui facilite l'absorption directe du phosphate à partir du sol. Les bactéries identifiées dans ce rôle sont *Pseudomonas spp*, *Bacillus spp*, *Streptomyces spp*, *Achromobacter spp*, *Micrococcus spp*, *Erwinia spp* et *Azospirillum spp*. Les acides organiques qu'ils libèrent sont dépendants de leurs espèces. Les champignons mycorhiziens arbusculaires (AMF) contribuent également de façon significative à la nutrition en phosphore (**Parniske, 2008**). En plus du phosphore, le potassium est aussi un nutriment essentiel que les micro-organismes peuvent solubiliser. Le potassium minéral est rendu soluble grâce aux acides organiques sécrétés par les micro-organismes, qui chélate les ions silicines (**Calvo et al., 2014**).

III. Défis et contraintes liés aux biofertilisants

Les biofertilisants nécessitent des précautions particulières pour leur stockage à long terme, car ils sont vivants (**Goswami et al., 2016**). Ils doivent être utilisés avant leur date d'expiration. Si d'autres microorganismes contaminent le support ou si les producteurs utilisent la mauvaise souche, ils ne seront pas aussi efficaces. Le sol doit contenir suffisamment d'éléments nutritifs pour que les organismes biofertilisants puissent prospérer et manifester leurs effets bénéfiques. Les biofertilisants sont complémentaires aux autres engrais, mais ils ne peuvent pas les remplacer totalement. En effet, ils peuvent perdre leur efficacité si le sol est trop chaud ou trop sec (**Thomas et al., 2019**). Les sols excessivement acides ou alcalins entravent également la croissance réussie des micro-organismes bénéfiques ; de plus, ils sont moins efficaces si le sol contient un excès de leurs ennemis microbiologiques naturels.

Chapitre 04 :
*Marché mondial et
commercialisation des
biofertilisants*

I. Marché mondial des PGPR biofertilisants

Le marché mondial des biofertilisants représente une fraction minuscule du marché des produits agrochimiques synthétiques (**Timmusk et al., 2017**). Les biofertilisants fixateurs d'azote dominent le marché avec une plus grande part dominant d'environ 80 % (**Figure 08**), suivis par les biofertilisants solubilisant le phosphate, avec une part de marché plus importante avec une maigre part de 14 % (**Tableau 04**) (**Timmusk et al., 2017 ; Soumare et al., 2020**). Les *Rhizobium spp.*, et *Azotobacter spp.*, et *Azospirillum spp.* sont les principaux biofertilisants fixateurs d'azote disponibles sur le marché. Bien que ces biofertilisants fixateurs d'azote soient principalement utilisés pour la culture de légumineuses et d'autres plantes légumineuses, ils sont également utilisés pour la production d'engrais. Légumineuses, ils sont également utilisés pour la culture de certaines céréales et cultures commerciales (**Timmusk et al., 2017 ; Ferguson et al., 2019**).

Géographiquement, le marché mondial des biofertilisants couvre plusieurs régions du monde, telles que l'Amérique du Nord, l'Europe, l'Asie-Pacifique, l'Amérique latine, le Moyen-Orient et l'Afrique (**Figure 08**). En ce qui concerne les revenus générés par la production de biofertilisants, l'Amérique du Nord (États-Unis, Canada et Mexique) domine le marché mondial des biofertilisants, suivie de l'Europe (Allemagne, Royaume-Uni, Espagne, Italie, Hongrie et France) et de la région Asie-Pacifique (Chine, Japon, Inde, Australie, Nouvelle-Zélande et le reste de l'Asie) (**Tableau 04**). En 2017, les marchés des biofertilisants étaient évalués à 495 millions USD en Amérique du Nord, 450 millions USD en Europe, 284 millions USD en Asie-Pacifique, 240 millions USD en Amérique du Sud et 44 millions USD en Afrique (**Soumare et al., 2020**). On estime que le marché mondial des biofertilisants atteindra 3,5 milliards d'USD en 2025. Certains des biofertilisants à base de PGPR couramment utilisés et disponibles dans le monde.

Tableau 04 : Un aperçu des produits biofertilisants à base de PGPR disponibles dans le monde (Soumare *et al.*, 2020 ; Basu *et al.*, 2021 ; Kumar *et al.*, 2021).

| Type de biofertilisant | Nom de biofertilisant | Souche (s) PGPR | Pays du fabricant | Région du marché |
|------------------------|--|--|-------------------|------------------|
| Fixateurs d'azote | Nitragin Gold® | <i>Rhizobia</i> | USA | Amérique du Nord |
| | Cell-Tech® | <i>Rhizobia</i> | | |
| | TagTeam® | <i>Rhizobia, Penicillium bilaii</i> | | |
| | Custom N2 | <i>Paenibacillus Polymyxa</i> | | |
| | Nodulator® | <i>Bradyrhizobium Japonicum</i> | Canada | |
| | Nodulator® PRO | <i>Bacillus subtilis, Bradyrhizobium Japonicum</i> | | |
| | Bioboost® | <i>Delftia acidovorans, Bradyrhizobium sp.</i> | | |
| | Azofer® | <i>Azospirillum Brasilense</i> | Mexique | |
| | Rhizofer® | <i>Rhizobium etli</i> | | |
| | Nitrofix® | <i>Azospirillum sp.</i> | Cuba | |
| | Rhizosum N® | <i>Azotobacter, vinelandii, Rhizophagus, irregularis</i> | Espagne | |
| | Rhizosum Aqua | <i>Azospirillum sp.</i> | | |
| | Legume Fix | <i>Rhizobium sp., Bradyrhizobium, japonicum</i> | UK | |
| | BactoFil® A10 | <i>Azospirillum, brasilense, Azotobacter vinelandii, Bacillus Megaterium</i> | Hongrie | |
| | BactoFil® Soya | <i>Bradyrhizobium japonicum</i> | | |
| | Phylazonit M | <i>Azotobacter chroococcum, Bacillus megaterium</i> | | |
| Azotobacteri n® | <i>Azospirillum brasilense B-4485</i> | Russie | | |
| Azoter | <i>Azotobacter chroococcum, Azospirillum brasilense, Bacillus megaterium</i> | Slovaquie | | |

| Type de biofertilisant | Nom de biofertilisant | Souche (s) PGPR | Pays du fabricant | Région du marché |
|------------------------|---|---|----------------------------|------------------|
| Fixateurs d'azote | TwinN® | <i>Azorhizobium sp.</i> , <i>Azoarcus sp.</i> , <i>Azospirillum sp.</i> | Australie | Asie-Pacifique |
| | TripleN® | <i>Azorhizobium spp.</i> , <i>Azoarcus spp.</i> , <i>Azospirillum spp.</i> | | |
| | Bio-N | <i>Azospirillum spp.</i> | Philippine, Australie | |
| | BioGro® | <i>Pseudomonas fluorescens / putida</i> , <i>Klebsiella pneumoniae</i> , <i>Citrobacter freundii</i> | Viet Nam | |
| | Mamezo® | <i>Rhizobia</i> | Japon | |
| | Agrilife Nitrofix | <i>Azotobacter chroococcum</i> , <i>A. vinelandii</i> , <i>Acetobacter diazotrophicus</i> , <i>Azospirillum lipoferum</i> , <i>Rhizobium japonicum</i> | Inde | |
| | Ajay Azospirillum | <i>Azospirillum sp.</i> | | |
| | Symbion N | <i>Azospirillum sp.</i> , <i>Rhizobium sp.</i> , <i>Acetobacter sp.</i> , <i>Azotobacter sp.</i> | | |
| | Zadspirillum | <i>Azospirillum brasilense</i> | Argentine | Amérique du sud |
| | Rizo-Liq | <i>Bradyrhizobium sp.</i> , <i>Mesorhizobium ciceri</i> , <i>Rhizobium spp.</i> | | |
| | Nodulest 10 | <i>Bradyrhizobium Japonicum</i> | | |
| | Rizo-Liq Top | <i>Bradyrhizobium Japonicum</i> | | |
| | BiAgro 10® | <i>Bradyrhizobium japonicum</i> | Argentine, Brésil, Bolivie | |
| | Dimargon® | <i>Azotobacter chroococcum</i> | Colombie | Afrique |
| | Nitrasec | <i>Rhizobium sp.</i> | Uruguay | |
| Biofix | <i>Rhizobia</i> | Kenya | | |
| Nodumax | <i>Bradyrhizobium spp.</i> | Nigeria | | |
| Azo-N | <i>Azospirillum brasilense</i> , <i>A. lipoferum</i> | Afrique du sud | | |
| Azo-N Plus | <i>Azospirillum brasilense</i> , <i>A. lipoferum</i> , <i>Azotobacter chroococcum</i> | | | |

| Type de biofertilisant | Nom de biofertilisant | Souche (s) PGPR | Pays du fabricant | Région du marché |
|---------------------------|-----------------------|---|-------------------|------------------|
| Solubilisant de phosphate | Fosforina® | <i>Pseudomonas Fluorescens</i> | Cuba | Amérique du Nord |
| | Rhizosum PK® | <i>Bacillus megaterium</i> , <i>Frateuria aurantia</i> , <i>Rhizophagus Irregularis</i> | Espagne | L'Europe |
| | Phosphobacte-rin | <i>Bacillus megaterium var. phosphaticum</i> | Russie | |
| | CataPult | <i>Bacillus spp.</i> , <i>Glomus intraradices</i> | Australie | Asie-Pacifique |
| | Symbion van Plus | <i>Bacillus megaterium</i> | Inde | |
| | P Sol B | <i>Pseudomonas striata</i> , <i>Bacillus polymyxa</i> , <i>B. megaterium</i> | | |
| | CBF | <i>Bacillus mucilaginosus</i> , <i>B. subtilis</i> | | |
| | Bio Phos® | <i>Bacillus megaterium</i> | Sri Lanka | |
| Solubilisant de potassium | Rhizosum K | <i>Frateuria aurantia</i> | Espagne | L'Europe |
| | K Sol B | <i>Frateuria aurantia</i> | Inde | Asie-Pacifique |
| Solubilisant de zinc | Biozink® | PGPR consortia | Inde | Asie-Pacifique |
| | Zn Sol B | <i>Thiobacillus Thiooxidans</i> | | |
| Phytostimulateurs | EVL Coating® | PGPR consortia | Canada | Amérique du Nord |
| | Amase® | <i>Pseudomonas Azotoformans</i> | Suède | L'Europe |
| | Bio Gold | <i>Azotobacter chroococcum</i> , <i>Pseudomonas Fluorescens</i> | Sri Lanka | Asie-Pacifique |
| | Bioativo | PGPR consortia | Brésil | Amérique du sud |

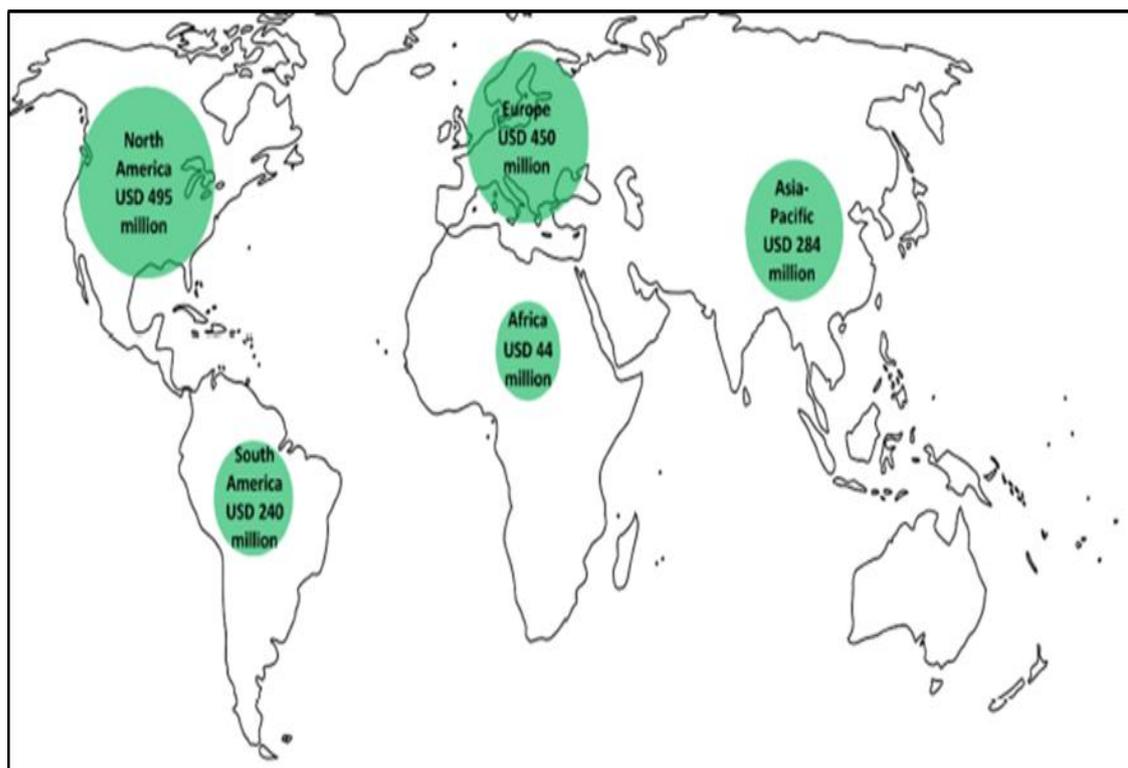


Figure 08 : Taille et répartition du marché mondial des biofertilisants en millions d'USD par région. La surface de chaque cercle est proportionnelle à la taille du marché des biofertilisants (en millions d'USD) dans la région en question

(Soumare *et al.*, 2020 ; Basu *et al.*, 2021).

II. Stratégies de la commercialisation des biofertilisants

Bioformulations des produits pour la promotion de la croissance des plantes, la fertilité des sols et la suppression des phytopathogènes offrent des alternatives vertes aux produits agrochimiques conventionnels (Arora *et al.*, 2016). Pour qu'un produit produise l'effet désiré sur la culture, il doit être parfaitement appliqué. Le développement des inoculants à base de PGPR n'est pas strictement défini mais comprend généralement les étapes suivantes : (Backer *et al.*, 2018 ; Soumare *et al.*, 2020) (Figure 09)

1. Isolement des bactéries des racines ou d'autres tissus végétaux ;
2. Sélectionner les bactéries les plus performantes sous conditions contrôlées de laboratoire ;
3. Tester les activités PGPR sur le terrain pour une gamme de cultures ;
4. Évaluation des combinaisons possibles de souches et/ou de signaux ;

5. Confirmation de l'absence des effets éco-toxicologiques ;
6. Préparation de la formule de produit, par exemple : tourbe, poudre granulaire, liquide ou mouillable ;
7. Enregistrement et approbation réglementaire du produit ;
8. Commercialisation sur le marché.

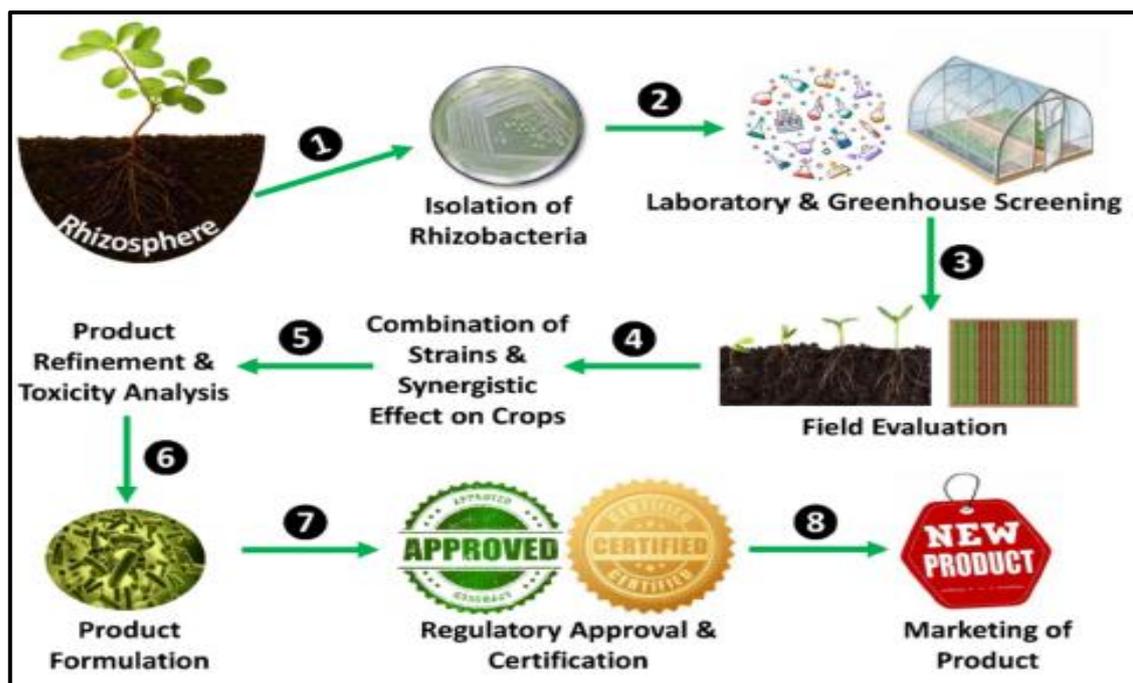


Figure 09 : Organigramme pour la sélection des souches microbiennes bénéfiques et les différentes étapes impliquées dans la préparation et la commercialisation de biofertilisants à base de PGPR (Basu *et al.*, 2021 ; Kumar *et al.*, 2021).

II. 1. Préparation d'un biofertilisant

La formulation de l'inoculant est un aspect critique et doit être préparée de manière à permettre une grande capacité de survie des PGPR de la période de stockage à l'application (Soumare *et al.*, 2019 ; Amenaghawon *et al.*, 2021). La formulation du bioinoculant comprend la préparation de l'inoculum, l'ajout d'additifs, le choix d'un bon support, la stérilisation du matériau de support, la mise à l'échelle, les mesures de contrôle de la qualité et un emballage approprié avec les meilleures méthodes de livraison (Figure 09). La formulation peut être à base solide ou liquide, la première peut en outre être sèche ou humide selon les besoins (Berninger *et al.*, 2017 ; Oliveira *et al.*, 2017 ; Berger *et al.*, 2018).

A. Formulation liquide

Les inoculants liquides dominent le marché car ils sont faciles à préparer et bon marché par rapport aux formulations solides (**Lee et al., 2016 ; Dey, 2021**). La préparation de ce type d'inoculum s'effectue en mélangeant les bactéries soit avec un milieu de culture, soit avec une solution spécifique préalablement formulée comme l'eau, l'huile et les polymères constituent les inoculants liquides et ce dernier est mélangé à la culture afin d'augmenter la stabilité, l'adhérence et la capacité de dispersion (**Mauricio, 2010 ; Lee et al., 2016**). Il existe principalement deux façons de traiter les semences pour l'application d'inoculum liquide bactérien. La première façon consiste à mélanger les graines dans l'inoculum liquide et la deuxième à pulvériser l'inoculum sur le sillon des semis (**Mauricio, 2010**).

Une fois la croissance des cultures bactériennes récoltée/préparée, certains agents protecteurs comme les polymères naturels (par exemple, la gomme de xanthane, le carraghénane, la gomme arabique, l'alginate, la gélatine, etc.), les polymères synthétiques (par exemple, la polyvinyle pyrrolidone (PVP) et l'alcool polyvinylique) , du glycérol, de l'huile horticoles, des monosaccharides (glucose) ou des disaccharides (par exemple, le lactose) sont ajoutés dans le milieu liquide pour prolonger la viabilité de la culture microbienne pendant le stockage (**Lee et al., 2016 ; Valetti et al., 2016 ; Bernabeu et al., 2018**). Il a été rapporté que les polymères ajoutés créent un microenvironnement ayant une activité de l'eau élevée, ce qui limite le transfert de chaleur, maintenant ainsi les conditions nécessaires à la survie bactérienne (**Mugnier et Jung, 1985**). Cependant, les microbes sont vulnérables aux stress abiotiques principalement en raison de la limitation des nutriments et du choc thermique, ce qui réduit la population de cellules viables (**He et al., 2015 ; Berger et al., 2018 ; Bernabeu et al., 2018**). Le nombre minimum de cellules viables dans une formulation doit être de 10^7 ufc/mL pendant le stockage au froid et l'application (**He et al., 2015 ; Valetti et al., 2016**).

B. Formulation solide

L'inoculum solide est le plus utilisé pour l'inoculation des légumineuses (**Beck et al., 1993**). Les microorganismes peuvent également être introduits dans le sol par l'intermédiaire d'un inoculant solide, dont le composant principal est appelé support. Un bon support doit avoir comme caractéristiques essentielles : la capacité de libérer un

grand nombre de cellules viables dans de bonnes conditions physiologiques (**Mauricio, 2010**).

La formulation solide contenant des protecteurs, des additifs et des supports peut être humide ou sèche, mais la composition reste plus ou moins la même. Cependant, dans la formulation humide, il n'y a pas de processus de séchage grâce auquel la teneur en eau reste élevée tout au long du stockage et même pendant l'application également. De plus, la formulation humide est à base d'alginate (**Joe et al., 2014 ; Liffourrena et Lucchesi, 2018**), de tourbe (**Oliveira et al., 2017 ; Zhou et al., 2017**), d'argile (**Schoebitz et al., 2014**), de biogaz boues mélangées à du sol enrichi (**Mukhtar et al., 2017**) et du biochar (**Tripti et al., 2017**). Ils permettent d'améliorer le taux de survie des bactéries (**Mauricio, 2010**). Les transporteurs doivent être sélectionnés sur la base du coût, de la toxicité, de la stabilité chimique et adaptés à la gestion par les agriculteurs (**Malus'a et al., 2012 ; Bashan et al., 2014**). En formulation humide solide, l'immobilisation du PGPR prévient l'effet des conditions sévères et s'effectue soit par formation de biofilm soit par adhésion sur un support soit par freinage sur des billes d'alginate, les principaux supports utilisés pour l'inoculation de rhizobactéries dans le sol: la tourbe, le talc, l'argile et la vermiculite (**Rabin et al., 2015**).

II. 2. Qualité des biofertilisants

La qualité des biofertilisants est l'un des problèmes clés pour obtenir de meilleures performances des cultures et augmenter le niveau d'adoption. L'assurance qualité doit être distinguée du contrôle qualité: alors que l'assurance qualité est effectuée en interne tout au long de la production de biofertilisants, le contrôle qualité est effectué sur les produits finaux par des laboratoires indépendants pour s'assurer que les normes de qualité sont respectées (**Herrmann et Lesueur, 2013 ; Atieno et al., 2019**). Les deux systèmes sont essentiels pour maximiser les chances de succès de l'inoculation de biofertilisants.

Le système d'assurance qualité doit garantir que la formulation du biofertilisant doit être hautement compétent pour la rhizosphère et respectueuse de l'environnement et compatible aussi avec les autres rhizobactéries (c'est-à-dire absence d'agents pathogènes humains et végétaux), et fournir des micro-organismes tolérant aux facteurs physico-chimiques tels que la chaleur, la dessiccation, les radiations et oxydants, empêchant ainsi le déclin de leur population pendant le stockage et le transport. Le nombre de

micro-organismes doit être suffisamment élevé (et les contaminants maintenus bas) tout au long de la durée de conservation du produit pour coloniser les racines des plantes en nombre significatif lors de l'inoculation et doit pouvoir favoriser la croissance des plantes. Donc, il doit présenter un large spectre d'action, et toutes les instructions concernant le stockage et l'application doivent être clairement présentées sur l'étiquette (Vejan *et al.*, 2016 ; Atieno *et al.*, 2019 ; Basu *et al.*, 2021). Malheureusement, les fabricants de biofertilisants ne sont souvent pas disposés à améliorer leur système d'assurance qualité, principalement en raison de l'investissement que cela nécessite, ainsi que du manque de connaissances et d'installations (Herrmann et Lesueur, 2013) Utilisation de biofertilisants de qualité incohérente peut entraîner des effets incohérents sur les cultures et, par conséquent, les agriculteurs sont susceptibles de perdre confiance dans les produits et la technologie en général (Husen *et al.*, 2007 ; Vessey, 2003).

Pour éviter que des biofertilisants de mauvaise qualité n'atteignent le marché, le cadre de contrôle de la qualité doit être bien défini au niveau national ou international pour assurer la conformité aux normes prescrites, la sécurité et l'efficacité du produit (Catroux *et al.*, 2001 ; Herridge *et al.*, 2002 ; Desyane, 2012 ; Banayo *et al.*, 2012 ; Masso *et al.*, 2015). La participation à un programme de contrôle qualité peut être obligatoire ou volontaire selon la législation mais les facteurs contrôlés incluent généralement la nature et l'efficacité de la ou des souches, le nombre de cellules viables, l'absence de contamination significative, une formulation efficace et facile à appliquer. , une durée de conservation adéquate du produit, un emballage et des instructions d'utilisation appropriés (Xavier *et al.*, 2004 ; Lupwayi *et al.*, 2011 ; Herrmann *et al.*, 2015 ; Basu *et al.*, 2021). Cependant, les normes de qualité des biofertilisants ne concernent généralement que les produits à base de rhizobium, varient fortement d'un pays à l'autre et sont plus ou moins appliquées (Jenkins et Grzywacz, 2000 ; Lupwayi *et al.*, 2000 ; Stephens et Rask, 2000).

II. 3. Limites de la production de biofertilisants

Plusieurs contraintes pèsent sur la production commerciale de biofertilisants à grande échelle notamment la mauvaise qualité du sol, la concurrence de la souche inoculée, le stress abiotique, la contamination, le manque de souche efficace, de compétences, de matériel de support, de sensibilisation, de stockage, et même de manque d'expérience et les règlements et les normes de sécurité (Bharti et

Suryavanshi, 2021). Le site crédibilité des biofertilisants dépend de l'étiquetage du produit avec date d'expiration, le nom des microbes et leur action (**Naveed et al., 2015 ; Timmusk et al., 2017**). Les fabricants doivent sélectionner les espèces exotiques robustes, qui doivent être testées dans des conditions environnementales. Le contrôle de la qualité devrait être obligatoire à tous les niveaux de la production de biofertilisants. Le produit doit avoir une durée de vie de 2 à 3 mois, et qui peut être prolongée en ajoutant des additifs et des nutriments avec un support d'additifs et de nutriments. En outre, l'accent doit être mis sur l'amendement avec des matières organiques comme le lombricompost et le fumier de ferme (**Mamnabi et al., 2020**) afin de réduire l'application d'engrais chimiques et de maintenir la qualité de l'eau. L'application d'engrais chimiques et de maintenir la qualité du sol et l'efficacité des PGPR sans affecter la croissance et le rendement des cultures. La Co-inoculation ou consortium microbien pourrait fournir un meilleur résultat de développement de la plante et une meilleure absorption des nutriments (**Zeffa et al., 2020 ; Santoyo et al., 2021**) mais, il doit y avoir une expérimentation appropriée pour étudier l'effet synergique des microbes sur différentes cultures. Il doit y avoir des règlements pour le développement, la maintenance et la promotion des biofertilisants. De plus, des subventions et des incitations doivent être données par le gouvernement aux agriculteurs pour promouvoir l'agriculture biologique en utilisant les PGPR comme biofertilisants. L'encouragement l'utilisation des biofertilisants peut aider à restaurer la fertilité du sol. De la fertilité des sols avec l'avantage supplémentaire d'une culture durable.

III. Directives et précautions pour l'utilisation des PGPR comme biofertilisants

Les principales mesures de sécurité et les directives (**Mahajan et Gupta, 2009 ; Basu et al., 2021**) essentielles à l'utilisation des PGPR comme biofertilisants sont les suivantes :

* Il est essentiel que le biofertilisant fourni qui sera utilisé dans les champs soit de bonne qualité, contienne 10^7 cellules viables par gramme comme inoculum, et soit acheté auprès d'un fabricant réputé ;

* Étant donné que le biofertilisant présente une spécificité, il ne doit être utilisé que pour la ou les culture(s) spécifiée(s) sur l'emballage du produit disponible dans le commerce ;

- * Le sac de culture doit porter une étiquette indiquant le nom de la culture pour laquelle il doit être utilisé ;
- * Lors de l'inoculation, l'excès de culture doit être inoculé, ou les restes/résidus de culture doivent être immédiatement placés dans les rainures du champ de manière à ce que les microorganismes inoculés puissent se développer ;
- * Puisque les biofertilisants sont des produits microbiens, pour obtenir une meilleure durée de vie, ils doivent être stockés dans des endroits frais et ombragés de préférence à température ambiante (25-28 C°) ;
- * Pendant le stockage ou l'application, le contact direct des biofertilisants avec des produits agrochimiques (herbicides, herbicides et pesticides) doit être strictement évité ;
- * D'une manière générale, 200 g de biofertilisant peuvent être utilisés efficacement pour traiter 10 kg de graines ;
- * Dans le cas de conditions de sol défavorables, notamment lorsque le sol est fortement acide, des amendements tels que la chaux ou le phosphate naturel sont généralement préférables.

Conclusion

Conclusion

Dans la rhizosphère différents microorganismes peuvent cohabiter la plante. Parmi ces microorganismes, il existe les rhizobactéries qui pourraient manifester un effet bénéfique sur la plante. Elles sont reconnues par une symbiose associative qui s'agit d'une interaction avec des bénéfiques réciproques entre les deux partenaires (plantes/ microorganismes). Lorsque ces rhizobactéries contribuent à la croissance des plantes elles sont appelées PGPR.

L'inoculation de biofertilisants est une stratégie prometteuse pour améliorer les rendements des cultures et réduire l'utilisation d'engrais chimiques, créant ainsi une agriculture durable respectueuse de l'environnement. Les interactions plantes-microbes se produisant dans la rhizosphère ont permis l'échange de métabolites essentiels entre la plante et le PGPR associé qui jouent un rôle important dans l'amélioration de l'accessibilité des nutriments tels que N, P, K, Zn et S, dans la modulation des phytohormones, la suppression des maladies des plantes et l'atténuation des stress abiotiques.

Les biofertilisants nécessitent des précautions particulières pour leur stockage à long terme, et pour prolonger leur survie et leur efficacité menant à l'amélioration de la production végétale. Les biofertilisants sont complémentaires aux autres engrais, mais ils ne peuvent pas les remplacer totalement.

*Références
bibliographique*

Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., & Meftah Kadmiri, I. (2021). Nitrogen fixing Azotobacter species as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in microbiology*, 12, 354.

Aggani, S. L. (2013). Development of bio-fertilizers and its future perspective. *Scholars Academic Journal of Pharmacy*, 2(4), 327-332.

Agler, M. T., Ruhe, J., Kroll, S., Morhenn, C., Kim, S. T., Weigel, D., & Kemen, E. M. (2016). Microbial hub taxa link host and abiotic factors to plant microbiome variation. *Plos biology*, 14(1), e1002352.

Ahemad, M. (2015). Phosphate-solubilizing bacteria-assisted phytoremediation of metalliferous soils: a review. *3 Biotechnologie*, 5(2), 111-121.

Ahkami, A. H., White III, R. A., Handakumbura, P. P., & Jansson, C. (2017). Rhizosphere engineering: enhancing sustainable plant ecosystem productivity. *Rhizosphere*, 3, 233-243.

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

Ahmad, M., Akhtar, M. F. U. Z., Jamil, M., Latif, M., & Ahmad, I. (2015). Pesticide tolerant plant growth promoting rhizobacteria isolated from rhizosphere of okra. *Soil & Environment*, 34(2).

Ahmed, B., Zaidi, A., Khan, M., Rizvi, A., Saif, S., & Shahid, M. (2017). Perspectives of plant growth promoting rhizobacteria in growth enhancement and sustainable production of tomato. In *Microbial strategies for vegetable production* (pp. 125-149). Springer, Cham.

Aisha, S., Ismail Khan, M., Chen, Y., Hu, B., & Khan, I. (2020). An efficient chiral polarization rotator with asymmetric transmission for large incidence angles. *Journal of Applied Physics*, 128(21), 213102.

Akhtar, M. S., & Siddiqui, Z. A. (2009). Use of plant growth-promoting rhizobacteria for the biocontrol of root-rot disease complex of chickpea. *Australasian Plant Pathology*, 38(1), 44-50.

Références bibliographique

- Akram, S., Siddiqui, M., Hussain, B. M., Al Bari, M., Mostofa, M. G., Hossain, M. A., & Tran, L. S. P. (2017).** Exogenous glutathione modulates salinity tolerance of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] at reproductive stage. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(4), 877-888.
- Amenaghawon, A. N., Anyalewechi, C. L., & Kusuma, H. S. (2021).** Fabrication approaches for biofertilizers. *Biofertilizers: Study and Impact*, 491-515.
- Anand, K., Kumari, B., & Mallick, M. A. (2016).** Phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as biofertilizers. *Int J Pharm Sci*, 8(2), 37-40.
- Anayo, O. F., Peter, O. C., Nneji, U. G., Obinna, A., Scholastica, E. C., & Mistura, L. O. (2016).** The Beneficial Roles of *Pseudomonas* in Medicine, Industries, and Environment: A. *Pseudomonas Aeruginosa: An Armory Within*, 97.
- Ansari, F. A., Jabeen, M., & Ahmad, I. (2021).** *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 18(12), 3855-3870.
- Antoun, H., & Prévost, D. (2005).** Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In *PGPR: biocontrol and biofertilization* (pp. 1-38). Springer, Dordrecht.
- Aquilanti, L., Favilli, F., & Clementi, F. (2004).** Comparison of different strategies for isolation and preliminary identification of *Azotobacter* from soil samples. *Soil Biology and biochemistry*, 36(9), 1475-1483.
- Arora, N. K., & Mishra, J. (2016).** Prospecting the roles of metabolites and additives in future bioformulations for sustainable agriculture. *Applied Soil Ecology*, 107, 405-407.
- Atieno, L., Owino, W., Ateka, E. M., & Ambuko, J. (2019).** Influence of coating application methods on the postharvest quality of cassava. *International journal of food science*, 2019.
- Babu, A. G., Shea, P. J., Sudhakar, D., Jung, I. B., & Oh, B. T. (2015).** Potential use of *Pseudomonas koreensis* AGB-1 in association with *Miscanthus sinensis* to remediate heavy metal (loid)-contaminated mining site soil. *Journal of Environmental Management*, 151, 160-166.

Backer, R., Rokem, J. S., Ilangumaran, G., Lamont, J., Praslickova, D., Ricci, E., ...& Smith, D. L. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in plant science*, 1473.

Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 233-266.

Bakker, P., Doombos, R., Vervoort, J., & Van Loon, L. (2007, July). Effects of induced resistance on the indigenous rhizosphere and phyllosphere microflora of *Arabidopsis thaliana*. In *phytopathology* (Vol. 97, No. 7, pp. S7-S7). 3340 pilot knob road, st paul, mn 55121 usa: amer phytopathological soc.

Baldani, J. I., & Baldani, V. L. (2005). History on the biological nitrogen fixation research in graminaceous plants: special emphasis on the Brazilian experience. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 77(3), 549-579.

Balergue, C. (2012). Régulation de la symbiose endomycorhizienne par le phosphate (Doctoral dissertation, Université Paul Sabatier-Toulouse III).

Banayo, N. P. M., Cruz, P. C., Aguilar, E. A., Badayos, R. B., & Haefele, S. M. (2012). Evaluation of biofertilizers in irrigated rice: effects on grain yield at different fertilizer rates. *Agriculture*, 2(1), 73-86.

Barea, J. M., & Richardson, A. E. (2015). Phosphate mobilisation by soil microorganisms. In *Principles of plant-microbe interactions* (pp. 225-234). Springer, Cham.

Barriuso, J., Pereyra, M. T., Garcia, J. A., Megias, M., Mañero, F. J., & Ramos, B. (2005). Screening for putative PGPR to improve establishment of the symbiosis *Lactarius deliciosus*-*Pinus* sp. *Microbial Ecology*, 50(1), 82-89.

Bashan, Y., de-Bashan, L. E., Prabhu, S. R., & Hernandez, J. P. (2014). Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013). *Plant and soil*, 378(1), 1-33.

- Bastian, O., Syrbe, R. U., Rosenberg, M., Rahe, D., & Grunewald, K. (2013).** The five pillar EPPS framework for quantifying, mapping and managing ecosystem services. *Ecosystem Services*, 4, 15-24.
- Basu, A., Prasad, P., Das, S. N., Kalam, S., Sayyed, R. Z., Reddy, M. S., & El Enshasy, H. (2021).** Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as green bioinoculants: recent developments, constraints, and prospects. *Sustainability*, 13(3), 1140.
- Belimov, A. A., Safronova, V. I., & Mimura, T. (2002).** Response of spring rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase depends on nutrient status of the plant. *Canadian Journal of Microbiology*, 48(3), 189-199.
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M., & Bakker, P. A. (2012).** The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in plant science*, 17(8), 478-486.
- Berger, B., Patz, S., Ruppel, S., Dietel, K., Faetke, S., Junge, H., & Becker, M. (2018).** Successful formulation and application of plant growth-promoting *Kosakonia radicincitans* in maize cultivation. *BioMed research international*, 2018.
- Bernabeu, P. R., García, S. S., López, A. C., Vio, S. A., Carrasco, N., Boiardi, J. L., & Luna, M. F. (2018).** Assessment of bacterial inoculant formulated with *Paraburkholderia tropica* to enhance wheat productivity. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 34(6), 1-10.
- Bernal, P., Allsopp, L. P., Filloux, A., & Llamas, M. A. (2017).** The *Pseudomonas putida* T6SS is a plant warden against phytopathogens. *The ISME journal*, 11(4), 972-987.
- Berninger, T., González López, Ó., Bejarano, A., Preininger, C., & Sessitsch, A. (2018).** Maintenance and assessment of cell viability in formulation of non-sporulating bacterial inoculants. *Microbial biotechnology*, 11(2), 277-301.
- Bharti, N., & Barnawal, D. (2019).** Amelioration of salinity stress by PGPR: ACC deaminase and ROS scavenging enzymes activity. In *PGPR amelioration in sustainable agriculture* (pp. 85-106). Woodhead Publishing.

Bharti, N., & Suryavanshi, M. (2021). Quality control and regulations of biofertilizers: Current scenario and future prospects. In *Biofertilizers* (pp. 133-141). Woodhead Publishing.

Bharti, N., Pandey, S. S., Barnawal, D., Patel, V. K., & Kalra, A. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria *Dietzia natronolimnaea* modulates the expression of stress responsive genes providing protection of wheat from salinity stress. *Scientific reports*, 6(1), 1-16.

Bhattacharyya, P. N., & Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(4), 1327-1350.

Bingham, F. T., Pereyca, F. J., & Jarrell, W. M. (1986). Metal toxicity to agricultural crops. *Met Ions Biol Syst*, 20(1), 119-156.

Bogusz, D., & Franche, C. (2020). Frankia and the actinorhizal symbiosis. In *Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture* (pp. 367-380). Academic Press.

Bonfante, P., & Selosse, M. A. (2010). A glimpse into the past of land plants and of their mycorrhizal affairs: from fossils to evo-devo. *The New Phytologist*, 186(2), 267-270.

Brahmaprakash, G. P., & Sahu, P. K. (2012). Biofertilizers for sustainability. *Journal of the Indian Institute of Science*, 92(1), 37-62.

Calvo, P., Nelson, L., & Kloepper, J. W. (2014). Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant and soil*, 383(1), 3-41.

Castro-Sowinski, S., Herschkovitz, Y., Okon, Y., & Jurkevitch, E. (2007). Effects of inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria on resident rhizosphere microorganisms. *FEMS microbiology letters*, 276(1), 1-11.

Catroux, G., Hartmann, A., & Revellin, C. (2001). Trends in rhizobial inoculant production and use. *Plant and soil*, 230(1), 21-30.

Références bibliographique

- Chabot, R., Antoun, H., Kloepper, J. W., & Beauchamp, C. J. (1996).** Root colonization of maize and lettuce by bioluminescent *Rhizobium leguminosarum* biovar phaseoli. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(8), 2767-2772.
- Chaker, H. (2012).** Régulation de l'adaptation de la bactérie *Pseudomonas aeruginosa* à son hôte: implication des métabolites du tryptophane (Doctoral dissertation, Université de Grenoble).
- Chandra, D., Srivastava, R., Glick, B. R., & Sharma, A. K. (2020).** Rhizobacteria producing ACC deaminase mitigate water-stress response in finger millet (*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.). *3 Biotech*, 10(2), 1-15.
- Chang, C. H., & Yang, S. S. (2009).** Thermo-tolerant phosphate-solubilizing microbes for multi-functional biofertilizer preparation. *Bioresource Technology*, 100(4), 1648-1658.
- Charest, M. H., Beauchamp, C. J., & Antoun, H. (2005).** Effects of the humic substances of de-inking paper sludge on the antagonism between two compost bacteria and *Pythium ultimum*. *FEMS Microbiology Ecology*, 52(2), 219-227.
- Chatterjee, A., Sharma, P., Ghosh, M. K., Mandal, M., & Roy, P. K. (2013).** Utilization of *Azolla microphylla* as feed supplement for crossbred cattle. *International Journal of Agriculture and Food Science Technology*, 4(3), 207-214.
- Chen, T., Wang, L., Li, Q., Long, Y., Lin, Y., Yin, J., ...& Yin, Y. (2020).** Functional probiotics of lactic acid bacteria from Hu sheep milk. *BMC microbiology*, 20(1), 1-12.
- Cherif, H. (2018).** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea agglomerans* isolées de sols (Doctoral dissertation).
- Chirak, E. R., Kimeklis, A. K., Karasev, E. S., Kopat, V. V., Safronova, V. I., Belimov, A. A., ... & Andronov, E. E. (2019).** Search for ancestral features in genomes of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* strains isolated from the relict legume *Vavilovia formosa*. *Genes*, 10(12), 990.

Choudhary, M., Ghasal, P. C., Yadav, R. P., Meena, V. S., Mondal, T., & Bisht, J. K. (2018). Towards plant-beneficiary rhizobacteria and agricultural sustainability. In *Role of rhizospheric microbes in soil* (pp. 1-46). Springer, Singapore.

Claire Horner-Devine, M., Leibold, M. A., Smith, V. H., & Bohannan, B. J. (2003). Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecology letters*, 6(7), 613-622.

Combes-Meynet, E., Pothier, J. F., Moëgne-Loccoz, Y., & Prigent-Combaret, C. (2011). The *Pseudomonas* secondary metabolite 2, 4-diacetylphloroglucinol is a signal inducing rhizoplane expression of *Azospirillum* genes involved in plant-growth promotion. *Molecular plant-microbe interactions*, 24(2), 271-284.

Curl, E. A., & Truelove, B. (2012). *The rhizosphere* (Vol. 15). Springer Science & Business Media.

Curtis, T. P., Sloan, W. T., & Scannell, J. W. (2002). Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16), 10494-10499.

Dabrowska, D., Mozejko-Ciesielska, J., Pokój, T., & Ciesielski, S. (2020). Transcriptome Changes in *Pseudomonas putida* KT2440 during Medium-Chain-Length Polyhydroxyalkanoate Synthesis Induced by Nitrogen Limitation. *International journal of molecular sciences*, 22(1), 152.

Daudin, G., Obermaier, D., Bertrand, I., Guillot, E., Marsden, C., Robin, A., & Hinsinger, P. (2020). Le pH en image! Suivi spatio-temporel du pH dans la rhizosphère à l'aide d'optodes planaires. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 102, 16-p.

De Azevedo, C. R., von Stosch, M., Costa, M. S., Ramos, A. M., Cardoso, M. M., Danhier, F., ... & Oliveira, R. (2017). Modeling of the burst release from PLGA micro-and nanoparticles as function of physicochemical parameters and formulation characteristics. *International journal of pharmaceutics*, 532(1), 229-240.

De Weert, S., Vermeiren, H., Mulders, I. H., Kuiper, I., Hendrickx, N., Bloemberg, G. V., ...& Lugtenberg, B. J. (2002). Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(11), 1173-1180.

- Desyane, H. K. (2012).** Proposed quality improvement of liquid organic fertilizers" herbafarm" to meet national standards in Indonesia. *Indonesian Journal of Business Administration*, 1(6), 63021.
- Dey, A. (2021).** Liquid biofertilizers and their applications: An overview. *Environmental and Agricultural Microbiology: Applications for Sustainability*, 275-292.
- Dhir, B. (2017).** Biofertilizers and biopesticides: eco-friendly biological agents. In *Advances in environmental biotechnology* (pp. 167-188). Springer, Singapore.
- Dineshkumar, R., Kumaravel, R., Gopalsamy, J., Sikder, M. N. A., & Sampathkumar, P. (2018).** Microalgae as bio-fertilizers for rice growth and seed yield productivity. *Waste and biomass valorization*, 9(5), 793-800.
- Ding, Z., Ali, E. F., Almaroai, Y. A., Eissa, M. A., & Abeed, A. H. (2021).** Effect of potassium solubilizing bacteria and humic acid on faba bean (*Vicia faba* L.) plants grown on sandy loam soils. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(1), 791-800.
- Dodd, I. C., Zinovkina, N. Y., Safronova, V. I., & Belimov, A. A. (2010).** Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Annals of Applied Biology*, 157(3), 361-379.
- Dos Santos, R. M., Diaz, P. A. E., Lobo, L. L. B., & Rigobelo, E. C. (2020).** Use of plant growth-promoting rhizobacteria in maize and sugarcane: characteristics and applications. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 136.
- Downes, B. P., Steinbaker, C. R., & Crowell, D. N. (2001).** Expression and processing of a hormonally regulated β -expansin from soybean. *Plant Physiology*, 126(1), 244-252.
- Droque, B., Sanguin, H., Chamam, A., Mozar, M., Llauro, C., Panaud, O., ...& Wisniewski-Dyé, F. (2014).** Plant root transcriptome profiling reveals a strain-dependent response during *Azospirillum*-rice cooperation. *Frontiers in plant science*, 5, 607.
- El-Ghamry, A., Mosa, A. A., Alshaal, T., & El-Ramady, H. (2018).** Nanofertilizers vs. biofertilizers: new insights. *Environment, Biodiversity and Soil Security*, 2(2018), 51-72.

Références bibliographique

- Etesami, H., Emami, S., & Alikhani, H. A. (2017).** Potassium solubilizing bacteria (KSB): Mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects A review. *Journal of soil science and plant nutrition*, 17(4), 897-911.
- Ferguson, B. J., Mens, C., Hastwell, A. H., Zhang, M., Su, H., Jones, C. H., ...& Gresshoff, P. M. (2019).** Legume nodulation: the host controls the party. *Plant, cell & environment*, 42(1), 41-51.
- Forni, C., Duca, D., & Glick, B. R. (2017).** Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant and Soil*, 410(1), 335-356.
- Franché, C., Lindström, K., & Elmerich, C. (2009).** Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and soil*, 321(1), 35-59.
- Fravel, D. R. (1988).** Role of antibiosis in the biocontrol of plant diseases. *Annual review of phytopathology*, 26(1), 75-91.
- Gamalero, E., & Glick, B. R. (2012).** Ethylene and abiotic stress tolerance in plants. In *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change* (pp. 395-412). Springer, New York, NY.
- Gamalero, E., & Glick, B. R. (2022).** Recent Advances in Bacterial Amelioration of Plant Drought and Salt Stress. *Biology*, 11(3), 437.
- García-Fraile, P., Menéndez, E., & Rivas, R. (2015).** Role of bacterial biofertilizers in agriculture and forestry. *AIMS Bioengineering*, 2(3), 183-205.
- Garrity, G. M., Brenner, D. J., Krieg, N. R., Staley, J. R., & Manual, B. S. (2005).** Systematic bacteriology. The Proteobacteria, Part C: The Alpha-, Beta-, Delta-, and Epsilonproteobacteria, *Bergey's Manual Trust, Department of Microbiology and Molecular Genetics*, 2.
- Ghodhbane-Gtari, F., Beauchemin, N., Bruce, D., Chain, P., Chen, A., Walston Davenport, K., ... & Tisa, L. S. (2013).** Draft genome sequence of *Frankia* sp. strain CN3, an atypical, noninfective (Nod⁻) ineffective (Fix⁻) isolate from *Coriaria nepalensis*. *Genome Announcements*, 1(2), 00085-13.

- Goswami, D., Thakker, J. N., & Dhandhukia, P. C. (2016).** Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *Cogent Food & Agriculture*, 2(1), 1127500.
- Gothandapani, S., Sekar, S., & Padaria, J. C. (2017).** Azotobacter chroococcum: Utilization and potential use for agricultural crop production: An overview. *Int. J. Adv. Res. Biol. Sci*, 4(3), 35-42.
- Gou, W. E. I., Tian, L. I., Ruan, Z. H. I., Zheng, P. E. N. G., Chen, F. U. C. A. I., Zhang, L., ... & Hu, J. (2015).** Accumulation of choline and glycinebetaine and drought stress tolerance induced in maize (*Zea mays*) by three plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) strains. *Pak J Bot*, 47(2), 581-586.
- Gouda, S., Kerry, R. G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H. S., & Patra, J. K. (2018).** Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological research*, 206, 131-140.
- Granqvist, P., Sroufe, L. A., Dozier, M., Hesse, E., Steele, M., van Ijzendoorn, M., ...& Duschinsky, R. (2017).** Disorganized attachment in infancy: a review of the phenomenon and its implications for clinicians and policy-makers. *Attachment & human development*, 19(6), 534-558.
- Gray, E. J., & Smith, D. L. (2005).** Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil biology and biochemistry*, 37(3), 395-412.
- Grobelak, A., Napora, A., & Kacprzak, M. (2015).** Using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve plant growth. *Ecological Engineering*, 84, 22-28.
- Grover, M., Bodhankar, S., Sharma, A., Sharma, P., Singh, J., & Nain, L. (2021).** PGPR mediated alterations in root traits: Way toward sustainable crop production. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 287.
- 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(2), 096-102.

Références bibliographique

Haas, D., & Défago, G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature reviews microbiology*, 3(4), 307-319.

Hacquard, S., Garrido-Oter, R., González, A., Spaepen, S., Ackermann, G., Lebeis, S., ...& Schulze-Lefert, P. (2015). Microbiota and host nutrition across plant and animal kingdoms. *Cell host & microbe*, 17(5), 603-616.

Hakim, S., Naqqash, T., Nawaz, M. S., Laraib, I., Siddique, M. J., Zia, R., ...& Imran, A. (2021). Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 16.

Hamid, B., Zaman, M., Farooq, S., Fatima, S., Sayyed, R. Z., Baba, Z. A., ...& Suriani, N. L. (2021). Bacterial plant biostimulants: A sustainable way towards improving growth, productivity, and health of crops. *Sustainability*, 13(5), 2856.

Hassen, A. I., Pierneef, R., Swanevelder, Z. H., & Bopape, F. L. (2020). Microbial and functional diversity of *Cyclopia intermedia* rhizosphere microbiome revealed by analysis of shotgun metagenomics sequence data.

Ha-Tran, D. M., Nguyen, T. T. M., Hung, S. H., Huang, E., & Huang, C. C. (2021). Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: A review. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6), 3154.

He, Y. H., Peng, Y. J., Wu, Z. S., Han, Y., & Dang, Y. (2015). Survivability of *Pseudomonas putida* RS-198 in liquid formulations and evaluation its growth-promoting abilities on cotton. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 3, 180-189.

Herridge, D. F., Rupela, O. P., Serraj, R., & Beck, D. P. (1993). Screening techniques and improved biological nitrogen fixation in cool season food legumes. *Euphytica*, 73(1), 95-108.

Herridge, D., Gemell, G., & Hartley, E. (2002). Legume inoculants and quality control. *Inoculants and nitrogen fixation of legumes in Vietnam*. Australia: Aciar Proceedings.

Références bibliographique

- Herrmann, L., & Lesueur, D. (2013).** Challenges of formulation and quality of biofertilizers for successful inoculation. *Applied microbiology and biotechnology*, 97(20), 8859-8873.
- Herrmann, L., Atieno, M., Brau, L., & Lesueur, D. (2015).** Microbial quality of commercial inoculants to increase BNF and nutrient use efficiency. *Biological nitrogen fixation*, 1031-1040.
- Hider, R. C., & Kong, X. (2010).** Chemistry and biology of siderophores. *Natural product reports*, 27(5), 637-657.
- Holt, R. A., & Lawton, J. H. (1994).** The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495-520.
- Hossain, M. S., Akhtar, A., Hossain, M. H., Choudhury, M. P., & Islam, F. (2015).** Goat husbandry practices in Southern region of Bangladesh. *J. Biosci. Agric. Res*, 5(02), 59-64.
- Hryniewicz, K., & Baum, C. (2012).** The potential of rhizosphere microorganisms to promote the plant growth in disturbed soils. In *Environmental protection strategies for sustainable development* (pp. 35-64). Springer, Dordrecht
- Hugenholtz, P. (2002).** Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome biology*, 3(2), 1-8.
- Husen, E. H., Simanungkalit, R. D. M., Saraswati, R., & Irawan, I. (2013).** Characterization and quality assessment of Indonesian commercial biofertilizers.
- Jenkins, N. E., & Grzywacz, D. (2000).** Quality control of fungal and viral biocontrol agents-assurance of product performance. *Biocontrol Science and Technology*, 10(6), 753-777.
- Joseph, B., Patra, R. R., & Lawrence, R. (2007).** Characterization of plant growth promoting rhizobacteria associated with chickpea (*Cicer arietinum* L.). *International Journal of Plant Production*, 1(2), 141-152.
- Joshi, M., Srivastava, R., Sharma, A. K., and Prakash, A. (2015).** Screening of resistant varieties and antagonistic *Fusarium oxysporum* for biocontrol of *Fusarium* wilt of chilli. *J. Plant Pathol. Microbiol.* 3:5.

Références bibliographique

- Kalam, S., Basu, A., & Podile, A. R. (2020).** Functional and molecular characterization of plant growth promoting *Bacillus* isolates from tomato rhizosphere. *Heliyon*, 6(8), 04734.
- Karthika, S., Midhun, S. J., & Jisha, M. S. (2020).** A potential antifungal and growth-promoting bacterium *Bacillus* sp. KTMA4 from tomato rhizosphere. *Microbial Pathogenesis*, 142, 104049.
- Kaur, H., Kaur, J., & Gera, R. (2016).** Plant growth promoting rhizobacteria: a boon to agriculture. *Int J Cell Sci Biotechnol*, 5, 17-22.
- Kirdi, B. (2011).** Rôle des PGPR «Plant Growth Promoting Rhizobacteria» dans la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites (Doctoral dissertation).
- Krijgsman, W., Capella, W., Simon, D., Hilgen, F. J., Kouwenhoven, T. J., Meijer, P. T., ...& Flecker, R. (2018).** The Gibraltar corridor: Watergate of the Messinian salinity crisis. *Marine Geology*, 403, 238-246.
- Kumar, A., Maleva, M., Bruno, L. B., & Rajkumar, M. (2021).** Synergistic effect of ACC deaminase producing *Pseudomonas* sp. TR15a and siderophore producing *Bacillus aerophilus* TR15c for enhanced growth and copper accumulation in *Helianthus annuus* L. *Chemosphere*, 276, 130038.
- Kumar, L., Chhibber, S., Kumar, R., Kumar, M., & Harjai, K. (2015).** Zingerone silences quorum sensing and attenuates virulence of *Pseudomonas aeruginosa*. *Fitoterapia*, 102, 84-95.
- Kumar, M., Giri, V. P., Pandey, S., Gupta, A., Patel, M. K., Bajpai, A. B., ... & Siddique, K. H. (2021).** Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria Emerging as an Effective Bioinoculant to Improve the Growth, Production and Stress Tolerance of Vegetable Crops. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(22), 12245
- Kumar, P., & Dubey, R. C. (2012).** Plant growth promoting rhizobacteria for biocontrol of phytopathogens and yield enhancement of *Phaseolus vulgaris*. *J Curr Pers Appl Microbiol*, 1(6), 38.

Références bibliographique

- Kumar, S., Sindhu, S. S., & Kumar, R. (2021).** Biofertilizers: An ecofriendly technology for nutrient recycling and environmental sustainability. *Current Research in Microbial Sciences*, 100094.
- Kumari, P., Meena, M., & Upadhyay, R. S. (2018).** Characterization of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) isolated from the rhizosphere of *Vigna radiata* (mung bean). *Biocatalysis and agricultural biotechnology*, 16, 155-162.
- Kurrey, D. K., Sharma, R., Lahre, M. K., & Kurrey, R. L. (2018).** Effect of *Azotobacter* on physio-chemical characteristics of soil in onion field. *The Pharma Innovation Journal*, 7(2), 108-113.
- Kuzmicheva, Y. V., Shaposhnikov, A. I., Petrova, S. N., Makarova, N. M., Tychinskaya, I. L., Puhalsky, J. V., ... & Belimov, A. A. (2017).** Variety specific relationships between effects of rhizobacteria on root exudation, growth and nutrient uptake of soybean. *Plant and Soil*, 419(1), 83-96.
- Lanteigne, C., Gadkar, V. J., Wallon, T., Novinscak, A., & Fillion, M. (2012).** Production of DAPG and HCN by *Pseudomonas* sp. LBUM300 contributes to the biological control of bacterial canker of tomato. *Phytopathology*, 102(10), 967-973.
- Le Mire, G., Nguyen, M., Fassotte, B., du Jardin, P., Verheggen, F., Delaplace, P., & Jijakli, H. (2016).** Implementing biostimulants and biocontrol strategies in the agroecological management of cultivated ecosystems. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*.
- Lee, S. K., Lur, H. S., Lo, K. J., Cheng, K. C., Chuang, C. C., Tang, S. J., ... & Liu, C. T. (2016).** Evaluation of the effects of different liquid inoculant formulations on the survival and plant-growth-promoting efficiency of *Rhodopseudomonas palustris* strain PS3. *Applied microbiology and biotechnology*, 100(18), 7977-7987.
- Lenart, B. A., Sherman, S. L., Mall, N. A., Gochanour, E., Twigg, S. L., & Nicholson, G. P. (2012).** Arthroscopic repair for posterior shoulder instability. *Arthroscopy: The Journal of Arthroscopic & Related Surgery*, 28(10), 1337-1343.
- Lidbury, I. D., Fraser, T., Murphy, A. R., Scanlan, D. J., Bending, G. D., Jones, A. M., ...& Wellington, E. M. (2017).** The 'known' genetic potential for microbial

Références bibliographique

communities to degrade organic phosphorus is reduced in low-pH soils. *MicrobiologyOpen*, 6(4), 00474.

Luo, J., Zhou, J. J., & Zhang, J. Z. (2018). Aux/IAA gene family in plants: molecular structure, regulation, and function. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(1), 259.

Lupwayi, N. Z., Kennedy, A. C., & Chirwa, M. (2011). Grain legume impacts on soil biological processes in sub-Saharan Africa. *African Journal of Plant Science*, 5(1), 1-7.

Lynch, J. M. (1990). Beneficial interactions between micro-organisms and roots. *Biotechnology advances*, 8(2), 335-346.

Mahajan, A., & Gupta, R. D. (Eds.). (2009). Integrated nutrient management (INM) in a sustainable rice—wheat cropping system. Dordrecht: Springer Netherlands.

Malik, A. A., Suryapani, S., & Ahmad, J. (2011). Chemical vs organic cultivation of medicinal and aromatic plants: the choice is clear. *Int. J. Med. Arom. Plants*, 1(1), 5-13.

Mamnabi, S., Nasrollahzadeh, S., Ghassemi-Golezani, K., & Raei, Y. (2020). Improving yield-related physiological characteristics of spring rapeseed by integrated fertilizer management under water deficit conditions. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(3), 797-804.

Maougal, R. T., Brauman, A., Plassard, C., Abadie, J., Djekoun, A., & Drevon, J. J. (2014). Bacterial capacities to mineralize phytate increase in the rhizosphere of nodulated common bean (*Phaseolus vulgaris*) under P deficiency. *European Journal of Soil Biology*, 62, 8-14.

Martínez-Viveros, O., Jorquera, M. A., Crowley, D. E., Gajardo, G. M. L. M., & Mora, M. L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of soil science and plant nutrition*, 10(3), 293-319.

Masso, C., Ochieng, J. R. A., & Vanlauwe, B. (2015). Worldwide contrast in application of bio-fertilizers for sustainable agriculture: lessons for sub-Saharan Africa. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*, 5(12), 34-50.

- Masuda, S., Otomo, S., Maruo, C., & Nishimura, O. (2018).** Contribution of dissolved N₂O in total N₂O emission from sewage treatment plant. *Chemosphere*, 212, 821-827.
- Mauricio-Iglesias, M., Peyron, S., Guillard, V., & Gontard, N. (2010).** Wheat gluten nanocomposite films as food-contact materials: Migration tests and impact of a novel food stabilization technology (high pressure). *Journal of applied polymer science*, 116(5), 2526-2535.
- Meena, M., Swapnil, P., Divyanshu, K., Kumar, S., Tripathi, Y. N., Zehra, A., ...& Upadhyay, R. S. (2020).** PGPR-mediated induction of systemic resistance and physiochemical alterations in plants against the pathogens: Current perspectives. *Journal of Basic Microbiology*, 60(10), 828-861.
- Mhlongo, M. I., Piater, L. A., Madala, N. E., Labuschagne, N., & Dubery, I. A. (2018).** The chemistry of plant–microbe interactions in the rhizosphere and the potential for metabolomics to reveal signaling related to defense priming and induced systemic resistance. *Frontiers in Plant Science*, 9, 112
- Mishra, J., Prakash, J., & Arora, N. K. (2016).** Role of beneficial soil microbes in sustainable agriculture and environmental management. *Climate Change and Environmental Sustainability*, 4(2), 137-149.
- Moenne-Loccoz, Y., Mini, A., Richard, R., Valente, J., Prigent-Combaret, C., & Le Gouis, J. (2019).** Intéractions racines x rhizobactéries et leur variabilité génétique chez le blé. *Sélectionneur Français*, (70), 87-93.
- Mohanty, P., Singh, P. K., Chakraborty, D., Mishra, S., & Pattnaik, R. (2021).** Insight into the role of PGPR in sustainable agriculture and environment. *Front. Sustain. Food Syst*, 5.
- Moore, E. R., Tindall, B. J., Martins Dos Santos, V. A., Pieper, D. H., Ramos, J. L., & Palleroni, N. J. (2006).** Nonmedical: pseudomonas. *The prokaryotes*, 6, 646-703.
- Morgan, J. A. W., Bending, G. D., & White, P. J. (2005).** Biological costs and benefits to plant–microbe interactions in the rhizosphere. *Journal of experimental botany*, 56(417), 1729-1739.

Références bibliographique

- Moulin, L., Munive, A., Dreyfus, B., & Boivin-Masson, C. (2001).** Nodulation of legumes by members of the β -subclass of Proteobacteria. *Nature*, 411(6840), 948-950.
- Mugnier, J., & Jung, G. (1985).** Survival of bacteria and fungi in relation to water activity and the solvent properties of water in biopolymer gels. *Applied and environmental microbiology*, 50(1), 108-114.
- Munns, R., & Tester, M. (2008).** Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 651-681.
- Mutumba, F. A., Zagal, E., Gerding, M., Castillo-Rosales, D., Paulino, L., & Schoebitz, M. (2018).** Plant growth promoting rhizobacteria for improved water stress tolerance in wheat genotypes. *Journal of soil science and plant nutrition*, 18(4), 1080-1096.
- Nagórska, K., Bikowski, M., & Obuchowski, M. (2007).** Multicellular behaviour and production of a wide variety of toxic substances support usage of *Bacillus subtilis* as a powerful biocontrol agent. *Acta Biochimica Polonica*, 54(3), 495-508.
- Naik, K., Mishra, S., Srichandan, H., Singh, P. K., & Sarangi, P. K. (2019).** Plant growth promoting microbes: Potential link to sustainable agriculture and environment. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 21, 101326.
- Narula, A., Kumar, S., & Srivastava, P. S. (2005).** Abiotic metal stress enhances diosgenin yield in *Dioscorea bulbifera* L. cultures. *Plant Cell Reports*, 24(4), 250-254.
- Narula, N., Kothe, E., & Behl, R. K. (2012).** Role of root exudates in plant-microbe interactions. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 82(2), 122-130.
- Nasir, S. (2016).** Review on major potato disease and their management in Ethiopia. *Int J Horti Flori*, 4(5), 239-46.
- Nassima, S. A. O. U. D., & Haoua, M. (2021).** Caractérisation précoce de la tolérance de blé dur (*Triticum durum* Desf) au stress hydrique induit par le polyéthylène glycol 6000 (Doctoral dissertation).
- Naveed, M., Mehboob, I., Shaker, M. A., Hussain, M. B., & Farooq, M. (2015).** Biofertilizers in Pakistan: Initiatives and limitations. *International Journal of Agriculture and Biology*, 17(3), 411-420.

Références bibliographique

- Nawel, S. (2015).** Etude des Associations Symbiotiques de *Retama monosperma*: Approches Morphologique, Anatomique et Ultrastructurale, Caractérisation moléculaire des Isolats (Doctoral dissertation, University of sciences and technology in Oran).
- Naznin, H. A., Kimura, M., Miyazawa, M., & Hyakumachi, M. (2013).** Analysis of volatile organic compounds emitted by plant growth-promoting fungus *Phoma* sp. GS8-3 for growth promotion effects on tobacco. *Microbes and environments*, 28(1), 42-49.
- Nihorimbere, V., Ongena, M., Smargiassi, M., & Thonart, P. (2011).** Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 15(2), 327-337.
- Noumavo, P. A., Agbodjato, N. A., Gachomo, E. W., Salami, H. A., Baba-Moussa, F., Adjanohoun, A., ... & Baba-Moussa, L. (2015).** Metabolic and biofungicidal properties of maize rhizobacteria for growth promotion and plant disease resistance. *African Journal of Biotechnology*, 14(9), 811-819.
- Olanrewaju, O. S., Glick, B. R., & Babalola, O. O. (2017).** Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(11), 1-16.
- Pahari, A., Pradhan, A., Nayak, S. K., & Mishra, B. B. (2020).** Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): prospects and application. *Frontiers in soil and Environmental Microbiology*, 47-56.
- Pang, P., Zheng, K., Wu, S., Xu, H., Deng, L., Shi, Y., & Chen, X. (2018).** Baicalin downregulates RLRs signaling pathway to control influenza A virus infection and improve the prognosis. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2018.
- Parmar, P., & Sindhu, S. S. (2013).** Potassium solubilization by rhizosphere bacteria: influence of nutritional and environmental conditions. *J Microbiol Res*, 3(1), 25-31.
- Patel, T. S., & Minocheherhomji, F. P. (2018).** Plant growth promoting Rhizobacteria: blessing to agriculture. *Int J Pure App Biosci*, 6(2), 481-492.
- Pérez-Montaño F., Alías-Villegas C., Bellogín R. A., del Cerro P., Espuny M. R., Jiménez- Guerrero I., et al. (2014).** Plant growth promotion in cereal and leguminous

agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiol. Res.* 169 325–336

Pinton, R., Varanini, Z., & Nannipieri, P. (2007). The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface. CRC press.

Porcel, R., Zamarreño, Á. M., García-Mina, J. M., & Aroca, R. (2014). Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. *BMC plant biology*, 14(1), 1-12.

Premachandra, D., Hudek, L., & Brau, L. (2016). Bacterial modes of action for enhancing of plant growth. *Journal of biotechnology & biomaterials*, 6(3), 1-8.

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

Rabin, J., & Papadakis, N. (2015, May). Convex color image segmentation with optimal transport distances. In *International conference on scale space and variational methods in computer vision* (pp. 256-269). Springer, Cham.

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

Rehman, F. U., Kalsoom, M., Adnan, M., Toor, M., & Zulfiqar, A. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria and their mechanisms involved in agricultural crop production: A review. *SunText Rev. Biotechnol*, 1(2), 1-6.

Reichman, S. M. (2014). Probing the plant growth-promoting and heavy metal tolerance characteristics of *Bradyrhizobium japonicum* CB1809. *European journal of soil biology*, 63, 7-13.

Renoud, S. (2016). Phytostimulation du maïs par la bactérie *Azospirillum lipoferum* CRT1: impact sur des communautés fonctionnelles du microbiote racinaire (Doctoral dissertation, Université de Lyon).

Références bibliographique

- Richardson, P. G., Sonneveld, P., Schuster, M. W., Stadtmauer, E. A., Facon, T., Harousseau, J. L., ...& San Miguel, J. (2009).** Reversibility of symptomatic peripheral neuropathy with bortezomib in the phase III APEX trial in relapsed multiple myeloma: impact of a dose-modification guideline. *British journal of haematology*, 144(6), 895-903.
- Rovira, A. D. (1991).** Rhizosphere research-85 years of progress and frustration. *The rhizosphere and plant growth*, 3-13.
- Rozier, R. G., White, B. A., & Slade, G. D. (2017).** Trends in oral diseases in the US population. *Journal of Dental Education*, 81(8), 97-109.
- Rubio, E. J., Montecchia, M. S., Tosi, M., Cassán, F. D., Peticari, A., & Correa, O. S. (2013).** Genotypic characterization of Azotobacteria isolated from Argentinean soils and plant-growth-promoting traits of selected strains with prospects for biofertilizer production. *The Scientific World Journal*, 2013.
- Saharan, B. S., & Nehra, V. (2011).** Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sci Med Res*, 21(1), 30.
- Sahgal, M., Johri, B. N. (2006).** Taxonomy of Rhizobia: current status. *Current science* .90: 488. Downie, JA (2005) Legume haemoglobins: symbiotic nitrogen fixation needs bloody nodules. *Curr Biol*. 15: 6.
- Salwan, R., & Sharma, V. (2020).** Molecular and biotechnological aspects of secondary metabolites in actinobacteria. *Microbiological research*, 231, 126374.
- Santoyo, G., Guzmán-Guzmán, P., Parra-Cota, F. I., Santos-Villalobos, S. D. L., Orozco-Mosqueda, M., & Glick, B. R. (2021).** Plant growth stimulation by microbial consortia. *Agronomy*, 11(2), 219.
- Santoyo, G., Urtis-Flores, C. A., Loeza-Lara, P. D., Orozco-Mosqueda, M., & Glick, B. R. (2021).** Rhizosphere colonization determinants by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). *Biology*, 10(6), 475.
- Sarkar, J., Chakraborty, U., & Chakraborty, B. N. (2018).** Induced defense response in wheat plants against *Bipolaris sorokiniana* following application of *Bacillus safensis* and *Ochrobactrum pseudogrignonense*. *Indian Phytopathology*, 71(1), 49-58.

- Sarris, P. F., Skandalis, N., Kokkinidis, M., & Panopoulos, N. J. (2010).** In silico analysis reveals multiple putative type VI secretion systems and effector proteins in *Pseudomonas syringae* pathovars. *Molecular plant pathology*, 11(6), 795-804.
- Sawada, N., Murata, M., Kikuchi, K., Osanai, M., Tobioka, H., Kojima, T., & Chiba, H. (2003).** Tight junctions and human diseases. *Medical Electron Microscopy*, 36(3), 147-156.
- SCHLOTTER, M., & HARTMANN, A. (1998).** Endophytic and surface colonization of wheat roots (*Triticum aestivum*) by different *Azospirillum brasilense* strains studied with strain-specific monoclonal antibodies. *Symbiosis*.
- Schmidt, J. E., & Gaudin, A. C. (2018).** What is the agronomic potential of biofertilizers for maize. A meta-analysis. *FEMS microbiology ecology*, 94(7), fiy094.
- Selim, S. M., & Zayed, M. S. (2017).** Microbial interactions and plant growth. In *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives* (pp. 1-15). Springer, Singapore.
- Seshadri, B., Bolan, N. S., & Naidu, R. (2015).** Rhizosphere-induced heavy metal (loid) transformation in relation to bioavailability and remediation. *Journal of soil science and plant nutrition*, 15(2), 524-548.
- Shah, A., Nazari, M., Antar, M., Msimbira, L. A., Naamala, J., Lyu, D., ...& Smith, D. L. (2021).** PGPR in agriculture: A sustainable approach to increasing climate change resilience. *Front. Sustain. Food Syst.* 5: 667546.
- Shaikh, S. S., & Sayyed, R. Z. (2015).** Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their formulation in biocontrol of plant diseases. In *Plant microbes symbiosis: Applied facets* (pp. 337-351). Springer, New Delhi.
- Sharma, R. K., & Archana, G. (2016).** Cadmium minimization in food crops by cadmium resistant plant growth promoting rhizobacteria. *Applied soil ecology*, 107, 66-78.
- Sharma, S., Kulkarni, J., & Jha, B. (2016).** Halotolerant rhizobacteria promote growth and enhance salinity tolerance in peanut. *Frontiers in microbiology*, 7, 1600.
- Siddiqui, Z. A., & Mahmood, I. (1999).** Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource technology*, 69(2), 167-179.

Références bibliographique

- Singh, I. (2018).** Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) and their various mechanisms for plant growth enhancement in stressful conditions: a review. *European Journal of Biological Research*, 8(4), 191-213.
- Singh, M., Singh, D., Gupta, A., Pandey, K. D., Singh, P. K., & Kumar, A. (2019).** Plant growth promoting rhizobacteria: application in biofertilizers and biocontrol of phytopathogens. In *PGPR amelioration in sustainable agriculture* (pp. 41-66). Woodhead Publishing.
- Somers, E., Vanderleyden, J., & Srinivasan, M. (2004).** Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Critical reviews in microbiology*, 30(4), 205-240.
- Soumare, A., Boubekri, K., Lyamlouli, K., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., & Kouisni, L. (2020).** From isolation of phosphate solubilizing microbes to their formulation and use as biofertilizers: status and needs. *Frontiers in bioengineering and biotechnology*, 7, 425.
- Soumare, A., Diedhiou, A. G., Thuita, M., Hafidi, M., Ouhdouch, Y., Gopalakrishnan, S., & Kouisni, L. (2020).** Exploiting biological nitrogen fixation: a route towards a sustainable agriculture. *Plants*, 9(8), 1011.
- Sriprang, R., Hayashi, M., Ono, H., Takagi, M., Hirata, K., & Murooka, Y. (2003).** Enhanced accumulation of Cd²⁺ by a *Mesorhizobium* sp. transformed with a gene from *Arabidopsis thaliana* coding for phytochelatin synthase. *Applied and environmental microbiology*, 69(3), 1791-1796.
- Stephens, J. H. G., & Rask, H. M. (2000).** Inoculant production and formulation. *Field Crops Research*, 65(2-3), 249-258.
- Sturz, A. V., & Christie, B. R. (2003).** Beneficial microbial allelopathies in the root zone: the management of soil quality and plant disease with rhizobacteria. *Soil and Tillage Research*, 72(2), 107-123.
- Suyal, D. C., Soni, R., Sai, S., & Goel, R. (2016).** Microbial inoculants as biofertilizer. In *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity* (pp. 311-318). Springer, New Delhi.

- Tabassum, B., Khan, A., Tariq, M., Ramzan, M., Khan, M. S. I., Shahid, N., & Aaliya, K. (2017).** Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR. *Applied Soil Ecology*, 121, 102-117.
- Taktek, S. (2015).** Dissolution biologique des phosphates: Interaction bactéries-mycorhizes.
- Tejera, N. A., Ortega, E., González-López, J., & Lluch, C. (2003).** Effect of some abiotic factors on the biological activity of *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Journal of applied microbiology*, 95(3), 528-535.
- Thomas, L., & Singh, I. (2019).** Microbial biofertilizers: types and applications. In *Biofertilizers for sustainable agriculture and environment* (pp. 1-19). Springer, Cham.
- Timmusk, S., Behers, L., Muthoni, J., Muraya, A., & Aronsson, A. C. (2017).** Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement. *Frontiers in plant science*, 8, 49.
- Ulloa-Ogaz, A. L., Muñoz-Castellanos, L. N., & Nevárez-Moorillón, G. V. (2015).** Biocontrol of phytopathogens: antibiotic production as mechanism of control. The battle against microbial pathogens: basic science, Technological advances and educational programs, 305-309.
- Valetti, L., Angelini, J. G., Taurian, T., Ibáñez, F. J., Muñoz, V. L., Anzuay, M. S., ... & Fabra, A. (2016).** Development and field evaluation of liquid inoculants with native Bradyrhizobial strains for peanut production. *African Crop Science Journal*, 24(1), 1-13.
- Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., & Nasrulhaq Boyce, A. (2016).** Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability a review. *Molecules*, 21(5), 573.
- Vessey, J. K. (2003).** Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and soil*, 255(2), 571-586.
- Vijayanand, N., Ramya, S., & Rathinavel, S. (2014).** Potential of liquid extracts of *Sargassum wightii* on growth, biochemical and yield parameters of cluster bean plant. *Asian Pacific Journal of Reproduction*, 3(2), 150-155.

Références bibliographique

- Viruega-Góngora, V. I., Acatitla-Jácome, I. S., Reyes-Carmona, S. R., Baca, B. E., & Ramírez-Mata, A. (2020).** Spatio-temporal formation of biofilms and extracellular matrix analysis in *Azospirillum brasilense*. *Fems Microbiology Letters*, 367(4), fnaa037.
- Wang, F., Zhang, X., Zhang, S., Zhang, S., & Sun, Y. (2020).** Interactions of microplastics and cadmium on plant growth and arbuscular mycorrhizal fungal communities in an agricultural soil. *Chemosphere*, 254, 126791.
- Wang, X., Mavrodi, D. V., Ke, L., Mavrodi, O. V., Yang, M., Thomashow, L. S., ... & Zhang, J. (2015).** Biocontrol and plant growth-promoting activity of rhizobacteria from Chinese fields with contaminated soils. *Microbial biotechnology*, 8(3), 404-418.
- Wani, P. A., & Khan, M. S. (2012).** Bioremediation of lead by a plant growth promoting *Rhizobium* species RL9. *Bacteriology Journal*, 2(4), 66-78.
- Wu, S. (2006).** C, Cheung K., C., Luo Y., M., Wong. MH, 124-135.
- Xavier, I. J., Holloway, G., & Leggett, M. (2004).** Development of rhizobial inoculant formulations. *Crop Management*, 3(1), 1-6.
- Xie, J., Shi, H., Du, Z., Wang, T., Liu, X., & Chen, S. (2016).** Comparative genomic and functional analysis reveal conservation of plant growth promoting traits in *Paenibacillus polymyxa* and its closely related species. *Scientific reports*, 6(1), 1-12.
- Yasmin, S., Zaka, A., Imran, A., Zahid, M. A., Yousaf, S., Rasul, G., ... & Mirza, M. S. (2016).** Plant growth promotion and suppression of bacterial leaf blight in rice by inoculated bacteria. *PloS one*, 11(8), 0160688.
- Yavar, A., Sarmani, S., Hamzah, A., & Khoo, K. S. (2014).** Phytoremediation of mercury contaminated soil using *Scripus mucronatus* exposed by bacterias. In *Int Conf Agric Ecol Med Sci* (Vol. 2, pp. 6-7).
- Zaidi, A., Khan, M., Ahemad, M., & Oves, M. (2009).** Plant growth promotion by phosphate solubilizing bacteria. *Acta microbiologica and immunologica Hungarica*, 56(3), 263-284.
- Zeffa, D. M., Fantin, L. H., Koltun, A., de Oliveira, A. L., Nunes, M. P., Canteri, M. G., & Gonçalves, L. S. (2020).** Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on

Références bibliographique

co-inoculation with Bradyrhizobium in soybean crop: a meta-analysis of studies from 1987 to 2018. PeerJ, 8, 7905.

Zhang, Y. J., Zheng, W. T., Everall, I., Young, J. P. W., Zhang, X. X., Tian, C. F., ... & Chen, W. X. (2015). Rhizobium anhuiense sp. nov., isolated from effective nodules of Vicia faba and Pisum sativum. International journal of systematic and evolutionary microbiology, 65(Pt_9), 2960-2967.

Les PGPR et leur impact sur la biofertilisation

Mémoire de fin de cycle pour l'obtention du diplôme de Master en Biochimie Appliquée

La quête d'amélioration des rendements agricoles due à la pression sur la production alimentaire conduit à l'utilisation aveugle des produits agrochimiques. Les biofertilisants apparaissent comme une alternative appropriée contre les impacts environnementaux néfastes exercés par les produits chimiques synthétiques. Ces biofertilisants peuvent faciliter et améliorer la croissance et le rendement des cultures d'une manière respectueuse de l'environnement. Ils contiennent des microbes vivants ou dormants qui sont appliqués sur le sol ou utilisés pour le traitement des semences. L'un des principaux candidats est les rhizobactéries. Ce sont un groupe de bactéries bénéfiques colonisant la rhizosphère en favorisant la promotion des plantes (PGPR ou Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Elles possèdent certaines caractéristiques bénéfiques pour les plantes tant au niveau de l'augmentation de la croissance qu'au niveau du contrôle des pathogènes. De ce fait, l'utilisation des PGPR comme biofertilisants est une approche biologique prometteuse pour une agriculture durable.

Mots clés : Rhizobactéries, PGPR, Biofertilisation, Modes d'action, Application des biofertilisants.

The quest for improved agricultural yields due to increased pressure on food production leads to the indiscriminate use of agrochemicals. Biofertilizers appear as a suitable alternative against the harmful environmental impacts exerted by synthetic chemicals. These biofertilizers may facilitate and improve crop growth and yield in an environmentally friendly way. They contain live or dormant microbes that are applied to the soil or used for seed treatment. One of the main candidates is rhizobacteria. It's a group of beneficial bacteria colonizing the rhizosphere by promoting the growth of plants (PGPR or Plant Growth Promoting Rhizobacteria). They have certain beneficial characteristics for plants both in terms of increasing growth and controlling pathogens. Therefore, the use of PGPR as biofertilizers is a promising biological approach for sustainable agriculture.

Keywords: rhizobacteria, PGPR, Biofertilisation, modes of action, Application of biofertilizers.

إن السعي وراء تحسين المحاصيل الزراعية بسبب الضغط المتزايد على إنتاج الغذاء يؤدي إلى الاستخدام العشوائي للكيمياويات الزراعية. تظهر الأسمدة الحيوية كبديل مناسب ضد الآثار البيئية الضارة التي تسببها المواد الكيميائية الاصطناعية. يمكن أن تسهل هذه الأسمدة الحيوية وتحسن نمو المحاصيل والإنتاجية بطريقة صديقة للبيئة. تحتوي على ميكروبات حية أو كامنة يتم وضعها على التربة أو استخدامها لمعالجة البذور. واحدة من المرشحين الرئيسيين هي البكتيريا الجذرية. هم مجموعة من البكتيريا المفيدة التي تستعمر منطقة الجذور من خلال تعزيز النباتات (PGPR أو البكتيريا الجذرية المعززة لنمو النبات). لها خصائص مفيدة معينة للنباتات من حيث زيادة النمو والسيطرة على مسببات الأمراض. لذلك، فإن استخدام PGPR كأسمدة حيوية هو نهج بيولوجي واعد للزراعة المستدامة.

الكلمات المفتاحية: البكتيريا الجذرية، PGPR، التسميد الحيوي، انماط العمل، استخدام الاسمدة الحيوية.

Jury d'évaluation : Président du jury : Mme AYED Wissam (MCB), CU, Mila

Examinatrice : Mme BOUNAB Norhan (MCB), CU, Mila

Encadrante : Mme RABHI Nour El Houda (MCB), CU, Mila

Date de soutenance : 11/07/2022