



N°Réf :.....

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 les mécanismes de bio contrôle

Présenté par :

- Khaula BEN MERARA
- Meriem BEN HAMMADA
- Nariman BEN HASSANI

Devant le jury composé de :

Présidente : M^{me}Ahmed gaid, K.

Examinatrice : M^{me}Benmira, S.

Encadreur : M^{me}Rabhi, N.

Année Universitaire : 2021/2022

Remerciement

En premier lieu, nous remercions le bon Dieu, tout puissant, de m'avoir donné la force ainsi que l'audace pour dépasser toutes les difficultés.

Au début, on souhaite adresser nos remerciements les plus sincères aux personnes qui nous ont apporté leur aide et qui ont contribué à l'élaboration de ce mémoire.

*On tient à remercier tout particulièrement notre encadrant madame **N. RABHI** pour nous avoir suivis et conseillés tout au long de la réalisation de ce mémoire.*

*Nos vifs remerciements vont au Mme **Ahmed gayed**, qui nous a fait le très grand honneur d'accepter de présider ce jury, et Mme. **Benmira**, de nous avoir fait l'honneur de juger ce travail et pour le temps qu'elle a consacré pour l'examiner.*

Ce mémoire n'aurait jamais pu voir le jour sans le soutien actif des membres de notre famille, surtout nos parents qu'ils nous ont toujours encouragé moralement et matériellement et à qui on tient à les remercier.

Enfin on tient à exprimer vivement nos remerciements avec une profonde gratitude à toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à sa réalisation, car un projet ne peut pas être le fruit d'une seule personne.

Dédicace

Je dédie ce modeste travail accompagné d'un profond amour :
À celle qui m'a arrosé de tendresse et d'espoirs, à la source d'amour
Incessible, à la mère des sentiments fragiles qui ma benie par ces
*Prières ma mère **Aziza**, a mon support dans ma vie, qui m'a appris*
*m'a supporté et ma dirigé Vers la gloire mon père **Ali** , à mes*
*chères frères (**Zine dine** et **Abeb el razzak**) et soeurs (**Amira**,*
***Amina** et **Khadidja**) merci pour tout ce que tu as*

Fait pour moi, merci d'être à mes côtés.

*A toutes les personnes de ma grande famille **BEN HASSANI***

*A mes meilleures amies : **Mériem Rahmi** et **Djamel Ibtissem** ,*
***Khaula ben Merara** et **Meriem ben hammada** Ce qui m'a apporté*
*les meilleurs souvenirs de la résidence universitaire **ABD el Hafid***
bou Souf

*A mes chères binômes **Khaula** et **Meriem***

A tous les amis de promotion de Biochimie appliquée <2017-2022>

Narimane

Dédicace

Je dédie ce modeste travail à mes plus chers êtres au monde :

*A mes chères parents : ma mère **Massouda** et mon père **Farhate** pour*

leur amour, leur tendresse,

et pour leur soutien durant toutes les étapes de ma vie. J'espère qu'un

jour, je pourrai leur rendre un peu de ce qu'ils ont fait pour moi, que

Dieu leur prête tout le bonheur.

*A mes chères frères(**Radhwane , Abd el kader , Bilel et Abd elsselam**)*

*et mes belles sœurs (**Nadjet et roumaïla**) Pour leurs encouragements et*

pour leur soutien moral et physique.

*A mes chères et belles binomes : **Narimane et Meriem** .*

A tous ce qui ont enseigné moi au long de ma vie scolaire .Pour tout

leur amour, leur soutien, leur encouragement, leur assistance et leur

présence dans ma vie.

*A toute mes chères ami (e)s : **Meriem Benhammada , Narimane***

Benhassani, Meriem Rahmi et NaourSalim

Merci de votre présence, soutien et de m'avoir encouragée à aller plus

loin.

A tous les autres que je n'ai pas cités mais à qui je pense aussi.

*A toute ma famille **Ben merarra**.*

khaula

Dédicace

Mon parcours universitaire s'achève après la fatigue et les épreuves et me voilà qui termine mon mémoire de fin d'études avec détermination et vigueur. Et en symbole d'amour et d'affection, je dédie avec fierté cet humble travail à tous mes proches :

*A qui je le préfère à moi-même et pourquoi pas car elle s'est sacrifiée pour moi, et n'a ménagé aucun effort pour me rendre toujours heureux ma mère **Houria**.*

*Au propriétaire d'un visage gentil et de bonnes actions, il ne m'a pas épargné toute sa vie mon cher père **Ali**.*

*A mes belles soeurs(**Asma, Nesrin, Sundous**)et mes chere frères(**Mouhammed et Salah al-Din**) et Mon petit neveu **Tamim** .*

*Ames cousins, **Nada** et **Racha**A mes deux amants qui ont participé avec moi à ce travail : **Benhassani***

***Narimane**et**BenmraraKhaula**.A tousceuxqui m'ont soutenu et encouragé, même avec un joli mot merci beaucoup pour votre attention.*

Meriem

Résumé

Les *rhizobactéries* promotrices de croissance des plantes (PGPR) sont des bactéries du sol qui peuvent vivre sur dans ou autour des tissus végétaux et favoriser la croissance des plantes par de nombreux mécanismes qui incluent un contrôle biologique des agents pathogènes végétaux. En effet les PGPR ont un effet protecteur à travers plusieurs modes d'action tels que l'antagonisme, l'action la production des enzymes hydrolytiques et la formation de biofilm. De plus l'utilisation de PGPR comme agents de lutte biologique est très harmonieuse avec l'environnement et représente donc une bonne alternative à l'utilisation de produits chimiques en agriculture.

Mots clés : PGPR, agents pathogènes, , lutte biologique, contrôle biologique.

Abstract

Plant growth promoter rhizobacteria (PGPR) is soil bacteria that can live on, in or around plant tissue and promote plant growth by many mechanisms that include a biological control of plant pathogens. Indeed PGPR have a protective effect through several modes of action such as antagonism, competition, production of hydrolytic enzymes and bio film formation. Moreover, the use of PGPR bio control agents is very harmonious with the environment and therefore represents a good alternative to the use of chemicals in agriculture.

Keywords: PGPR, pathogens, biological control.

الملخص

البكتيريا الجذرية التي تعزز نمو النبات PGPR هي بكتيريا التربة التي يمكن أن تعيش على أنسجة النبات أو حولها وتعزز نمو النبات من خلال العديد من الآليات التي تشمل مكافحة البيولوجية لمسببات الأمراض النباتية. في الواقع، هذه البكتيريا الجذرية لها تأثير وقائي من خلال العديد من آليات المكافحة مثل معرفة مسببات الأمراض، وإنتاج الإنزيمات المحللة. بالإضافة إلى ذلك، فإن استخدام PGPR كعوامل مكافحة بيولوجية متناسبة للغاية مع البيئة وبالتالي يمثل بديلاً جيداً لاستخدام المواد الكيميائية في الزراعة.

الكلمات المفتاحية: PGPR، مسببات الأمراض، مكافحة بيولوجية،

Liste des abréviations

PGPR :	Plant growth promoting rhizobacteria
ARNr :	ARN ribosomique
BCA:	bio contrôle agent
ISR :	résistance systématique induite
LPS :	lipo polysaccharides
DAPG :	diacétylphloroglucinol
PCA:	L'acide phenazine-1-carboxylique
PRN :	La pyrrolnitrine
CLP:	Lipopeptides cyclique
Fe³⁺:	le fer ferrique
HCN:	Le cyanure d'hydrogène
K :	Le potassium
SAR:	Résistance systémique acquise
ACC :	1-aminocyclopropane-1-carboxylate
AIA:	L'acide Indole Acétique
DRP:	rihobacteries délétère pathogènes
PH:	Le potentiel hydrogène
KDa :	Kilodalton
P:	Le phosphore
Fe²⁺:	fer ferreux
IBMA:	International Biocontrol Manufacturers Association.

PME:	les petites et moyennes entreprises
COV:	composés organiques volatiles
ROS:	Reactive Oxygen Species
LOX :	gène Codantde phenylalanine ammonia lyase
PAL:	gène Codant de lipoxygenase

Table des matières

Remerciement

Dédicace

Dédicace

Dédicace

Résumé

Abstract

المخلص

Liste des abréviations

Table des matières

Liste des tableaux

Liste des figures

Introduction générale..... 1

CHAPITRE I: Interaction *rhizosphère –rhizobactéries*

1- Définition de la *rhizosphère* 4

2- Activité de la *rhizosphère* 5

3- Les *rhizobactéries* 5

4- *Rhizobactéries* promotrices la croissance des plantes (PGPR) 6

5- La diversité taxonomique des PGPR..... 6

5-1- *Proteobacteria* 6

5-2- *Firmicutes* 9

5-3- *Actinobacteria*..... 9

6- Rôles des PGPR dans la *rhizosphère*..... 10

CHAPITRE II: Mécanismes d'action des agents de bio contrôle

1- Définition de bio contrôle 13

2- Mode d'action des agents de bio contrôle..... 13

2-1- Mécanisme indirecte	13
2-1-1- Compétition pour l'espace et les nutriments	13
2-1-2- Antibiose.....	14
2-1-3- Enzymes lytiques.....	16
2-1-4- Compétition pour le fer et la production de sidérophores	17
2-1-5- Composés volatiles	18
2-1-6- Résistance Systémique Induite (RSI)	19
2-2- Mécanisme direct	20
2-2-1- Fixation d'azote.....	20
2-2-2- Solubilisation du Phosphate.....	21
2-2-3- Solubilisation du potassium.....	23
2-2-4- Stimulation de germination des grains	24
2-2-5- La production des phytohormones	24

CHAPITRE III: Application des agents du bio contrôle dans l'agriculture

1- Lutte biologique	29
1-1- La lutte biologique par utilisation des micro-organismes.....	29
2- Types des agents du bio contrôle utilisé dans la lutte biologique	30
2-1- Les macro organismes.....	30
2-2- Les substances naturelles	31
2-3- Les médiateurs chimiques.....	32
3- Application des <i>Bacillus</i> et <i>Trichoderma</i> dans le bio contrôle.....	33
3-1- <i>Le genre Bacillus</i>	33
3-1-1- Utilisation de <i>Bacillus</i> dans le bio contrôle	33
3-2- Le genre <i>Trichoderma</i>	33
3-2-1- Utilisation de <i>Trichoderma</i> dans le bio controle	34

CHAPITRE IV: Commercialisation des agents de bio contrôle, inconvénients

1- Marché mondial de bio contrôle.....	39
2- Freins du marché du bio contrôle	41

2-1- La barrière réglementaire	41
2-2- Doutes sur l'efficacité	41
2-3- Coût élevé	42
3- Inconvénients du bio contrôle	42
Conclusion générale	44
Conclusion générale	45
Références bibliographiques	46
Références bibliographiques.....	47

Liste des tableaux

Tableau 1 : bio contrôle des phytopathogènes fongique sur les plantes grâce à l'application de PGPR	36
Tableau 2: bio pesticides dans le monde	40

Liste des figures

Figure 1: Représentation schématique des zones de la <i>rhizosphère</i>	4
Figure 2: PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique	100
Figure 3: Rôle PGPR dans la <i>rhizosphère</i>	111
Figure 4: Fonctions biologiques des <i>sidérophores</i>	18
Figure 5: Cycle de l'azote atmosphérique	211
Figure 6: Mécanismes d'action des bactéries solubilisant les phosphates	23
Figure 7: Formation d'éthylène à partir de <i>méthionine</i>	25
Figure 8: Rôle de l'IAA produit par des PGPR dans la disponibilité des éléments nutritifs	27
Figure 9: Les différents modes d'action employés par <i>Bacillus</i> et <i>Trichoderma</i> dans le bio contrôle	35
Figure 10: Le marché des bios pesticides au niveau mondial en 2014.	39

Introduction



Introduction

La protection des récoltes a toujours été cruciale afin d'augmenter les rendements de l'agriculture et combler les besoins de l'homme (Mohen.J 2006). L'évolution de la biologie, et plus précisément de la microbiologie, de la biologie génétique et moléculaire, ainsi que de la chimie a permis de progresser dans le domaine de la lutte contre les pathogènes des plantes.

Les produits chimiques à effet microbicide ne tardèrent pas à devenir le moyen le plus utilisé dans la lutte contre les phytopathogènes. Ces produits regroupés sous le nom de pesticides, ont montré une grande efficacité dans la protection des plantes tout en présentant de nombreux inconvénients, Par conséquent à partir du XX ème siècle les scientifiques et les agriculteurs ont commencé à se tourner vers des solutions biologiques tel que les (PGPR) sont l'un des choix les plus efficaces et les plus sûrs pour l'environnement pour la gestion des maladies des plantes (Compant *et al.*, 2005).

Est-ce que ces PGPR peuvent être utilisés comme alternative biologique pour substitier les pesticides chimiques?

Les PGPR en tant qu'agents de lutte biologique présentent certains avantages par rapport à la méthode de lutte chimique car les PGPR sont des micro-organismes naturels non toxiques et leur application est durable. Un autre avantage des PGPR est qu'elles possèdent une gamme variée de modes d'action y compris l'antibiose les enzymes dégradant la paroi cellulaire les bio-tensioactifs et les volatiles qu'elles induisent également une résistance systémique chez les plantes (Perez-Montano *et al.*, 2014).

De nombreuses souches de PGPR ont été impliquées comme agent de lutte biologique contre les maladies des plantes transmises par le sol. Des études récentes sur l'utilisation des espèces de *peudomonas* comme agent de bio contrôle a indiqué une corrélation positive entre la disparition de la maladie et la production d'antibiotiques, le cas de la suppression de la maladie du blé causée par le champignon *Gaeumanomyces graminis var* par l'antibiotique 2,4-diacétylphloroglucinol (2,4-DAPG) sécrété par *Pseudomonas sp.* Plusieurs souches de *Pseudomonas* produisent des antibiotiques qui suppriment les maladies transmises par le sol et agissent comme agent de lutte biologique.

De ce fait les produits de biocontrôle offrent de nouvelles possibilités pour protéger efficacement les cultures. Seules ou combinées à des produits conventionnels, ces solutions naturelles allient efficacité praticité et respect de l'environnement (Spadaro *et al.*, 2005).

Ce travail est consacré à une synthèse bibliographique sur les interactions des PGPR dans la rhizosphère et leurs différents mécanismes d'action tant que agents de bio controle

L'application d'agents de bio contrôle dans l'agriculture est aussi menée avec la possibilité de commercialisation de ces derniers dans le marché mondiale.

CHAPITRE I:

Interaction rhizosphère – rhizobactéries



1- Définition de la *rhizosphère*

Le mot *rhizosphère* a été introduit en 1904 par Lorenz Hiltner (Anton et al., 2008) bactériologiste spécialiste de microbiologie du sol et professeur d'agronomie au collège Technique de Munich (Lombi et al., 2001). «Rhizo» vient du grec rhiza signifiant «Sphère» vient du latin sphaera (même sens), mot provenant lui-même du grec ancien sfaira (signifiant balle, ballon, ou globe). La sphère définit le champ d'influence du système racinaire. En raison du volume qu'elle occupe par rapport au volume de la plante, la rhizosphère est aussi appelée la «moitié cachée» (the hidden half en anglais), (Prashar et al., 2013). La rhizosphère est la région du sol située autour des racines des plantes et soumise à leur influence directe. C'est un lieu d'intenses échanges entre le végétal et le substrat minéral et d'intense activité microbienne (Adeemoye et Egamberdiva ; 2013). Elle joue un rôle important dans la résistance des sols à l'érosion au gel, aux incendies, aux inondations etc... De même pour la résilience de ces sols et des plantes cultivées (Olanrewaju et al., 2019).

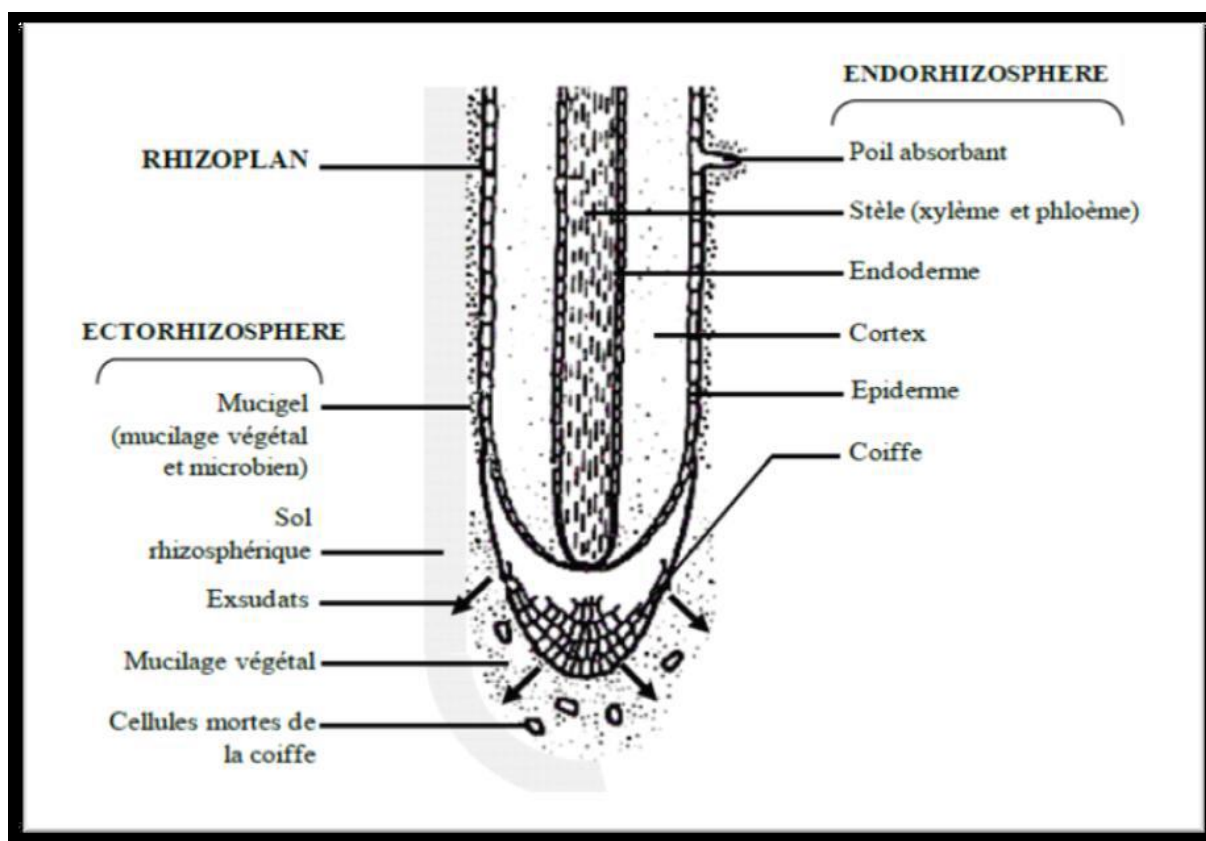


Figure 1: Représentation schématique de la *rhizosphère* (Lepinay, 2015).

2- Activité de la *rhizosphère*

Des phénomènes écologiques particuliers se produisent au niveau de la *rhizosphère*. En effet, les racines libèrent beaucoup de matières organiques sous forme de mucilage d'exsudats et plus que 40% des produits de photosynthèse passent au niveau des racines (Dessaux *et al.*, 2016). La plante libère des exsudats racinaires qui sont constitués de substances organiques carbonées et azotées : polysaccharides, acides organiques et protéines (Htwe *et al.*, 2019). La racine modifie les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques du sol *rhizosphérique*. Cet effet résulte des prélèvements racinaires d'eau et d'éléments minéraux mais surtout de la libération de composés organiques. Le volume de sol soumis à l'effet *rhizosphérique* est déterminé par la zone de diffusion des molécules organiques solubles et des composés volatils libéré par la racine (Schmidt *et al.*, 2018). Les exsudats racinaires représentent un élément clé dans les échanges entre la plante et les *rhizobactéries*, dont la densité et la diversité microbienne au tour des racines est en liaison directe avec la nature et la quantité des exsudats racinaires, cette influence se manifeste par une modification de la croissance de la plante (Masood *et al.*, 2020).

3- Les *rhizobactéries*

Un grand nombre de microorganismes vivent dans le sol. On compte les virus et les bactéries, les champignons, les protozoaires et les algues (Paul et Clark, 1996). Les bactéries sont les organismes les plus nombreux et représentent en moyenne 6.10cellules par gramme de sol et un poids de 10000 Kg /ha équivalant à 5% du poids sec des composés organiques du sol. L'abondance des bactéries dans le sol s'explique par leur multiplication rapide et leur capacité à utiliser une grande variété de substrats comme sources d'énergies et d'élément nutritifs (Glick, 1995). On définit alors les bactéries associées aux racines des plantes comme les *rhizobactéries*. Celles-ci sont généralement des souches très compétitives capables de coloniser le système racinaire riche en éléments nutritifs, tout au long du cycle de développement de la plante (Kloepper, 1993). Si la plante libère des composés organiques à l'inverse elle prélève de l'eau et des éléments minéraux indispensables à son métabolisme. Les échanges entre la plante et le sol sont influencés par les *rhizobactéries* et ce d'autant plus que leur densité et leur activité sont élevées. Les *rhizobactéries* sont des hétérotrophes typiques, elles nécessitent donc des composés organiques comme source d'énergie. Leurs besoins sont entièrement comblés à l'intérieur même de la *rhizosphère*. Les *rhizobactéries* utilisent en effet de nombreux substrats provenant de la plante : les cellules corticales et épiderme les qui se détachent, les polysaccharides du mucilage racinaire, les sucres et les acides aminés et organiques des exsudats racinaires, etc... (Campbell et Greaves, 1990).

4- Rhizobactéries promotrices la croissance des plantes (PGPR)

Les *rhizobactéries* est un groupe important de communautés bactériennes qui exercent des effets bénéfiques sur la croissance des plantes lors de la colonisation des racines, et quantifiées comme des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR). Ces bactéries vivantes librement et colonisant les racines, lorsqu'elle elles sont appliqués à des graines ou à des racines, améliorent la croissance de la plante, réduisent les dommages causés par les *phytopathogènes* et confèrent une résistance contre les stress abiotique, Les PGPR sont définies par trois caractéristiques intrinsèques (Barea *et al.*, 2005). Elles doivent coloniser la racine elles doivent survivre et se multiplier dans les macrohabitats associés à la surface des racines en concurrence avec d'autres microbiotes. Elles doivent favoriser la croissance des plantes (Niranjana et Hariprasad, 2014). Les PGPR sont classés comme PGPR extracellulaires ou intracellulaire Les premiers sont trouvés sur le *rhizoplan* ou *rhizosphère* les seconds se trouvent à l'intérieur des cellules racinaires et dans les structures nodulaire (Gray et Smith, 2005). Les PGPR ont attiré l'attention en tant que groupe important de bactéries bénéfiques pour l'agriculture d'un grand intérêt commercial (Adesemoye et Egamberdieva, 2013). .Peuvent améliorer la disponibilité des éléments nutritifs aux plantes et réduire le recours à la fertilisation chimique. Plusieurs espèces bactériennes appartiennent aux PGPR telles: *Pseudomonas* ,*Bacillus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*,*Streptomyces* ,*Klebsiella*, *Entérobactérie* *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Mesoehizobium* , *Rhodococcus* et *Serratia* , qui améliorent la croissance des plants et la production de rendement (Verma *et al.*, 2019). Cependant les espèces bactériennes les plus étudiées en tant que candidats PGPR pour l'amélioration de la croissance et de la santé des plantes sont *Pseudomonas* et *Bacillus* (Adesemoye *et al.*,2008). Il utilisation de PGPR pour l'agriculture durable a augmenté dans le monde entier. Il a été rapporté que l'inoculation avec PGPR a augment des cultures de plusieurs cultures agronomiques, y compris la tomate (Almaghrabi *et al.*, 2013) , le riz (Sen *et .*, 2014) .

5- Diversité taxonomique des PGPR

Au cours des dernières années, le nombre de PGPR identifiées a augmenté d'une façon significative principalement puisque le rôle de la *rhizosphère* comme écosystème a gagné de l'importance dans le fonctionnement de la biosphère et que les mécanismes d'action des PGPR ont été suffisamment étudiés. Ces microorganismes cultivables, présentant une diversité de genres et d'espèces, appartiennent majoritairement aux quatre *phyla* suivants : *proteobacteries*, *firmicutes*, *actinobacteries*. Actuellement de nombreux genres bactériens incluent les PGPR révélant des taxons très divers (Hugenholtz, 2002).

5-1-Proteobacteria

Le phylum de *Proteobacteria* comprend trois classes:

A- Alphaproteobacteria

Les *Alphaproteobacteria* ressemble la majorité des *protéobactéries* capables de se développer même si la quantité de nutriments disponibles est très faible. Les PGPR appartenant à cette classe sont les *Rhizobia*, d'abord classés par leur capacité à fixer l'azote et à produire des nodules au niveau du système racinaire des plantes. Ces souches peuvent se comporter comme des PGPR quand elles colonisent les racines des plantes légumineuses dans une relation spécifique. En effet, le genre *Rhizobium* comprend des souches PGPR, qui sont ensuite identifiées comme de nouveaux genres : *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et *Mesorhizobium* (Sawada *et al.*, 2003). Le genre *Gluconacetobacter* de la famille des *Acetobacteraceae* composé de bactéries *endophytes* obligatoires colonisant les racines, les tiges et les feuilles de la canne à sucre (Tejera *et al.*, 2003). Les espèces du genre *Azospirillum* décrites dans la famille de *Rhodospirillaceae* sont considérées comme promoteurs de la croissance des plantes. Les souches appartenant à ce genre se produisent sous forme de cellules libres dans le sol ou associées aux racines, tiges, feuilles et graines des céréales et des graminées fourragères principalement (Baldani *et al.*, 2005).

- ***Azospirillum***: Les espèces d'*Azospirillum*, isolées à partir des rhizosphères de plusieurs céréales à travers le monde principalement dans des régions tropicales et tempérées sont utilisées depuis les années 1970. Cette bactérie initialement sélectionnée par sa capacité fixatrice de l'azote atmosphérique représente un bon candidat PGPR (antoun et prevost, 2005).
- ***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 du plant hôte des nodules (nodosités).

B- Beta proteobacteria

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

famille des *Burkholderiaceae*. Les genres précédemment cités sont omniprésents (Moulin *et al.*, 2001).

- ***Burkholderia cepacia* complexe (BCC)** Le genre appartient à la famille des *Burkholderiaceae* (*Burkholderia*, *Ralstonia*, *Cupriavidus*, *Pandoraea*, etc...) (nom du genre donné en hommage au bactériologiste *Burkholder* qui découvrit l'agent de la pourriture de l'ognon qui deviendra *B. cepacia*). Il s'agit de β -*Proteobactéries* en forme de bâtonnets droits ou incurvés mobiles (flagelles polaires), aérobies, non-fermentaires, et non sporulées. L'espèce type est *Burkholderia cepacia* sensu stricto. Le complexe *Burkholderia cepacia* est constitué à ce jour de 21 espèces valides très difficiles à différencier entre elles selon les critères phénotypiques et moléculaires usuels (Arnaud Carlotti -Eurofins, 2020).

C- *Gamma proteobacteria*

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

- ***Azotobacter paspali*** est une bactérie aérobienne stricte, non symbiotique, fixatrice de l'azote atmosphérique, isolée à partir de la rhizosphère de *Paspalum notatum*, une herbe tropicale qui possède une grande spécificité d'hôte. *Azotobacter paspali* affecte positivement la germination des graines et leur développement, il est noté que l'inoculation des cultures de blé par ce genre augmente le rendement de 30% (Saharan et Nohra., 2011).
- **Les *Pseudomonas* et les *Pseudomonas fluorescents*** sont des bactéries ubiquistes, rencontrées souvent dans les sols, classées comme étant les meilleurs candidats PGPR (Saharan et Nohra., 2011). Les effets bénéfiques de la *bactérisation* des graines sont observés lors de l'inoculation des graines de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) par *P. fluorescens* et *P. putida*. ont démontré que lors de l'utilisation de *Fusarium*

oxusporumnon pathogènes, *P. fluorescens* et *P. putida* se manifestent comme principales candidates de contrôle biologique du flétrissement fusarien, avec une application bénéfique pour la suppression des fusarioses chez plusieurs espèces des plantes (Chung *et al.*, 2005).

5-2- Firmicutes

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

- ***Bacillus*** Certaines espèces de genre *Bacillus* sont des *diazotrophes*, notamment *B. subtilis*, isolée à partir des rhizosphères de diverses plantes à des concentrations supérieures à 10 bactéries par gramme de sol *rhizosphérique* (Antoun et Prevost, 2005).

5-3- Actinobacteria

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

- ***Arthrobacter*** est un groupe de bactéries pléomorphes, d'origine omniprésente avec des rôles efficaces dans l'agriculture. Ce groupe de bactéries est difficile à classer de manière stricte car les membres fournissent un dynamisme dans la forme en raison de la disponibilité des nutriments et des ressources qu'ils utilisent pour la croissance. Une classification générale peut être faite sur la base des données de phylogénie de la séquence d'ARNr 16S par lesquelles le genre *Arthrobacter* a été subdivisé en 11 groupes principaux comme *Arthrobacter aurescens*, *Arthrobacter globiformis*, *Arthrobacter pascens*, *Arthrobacter oryzae*, *Arthrobacter humicola*, *Arthrobacter oxydans*, *Arthrobacter protophormiae*, *Arthrobacter sulfureus*, *Arthrobacter citreus*, *Arthrobacter*

agilis, *Arthrobacter psychrolactophilus*, *Arthrobacter pigmenti*, *Arthrobacter albus/cumminsii* et *Sinomonas soli* (Pratiti Roy, Ashok Kumar,2020) .

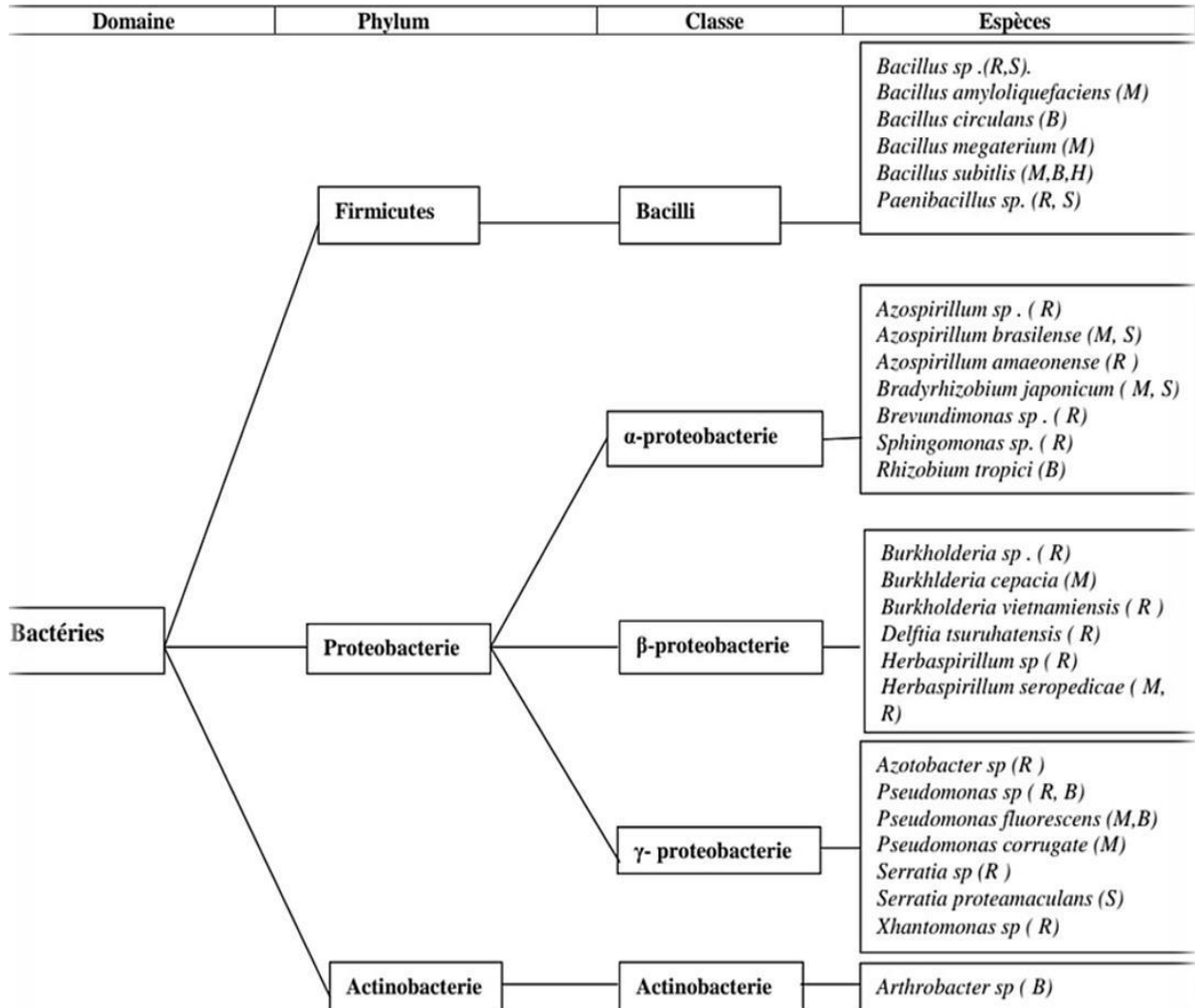


Figure 2: PGPR regroupées selon leur classification phylogénétique (Pérez-Montano *et al.*, 2014).

6- Rôles des PGPR dans la rhizosphère

Les PGPR offrent des applications intéressantes en agriculture, telles que la biofertilisation et la lutte biologique par les biopesticides ainsi que des applications en phytoremédiation et d'autres applications environnementales, telles que le reboisement pour améliorer les sols stériles ou chimiquement contaminés (Bashan *et al.*, 2004; Lugtenberg et Kamilova, 2009 ; Weyens *et al.*, 2009). Leurs effets positifs sur les plantes se font par des mécanismes d'action directs ou indirects (Somers *et al.*, 2004) ont classé les PGPR en biofertilisants (augmentant la disponibilité des éléments nutritifs des plantes), phytostimulateurs (promotion de la croissance par la production des phytohormones), *rhizoremédiateurs* (dégradent les polluants organiques) et en bio pesticides (bio contrôle des agents *phytopathogènes*).

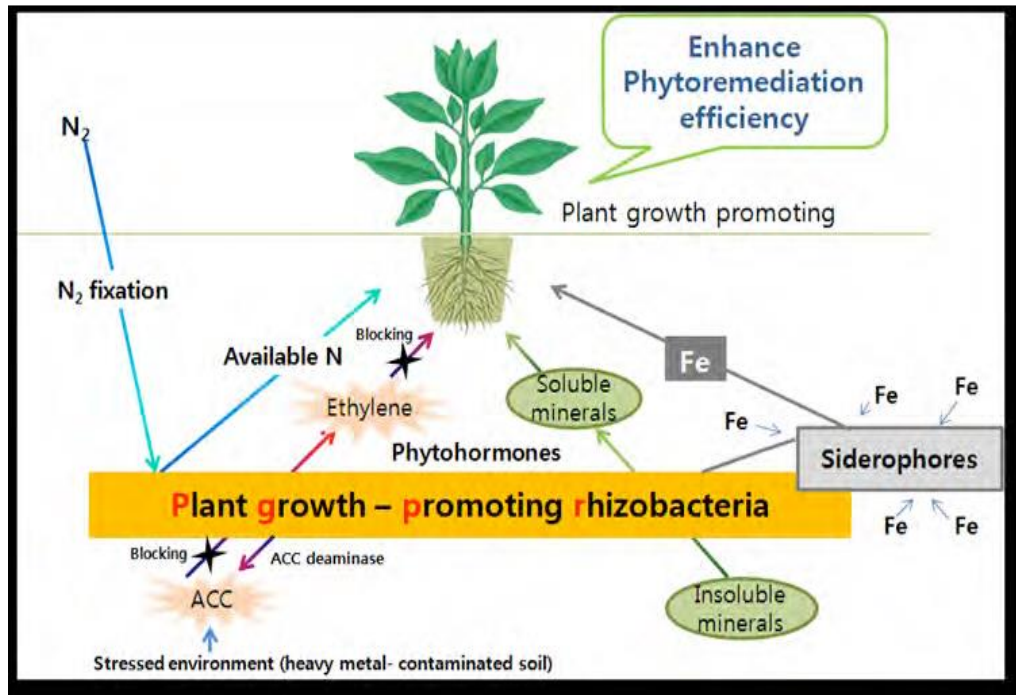


Figure 3: Rôle des PGPR dans la rhizosphère (Macker et al., 2007).

CHAPITRE II:

Mécanismes d'actions des agents de bio contrôle



1- Définition de bio contrôle

Dans le but de maintenir une agriculture durable, respectueuse de l'environnement et de la santé des humains, l'utilisation de la lutte biologique est encouragée. Le terme bio contrôle, fut ainsi désigné pour définir l'utilisation de mécanismes naturels pour stimuler la croissance de la plante et éradiquer les dangers auxquels elle est sujette (Robin, D *et al.*, 2019) Le terme agents de bio contrôle (BCA : bio control agent) définira ainsi les molécules (médiateurs chimiques et substances naturelles) ou les organismes vivants (macro et microorganismes) employés à cette fin et qui seront détaillés dans les sections suivantes.

2- Mode d'action des agents de bio contrôle

2-1- Mécanisme indirect

Principal avantage de l'utilisation des PGPR est la résistance conférée aux plantes contre les maladies causées par les agents pathogènes. Les *rhizobactéries* jouent un rôle majeur dans la lutte contre ces agents, où un large spectre des maladies bactériennes fongiques et parasitaires est supprimé via la production d'antibiotiques compétition (pour les éléments nutritifs, l'oxygène et l'espace), l'activation de la résistance systématique induite (ISR) et la production des enzymes (chitinase, protéase, lipase), cette protection est nommée biocontrôle. De plus, les PGPR peuvent être utilisées comme un biofertilisant efficace dans l'amélioration du rendement des cultures par la production d'enzymes telles que (cellulases, amylases, etc...) (Tariq *et al.*, 2014).

2-1-1- Compétition pour l'espace et les nutriments

Dans la rhizosphère, une réduction de la maladie chez les plantes peut être associée à une colonisation importante des racines ou des sites d'infection par les *rhizobactéries* bénéfiques, ce qui peut se traduire par une réduction de l'espace nécessaire à la croissance du pathogène. Ainsi, la PGPR doit être présente sur les racines en nombre suffisant pour avoir un effet bénéfique et être capable d'instaurer une compétition pour les éléments nutritifs indispensables à la survie et au développement des organismes pathogènes (Bneduzi *et al.*, 2012). Un autre aspect important de la compétitivité d'une PGPR est sa capacité à utiliser rapidement et efficacement les éléments nutritifs présents en faibles concentrations et persister longtemps dans le sol (Labuschagne *et al.*, 2010). Outre la vitesse de croissance intrinsèque, les autres propriétés renforçant la colonisation racinaire sont la mobilité (présence d'un flagelle), le chimiotactisme, les *lipopolysaccharides* (LPS) et la faculté d'utilisation des composés excrétés par les racines en tant que sources de carbone et d'azote (Kenneth *et al.*, 2019).

2-1-2- Antibioses

L'antibiose : est le mécanisme le plus étudié et le plus répandu des BCA (Gupta *et al.*, 2001) par les voies métaboliques secondaires, Ces produits comprennent des composés volatils , des composés toxiques et des antibiotiques qui sont délétères pour la croissance ou les activités métaboliques d' autres microorganismes à faible concentration. Parmi toutes les souches de PGPR, *Bacillus* et *Pseudomonas* sont les deux les genres les plus importants ont été largement étudiés pour les mécanismes d'antibiose dans les pratiques de gestion des maladies (Jayaprakashvel et Mathivanan, 2011). Certaines études ont indiqué que les bactéries ayant un effet antibiotique sur les micro-organismes présentent généralement des effets de régulation de la croissance sur les plantes par exemple, les *Pseudomonas* des délétères qui inhibent la croissance des racines du blé d'hiver inhibe également *Escherichia coli* (Barazani et Friedman, 2001). Régulation des gènes des antibiotiques étudiée selon trois niveaux de synthèse :(détection environnementale, régulation globale qui lie l'antibiotique) et les locus régulateurs liés aux gènes des enzymes de la voie, les gènes ont tendance à être groupés et au moins certains gènes régulateurs sont liés les principaux antibiotiques qui jouent un rôle vital dans la suppression des agents pathogènes des plantes sont principalement regroupés en non volatils.

A- Les *phloroglucinols*

Ce sont des antibiotiques à large spectre produits par diverses souches bactériennes Les *phloroglucinols* sont connus pour induire une résistance systémique chez les plantes, servant ainsi d'éléciter spécifique de *phytoalexines* et d'autres composés similaires (Dwivedi et Johri , 2003). Des souches de *pseudomonas* des *fluorescentes* produisant du 2,4 *diacétylphloroglucinol* (DAPG) sont innovés dans la protection des racines des plantes contre les *nothorana* des plantes transmise par le sol. Récemment, une analyse de séquence multilocus d'une collection mondiale de producteurs de DAPG a conduit à l'identification de six groupes principaux (A - F).

B- Les *phénazines*

Les *phénazines* sont produites par une grande diversité d'eubactéries et certaines archées (Mavrodi *et al.*, 2010). L'acide *phénazine* – 1 – carboxylique (PCA) a été signalé à partir de *pseudomonades fluorescentes* telles que *P. fluorescens*, *p.chlororaphis* et *P. aeruginosa* (Anjaiah *et al.*, 1998). Le PCA s'est avéré efficace contre divers pathogènes fongiques tels que *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* , *Pythium* sp . , *Polyporus* sp . , et *R. solani* et des agents pathogènes bactériens tels que *Actinomyces viscosus* , *Bacillus subtilis* et *Erwinia amylovora* (Thomashow *et al.*, 1990) *P. fluorescens* et *P. chlororaphis* sont des exemples de ph bénéfiques producteurs d'énazine qui est responsable de la suppression des maladies fongiques dans les

plantes (Pierson et Thomashow, 1992). Biosynthèse des *phénazines* est hautement conservée parmi les micro-organismes.

C- Pyrrolnitrine

La *pyrrolnitrine* (3 – chloro – 4- (20 – nitro – 30 chlorophényl) pyrrole) est un métabolite antifongique à large spectre décrit pour la première fois par. PRN est un métabolite secondaire dérivé du L – tryptophane, produit par des *pseudomona* des fluorescentes telles que *P. fluorescens* (Kirner *et al.*, 1998). et *P. aureofaciens* tels que *l'isopyrrolnitrine*, *l'oxyrrolnitrine* et la mon déchloropyrrolnitrine ont une activité antifongique plus faible PRN est actif contre un large éventail de champignons *deutéromycètes*, *ascomycètes* et *basidiomycètes*. *P. fluorescens BL915* a été signalé comme agent de lutte biologique dans le coton pour la suppression de *R. solani*. *P. cepacia 5.5B* a montré une activité antifongique à large spectre contre les champignons *phytopathogènes* dont *R. solani* (Ligon *et al.*, 2000).

D- Lipopeptides cycliques (CLP)

Ils sont produits à la fois par des bactéries à Gram + et à Gram -, la production de différents types de CLP est commun parmi les espèces *fluorescentes* de *Pseudomonas* (Nielsen *et al.*, 2002). Tous les CLP ont 9 ou 11 acides aminés dans le cycle peptidique avec un acide gras C10 à l'un des acides aminés (Nielsen *et al.*, 2002). La synthèse est non ribosomique et catalysée par de grands complexes de peptides synthétases. Le CLP est impliqué dans la promotion de l'essaimage bactérien avec des antimicrobiens et des *biosurfactants* (Rosenberg et Ron, 1999). Les souches de *P. fluorescens DR54* et *DSS73* ont produit trois CLP différents, à savoir le *viscosinamide* (Nielsen *et al.*, 2002). la *tensine* (Henriksen *et al.*, 2000). et *l'amphisine* (Sorensen *et al.*, 2001). Outre l'action antifongique du *viscosinamide*, il est également impliqué dans le métabolisme primaire, la prolifération cellulaire et se lie fortement aux cellules productrices de la souche DR54 (Nielsen *et al.*, 1999).

E- Lipopeptides

Ils sont classés en trois familles selon leur séquence d'acides aminés et leurs ramifications en acides gras : les familles des lipopeptides *iturine*, *fengycine* et *surfactine* (Stein, 2005). La famille représentée par *l'iturineA*, la *mycosubtiline* et la *bacillomycine* , sont des *heptapeptides* avec un acide gras b – aminé et ils présentent une forte activité antifongique.(Ramarathnam *et al.*, 2007 ; Chen *et al.*, 2009). L'activité antifongique de la *rhizobactérie* *B. amyloliquefacines* FZB42 favorisant la croissance des plantes a été attribuée principalement à la production de *bacillomycine* D et il a été démontré qu'elle supprime le champignon *phytopathogène* *Fusariumoxysporum* (Koumotsi *et al.*, 2007). La surproduction de

mycosubtiline par une souche recombinante de *B. subtilis* BBG100 s'est avérée montrer un antagonisme significatif. Propriété tique contre divers pathogènes fongiques, *Botrytis cinerea*, *Fusariumoxysporum* et *Pythiumaphanidermatum* et les levures *Pichia pastoris* et *aphanidermatum* et les levures *Pichia pastoris* et *Saccharomyces cerevisiae* (Leclere *et al.*, 2005).

2-1-3- Enzymes lytiques

Plusieurs bactéries produisent des enzymes capables d'hydrolyser la chitine, les protéines, la cellulose et l'hémicellulose, contribuant ainsi à la suppression directe des agents pathogènes des plantes. Il existe des exemples sélectifs de BCA capables de produire des enzymes, efficace contre certains pathogènes des plantes. *S. marcescens* affecte *S. rolfsii* par la production de *chitinase* (Chet a et Inbar, 1994). Cependant, de telles activités sont plutôt révélatrices de la nécessité d'obtenir une nutrition carbonée. Ainsi, les BCA montrent une préférence pour la colonisation et la lyse Les *phytopathogènes* sont connus comme des agents de bio contrôle. *Lysobacter* et *Myxobacteria* produisent de grandes quantités d'enzymes lytiques, et certains isolats ont été efficaces pour supprimer les pathogènes fongiques des plantes (Bull *et al.*, 2002). Les enzymes lytiques peuvent dégrader plusieurs composants présents dans les parois cellulaires des champignons et des oomycètes Une grande variété d'enzymes lytiques bactériennes sont connues, y compris les cellulases, les *glucanases*, les protéases et les *chitinases*. – 1,3 – *glucanase* – productrice. *cepacia* a considérablement réduit l'incidence des maladies causées par *Rhizoctonia solani*, *Sclerotiumrolfsii* et *P. ultimum* (Fridlender *et al.*, 1993). Certaines bactéries productrices d'enzymes sont capables de détruire les oospores de pathogènes fongiques et affectent la germination des spores et l'allongement du tube germinatif des champignons *phytopathogènes* (Frankowski Lorito *et al.*, 2001). Une relation positive a été observée entre la production de *chitinase* et l'activité antifongique d'*isolats chitinolytiques* de *P. fluorescens* (Velazhahan *et al.*, 1999). De plus, des bactéries productrices d'enzymes ont été utilisées avec succès en combinaison avec d'autres agents de lutte biologique, conduisant à un effet inhibiteur synergique contre les agents pathogènes (Dunne *et al.*, 1998). (Someya *et al.*, 2007). Une nouvelle souche *Brevibacillus laterosporus* a produit deux *chitinases* thermostables (89,6 kDa à quatre domaines et 69,4 kDa à deux domaines) qui contribuent à ses propriétés antifongiques et complet Les entérobactéries déficientes en activité *chitinolytique* étaient incapables de protéger les plantes contre la maladie) qui contribuent à son activité antifongique et pesticide (Prasanna *et al.*, 2013). L'enzyme *chitinase* extracellulaire produite par *Bacilluslicheniformis* a montré une inhibition de *Gibberella saubinetii* et *Aspergillus niger*, limitant complètement la germination de leurs spores dans des conditions *in vitro* (Xiao *et al.*, 2009). *Pumilus* SG2 a sécrété deux

chitinases contenant ChiL 75 kDa et ChiS 63 kDa a montré une activité antifongique contre *F. graminearum* (>10 mm) et *B. sorokiniana* (2-10 mm) rapporté par (Shali *et al.*, 2010).

2-1-4- Compétition pour le fer et la production de sidérophores

Le fer est un micronutriment indispensable pour la majorité des organismes vivants, y compris les bactéries, les champignons et les plantes. Le fer participe aux réactions d'oxydo-réduction et il constitue un cofacteur fondamental dans un certain nombre d'enzymes tels les cytochromes, la catalase, la peroxydase, les ribonucléotides réductases et la nitrogénase (Paul et Dubey, 2015). Bien que le fer soit présent sur terre en grande quantité, il est inaccessible aux plantes et aux microorganismes. Dans l'environnement aérobie, le fer se présente principalement sous forme de Fe^{3+} et est susceptible de former des hydroxydes et des *oxyhydroxydes* insolubles, le rendant ainsi inaccessible aux plantes et aux microorganismes (Sathya *et al.*, 2017). Sous des conditions limitant en fer, les PGPR synthétisent des composés à faible poids moléculaire (~ 500-1000 Daltons) appelés *sidérophores* (Gouda *et al.*, 2018), qui se caractérisent par une très forte affinité pour le fer ferrique (Fe^{3+}) (Sathya *et al.*, 2017) permettant sa solubilisation et son extraction à partir de complexes minéraux ou organiques dans l'environnement (Vejan *et al.*, 2016). Il existe une très grande diversité de *sidérophores* bactériens avec plus de 500 types identifiés à ce jour, de structures chimiques différentes. Ils se répartissent en trois grandes familles selon le groupe fonctionnel caractéristique: *hydroxamates*, *catécholates* et *carboxylates*. (Franco-Correa et Chavarro-Anzola, 2016). Les *sidérophores* libérés par les PGPR chélatent le fer minéral (Fe^{3+}) par la formation d'un complexe soluble (*sidérophores* / Fe^{3+}) et le transportent vers la cellule microbienne où il est repris par l'intermédiaire de récepteurs cellulaires spécifiques capables de le reconnaître et de le transporter par un mécanisme actif. Une fois dans la cellule le complexe va donc se dissocier et le fer ferrique (Fe^{3+}) est réduit en fer ferreux (Fe^{2+}). Ainsi, Fe^{2+} va être utilisé par la cellule tandis que, le *sidérophore* dissocié du fer est alors recyclé vers le milieu extracellulaire (Zaidi *et al.*, 2015). Les *sidérophores* peuvent aussi jouer un rôle crucial dans la protection des plantes contre les organismes *phytopathogènes* (surtout les champignons) en privant ces derniers du fer disponible dans la rhizosphère. Bien que les champignons *phytopathogènes* synthétisent également des *sidérophores*, ceux-ci ont généralement une plus faible affinité pour le fer par rapport à ceux produits par les PGPR (Sathya *et al.*, 2017). Quoique les *sidérophores* soient principalement spécifiques du fer, ils peuvent aussi complexer d'autres métaux lourds en les rendant solubles. De ce fait, les *sidérophores* bactériens aident à atténuer les contraintes imposées aux plantes par des niveaux élevés de métaux lourds dans le sol (Patil *et al.*, 2017 ; Dos Santos *et al.*, 2020).

Enfin, ils ont d'autres fonctions biologiques telles que l'amélioration de la fixation d'azote et l'augmentation de la nodulation. Par conséquent, les souches PGPR productrices de *sidérophores* peuvent être exploitées comme co-inocula avec les *Rhizobia* pour apporter une amélioration de la croissance et du développement des légumineuses.

Les bactéries telles *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* (Gupta *et al.*, 2015) *S.meliloti*, *R. tropici*, *R. leguminosarum*. *Streptomyces*, *Rhodococcus*, *Actinomadura* et *Nocardia* produisent des sidérophores (Sathya *et al.*, 2017).

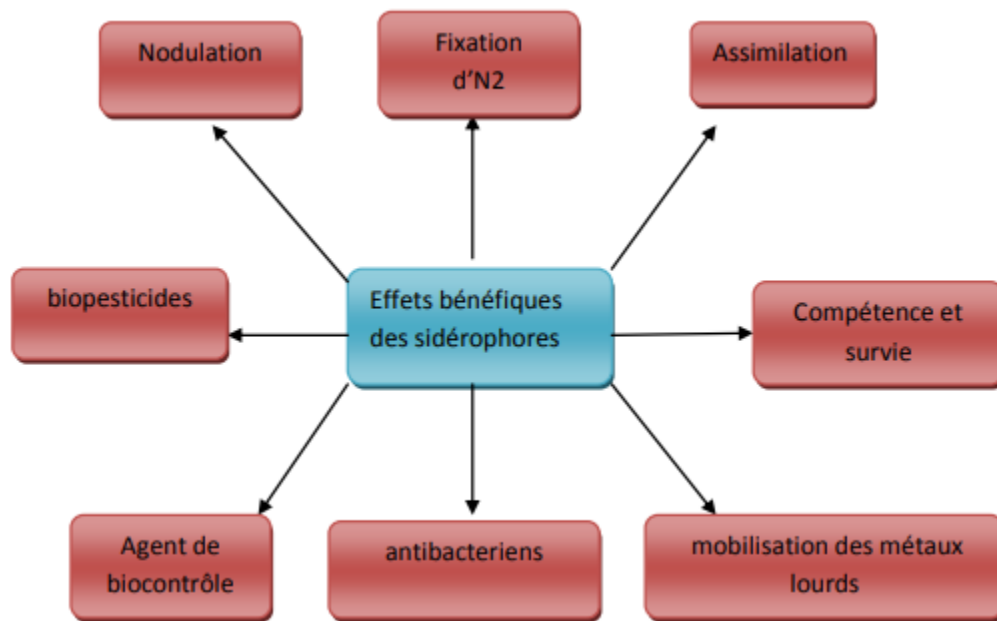


Figure 4: Fonctions biologiques des *sidérophores* (Khan *et al.*, 2009).

2-1-5- Composés volatiles

Les composés volatiles produits par les *rhizobactéries* sont suspectées d'inhiber la croissance de plusieurs *phytopathogènes* (Saharan et Nehra, 2011). L'émission de ces substances est une caractéristique commune d'une grande variété d'espèces bactériennes telles *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Arthrobacter*, *Stenotrophomonas* (Gouda *et al.*, 2018). Et *Streptomyces* (Wang *et al.*, 2013). Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire produit par certaines *rhizobactéries* dont la glycine est le précurseur immédiat (Kenneth *et al.*, 2019). Bien que l'HCN soit un inhibiteur métabolique général, il est synthétisé, excrété et métabolisé par plusieurs organismes, dont les bactéries comme un moyen d'éviter la prédation ou la compétition (Saharan et Nehra, 2011). L'HCN est un inhibiteur efficace de la cytochrome oxydase de la chaîne respiratoire (Audrain *et al.*, 2015) et d'autres métallo-enzymes (Kenneth *et al.*, 2019). En

général, il n'y a pas d'effet négatif sur les plantes hôtes par inoculation avec des souches bactériennes productrices de HCN (Kundan *et al.*, 2015). L'HCN joue un rôle dans la lutte biologique contre les mauvaises herbes (Saharan et Nehra, 2011). Il peut être produit par plusieurs genres bactériens tels *Rhizobium*, *Alcaligenes*, *Aeromonas*, *Bacillus*, *Pseudomonas* (Patil *et al.*, 2017). et *Streptomyces* (Anwar *et al.*, 2016).

D'autres composés volatiles tels le 2,3-butanediol et l'acétoïne libérés par des PGPR entraînent une amélioration appréciable de la croissance de la plante en induisant sa résistance aux maladies et sa tolérance aux stress abiotiques (Gouda *et al.*, 2018).

2-1-6- Résistance Systémique Induite (RSI)

La résistance systémique induite (RSI) est caractérisée par une colonisation des racines de l'hôte par des *rhizobactéries* non pathogènes qui sont en mesure de conférer à la plante un certain degré de protection à des attaques ultérieures par des *phytopathogènes* (Zaidi *et al.*, 2015). Cette « immunité » s'initie suite à la perception par la plante de molécules dites «éliciteurs» produites par les microorganismes bénéfiques. Ce phénomène fait appel à la reconnaissance par l'hôte d'*éliciteurs* produits par l'agent inducteur, à la transmission d'un signal pour propager l'état induit dans tous les organes de la plante et à l'expression de mécanismes de défense sensu stricto qui permettent de limiter la pénétration du pathogène dans les tissus de la plante (Jourdan *et al.*, 2008). Cette étape nécessite des changements structurels comme la formation de nouveaux obstacles, l'activité accrue des enzymes lytiques, la production des métabolites secondaires et des enzymes extracellulaires (Labuschagne *et al.*, 2010). En effet, de nombreux composants bactériens (lipo *polysaccharides*, flagelles *sidérophores*, lipopeptides cycliques 2,4-diacétylphloroglucinol, *acétoïne* et 2,3-butanediol) activent les défenses de la plante contre différentes maladies (Zaidi *et al.*, 2015). La résistance systémique induite (RSI) implique différentes voies dont la voie de l'acide *jasmonique* et l'éthylène jouent un rôle crucial dans la stimulation des réponses de défense de la plante hôte contre une variété de pathogènes végétaux fongiques, bactériens et viraux, et aussi vis-à-vis de maladies causées par certains insectes et nématodes (Gupta *et al.*, 2015). Ce mécanisme se déroule en trois étapes principales (Jourdan *et al.*, 2008).

- Elicitation, les PGPR interagissent avec les racines de l'hôte et produisent des éliciteurs qui sont perçus par la plante.
- Après la reconnaissance des déterminants, un signal est transmis dans l'ensemble de la plante afin de l'alerter.

- Enfin, l'expression des mécanismes de défense de l'hôte ainsi, lors d'une éventuelle attaque par un agent *phytopathogène*, la plante sera en mesure de répondre plus efficacement à l'agression, elle devient résistante (Jourdan *et al.*, 2008).

Dans le royaume bactérien, la liste des espèces décrites comme inductrices de l'RSI a augmenté rapidement au cours des dernières années. Elle inclut plusieurs espèces bactériennes comme *P. fluorescens*, *Burkholderia phytofirmans*, *B. pumilus*, *Bacillus cereus*, *Rhizobium leguminosarum*, *P. putida* et *Serratia marcescens* (Dos Santos *et al.*, 2020).

En effet, plusieurs *Actinobacteria* sont également intensivement étudiées dans le contexte de la lutte biologique basée sur l'induction de la résistance en particulier les espèces de *Streptomyces* qui selon de nombreuses études, se sont montrées comme inducteurs efficaces de la résistance d'une gamme de plantes hôtes, y compris les cultures fourragères, les cultures maraîchères et les espèces ligneuses économiquement importantes telles que *Arabidopsis*, la pomme de terre, le chêne et l'eucalyptus (Sathya *et al.*, 2017).

2-2-Mécanisme direct

Les PGPR participent à augmenter la disponibilité des nutriments et des phytohormones dans la rhizosphère, ceci stimule directement le développement et la croissance de la plante, les mécanismes les plus importants sont cités ci-dessous.

2-2-1- Fixation d'azote

L'azote est un nutriment vital pour la croissance et la productivité des plantes, différents microorganismes de la rhizosphère assurent une fixation biologique de l'azote et le transforment en ammoniac, forme assimilable par la plante à l'aide d'un système enzymatique complexe connu sous le nom de nitrogénase (Sathya *et al.*, 2017). Les PGPR ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique et le fournir aux plantes par deux mécanismes : symbiotique et non symbiotique (Gouda *et al.*, 2018). La fixation symbiotique de l'azote est une relation de mutualisme entre la plante et la bactérie (Gupta *et al.*, 2015). Les associations les plus connues sont celles des *Rhizobiaceae* et des *Actinobacteria* (Sathya *et al.*, 2017). Les *Rhizobia*, comme décrit précédemment, établissent des relations *les symbiotiques* avec des légumineuses caractérisées par la formation de nodosités sur les racines hôtes. En plus des *rhizobia*, le genre *Frankia* appartenant aux *Actinobacteria* est un fixateur polyvalent d'azote, chez les non légumineux (arbres et arbustes ligneux) dans des conditions de symbiose et de vie libre, il infecte les cellules racinaires des plantes *actinorhiziennes* soit par une infection intracellulaire des poils racinaires ou par une invasion des racines intercellulaires (Nimaichand *et al.*, 2016). La fixation de l'azote peut aussi être non symbiotique chez les non légumineux. Elle peut être assurée par

plusieurs *Actinobacteria* endophytes comme *Arthrobacter*, *Agromyces*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Mmicromonospora*, et *Streptomyces* (Sathya *et al.*, 2017). En effet, la fixation non symbiotique fournit en général un flux d'azote plus faible aux plantes associées que la fixation symbiotique (Swarnalakshmi *et al.*, 2016 ; Numan *et al.*, 2018). Cependant, elle présente une grande importance agronomique (Gupta *et al.*, 2015).

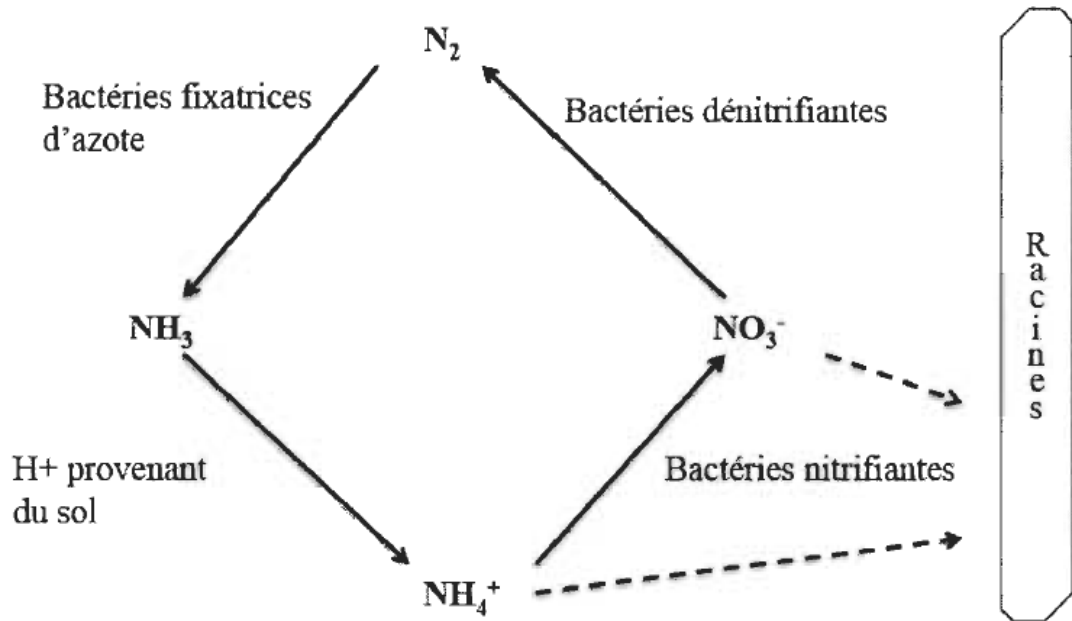


Figure 5: Cycle de l'azote atmosphérique (Khan *et al.*, 2009).

2-2-2- Solubilisation du Phosphate

Le phosphore (P) est un macronutriment essentiel pour la croissance et le développement des plantes mais aussi un important élément nutritif limitant cette croissance (Franco-Correa et Chavarro-Anzola, 2016). Il joue un rôle important dans pratiquement tous les processus métaboliques majeurs de la plante, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse de macromolécules et la respiration (Gouda *et al.*, 2018). Le phosphore est présent dans le sol à la fois sous forme organique (*phosphomonoesters* et *phosphotriesters*) et inorganique (composés minéraux insolubles) (Oteino *et al.*, 2015). Malgré son abondance dans le sol, les plantes ne l'assimilent que sous deux formes solubles (les ions monobasiques et dibasiques). La capacité de certains micro-organismes à convertir le phosphate insoluble en une forme accessible est une caractéristique importante des PGPR pour augmenter leur rendement (Zaidi *et al.*, 2015). Les principaux mécanismes de la solubilisation des phosphates employés par les PGPR comprennent :

- la solubilisation après libération d'acides organiques de faible poids moléculaire (Gouda *et al.*, 2018). Comme l'acide citrique, gluconique, lactique, malique, oxalique, propionique et *succinique* (Sathya *et al.*, 2017). La libération de ces acides mobilisant le phosphore par l'intermédiaire d'interactions ioniques avec les cations du sel de *phosphate* conduit à l'acidification de l'environnement des cellules microbiennes et par conséquent, la libération du phosphate sous forme ionique (Saharan et Nehra, 2011 ; Nimaichand *et al.*, 2016).
- La minéralisation du phosphore organique se fait par la libération d'enzymes extracellulaires *phytases* et *phosphatases* catalysant l'hydrolyse des esters phosphoriques (Franco.C et Chavarro.A, 2016).
- la libération de phosphate pendant la dégradation du substrat (minéralisation biologique des phosphates) est une autre stratégie (Gupta *et al.*, 2015). Plusieurs genres bactériens solubilisent le phosphate comme les *Rhizobia* (*R. leguminosarum*, *S. meliloti*, *M. mediterraneum*, *Bradyrhizobium sp.* et *B. japonicum*) (Gopalakrishnan *et al.*, 2015) *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Erwinia*, *Flavobacterium* et *Serratia* (Gouda *et al.*, 2018) et les Actinobacteria comme *Arthrobacter*, *Rhodococcus* , *Streptomyces*, *Micromonospora* et *Nocardia*(Sathya *et al.*, 2017). Ces bactéries pourraient donc constituer une source prometteuse comme agents biofertilisants dans l'agriculture (Oteino *et al.*, 2015 ; Zaidi *et al.*, 2015) .

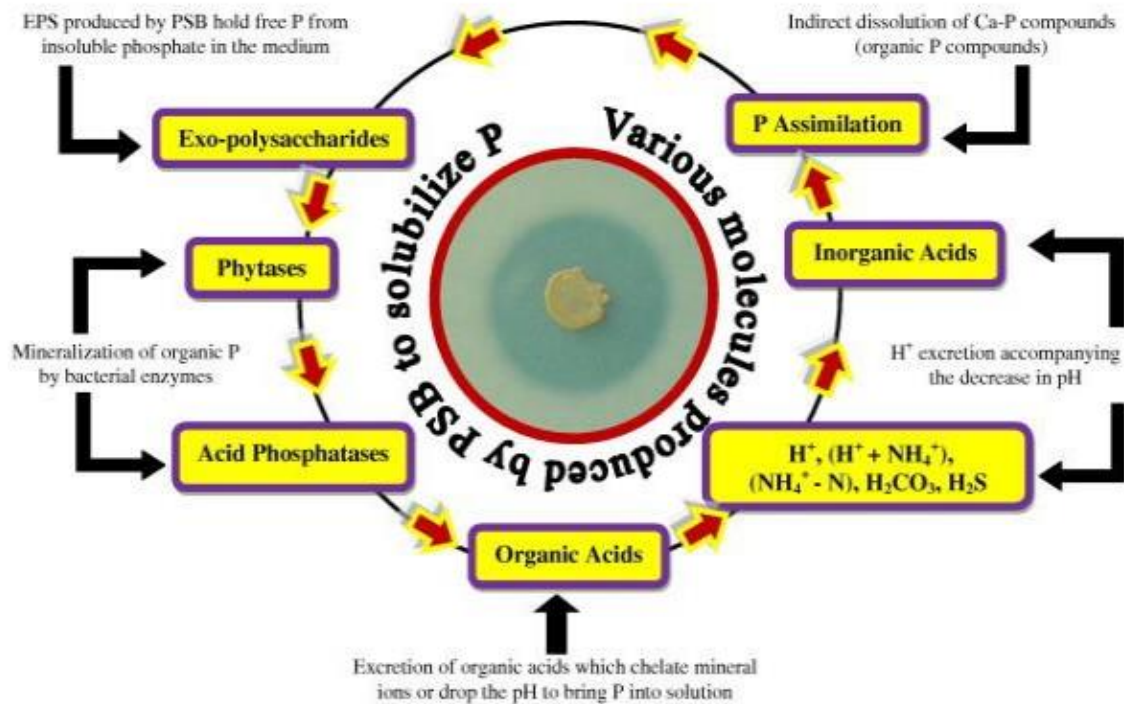


Figure 6: Mécanismes d'action des bactéries solubilisant les phosphates (Khan *et al.*, 2009).

2-2-3- Solubilisation du potassium

Le potassium (K) est un macronutriment essentiel pour la croissance des plantes, les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90% existe sous forme de roches insolubles et de minéraux silicatés. En plus d'augmenter la résistance des plantes aux maladies, aux parasites et aux stress abiotiques, le potassium joue également un rôle important dans l'activation enzymatique, la synthèse protéique et la photosynthèse (Amaresan *et al.*, 2018). Sans potassium adéquat les plantes ont des racines mal développées une faible production de graines, un taux de croissance lent et un rendement inférieur. La capacité de quelques micro-organismes à convertir le potassium insoluble en forme accessible est un trait important des PGPR (Gouda *et al.*, 2018). Le principal mécanisme de solubilisation du potassium de ces bactéries est la production d'acides organiques tels que l'oxalate, le succinate et le citrate (Figueiredo *et al.*, 2016). Les bactéries les plus impliquées dans la solubilisation du potassium sont notamment *Arthrobacter sp.*, *Streptomyces spp*, *pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Klebsilla*, *Erwinia*. *Acidothiobacillus spp*, *Bacillus edaphicus*, *Bacillus mucilaginosus*, *Burkholderia spp.* et *Paenibacillus spp.* (Dos Santos *et al.*, 2020).

2-2-4- Stimulation de germination des grains

Les PGPR peuvent être utilisées comme biofertilisants efficaces pour l'amélioration des rendements des cultures (Bashan *et al.*, 2004) en améliorant les paramètres des rendements notamment le taux de germination des semences tel qu'il a été démontré chez des souches d'*Azospirillum pseudomanaes* et *Azobacter* (Shankat *et al.*, 2006) des souches des *pseudomanes* stimulent la germination de la semence de maïs cultivé dans des sols stérilisés ou non stérilisés sous serre et en plan champ (Gholami *et al.*, 2009). L'effet bénéfique des PGPR sur la germination des semences est aussi remarquable par leur pouvoir de coloniser la rhizosphère contre d'autres bactéries inhibitrices de la germination appelées *rhizobactéries* délétères (DRP) qui sont des saprophytes non pathogènes (Alstiom, 1991).

2-2-5- La production des phytohormones

Plusieurs étapes de la croissance et du développement des plantes telles que l'élongation et la division cellulaires, la différenciation tissulaire, et la dominance apicale sont régulées par des hormones. De nombreuses phytohormones sont produites par les PGPR bien que, le rôle de la biosynthèse de ces phytohormones par ces micro-organismes ne soit pas entièrement expliqué, il est à noter que les mécanismes directs des PGPR sur la croissance des plantes comprennent la production d'hormones telles que les *auxines*, les *cytokinines*, les *acides gibbérelliques* et l'abaissement du taux d'*éthylène* chez la plante (Glick, 1995).

a) Acide salicylique

L'*acide salicylique* a de nombreux rôles dans les systèmes de défense des plantes et il est impliqué dans la signalisation liée à la réponse de la résistance systémique acquise (SAR). En outre, deux souches PGPR, *P. fluorescens* PF4 et *P.* en induisant la production de l'acide salicylique, elles peuvent augmenter la croissance des plantes (Singh *et al.*, 2003).

b) Éthylène

Dans des environnements stressés, l'*éthylène* stimule la sénescence et l'abscission des feuilles et des fruits, inhibe la croissance des plantes (racines) et déclenche la mort cellulaire à proximité de sites d'infection (Bashan, 2005). En pratiques agricoles, il est important de contrôler les niveaux d'*éthylène* souvent en les abaissant de manière à éviter les pertes économiques. Il a été rapporté que les PGPR qui produisent l'enzyme ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) désaminase qui est impliquée dans le catabolisme de la ACC (un précurseur de l'hormone végétale, l'*éthylène*), peut réduire la concentration de ce dernier dans une plante en développement ou stressée, ce qui les protège contre les effets délétères du stress de l'*éthylène*.

et facilitent la formation de racines plus longues (Penrose et Glick, 2003). La même enzyme accroît également d'une manière significative le taux de l'AIA, ce qui favorise la croissance du semis de la tomate (Holguin et Glick, 2003).

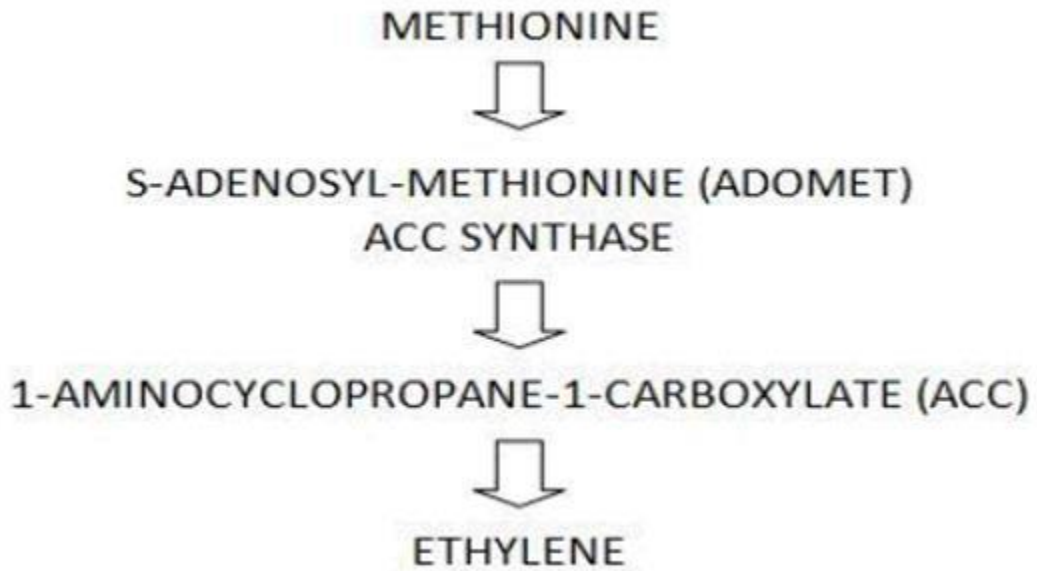


Figure 7: Formation d'éthylène à partir de méthionine (Kundan, et al.,2015).

C) Cytokines

Les *cytokines* sont des *phytohormones* dérivées de l'adénine qui contrôlent la division cellulaire, le cycle cellulaire et stimulent le processus de développement chez les plantes (Srivastava, 2002). La stimulation des cytokines à différents processus de développement ont été décrites comme la régulation de la croissance des racines et de la partie aérienne ainsi que, leur ramification latérale, le contrôle de la dominance apicale de la partie aérienne, le développement des chloroplastes et la sénescence des feuilles (Werner et al., 2001; Oldroyd, 2007). Ont démontré que des souches de *Pseudomonas fluorescens* sont capables d'améliorer la croissance des plantes par la production de substances telles que les cytokines.

d) Gibbérellines

Les gibbérellines, aussi sont des hormones présentes chez pratiquement toutes les plantes et s'expriment dans différentes parties du végétal. Elles sont des acides *diterpenoïdes* qui jouent un rôle important dans l'élongation des tiges et des feuilles des plantes et stimulent la division et l'élongation des cellules. Leur implication peut être durant toutes les phases de croissance des

plantes de la germination à la sénescence (Peter et al., 2003). Plusieurs PGPR stimulent la croissance des plantes par le biais de la production des gibbérellines (Vessey, 2003) notamment les genres les plus connus sont *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* et *Bacillus* (Kuhad et al., 2004).

e) L'auxine

L'auxine est une *phytohormone* indispensable au développement des plantes, le terme d'*auxine* a été étendu à un ensemble de substances naturelles aux propriétés analogues ainsi qu'à des hormones de synthèse. Il agit sur l'élongation et les divisions cellulaires. Ses rôles sont nombreux sur la dominance apicale, la formation des fruits, la floraison, la réponse à l'environnement (lumière, blessures), le développement des organes, et particulièrement des racines et les racines latérales. De nombreuses revues récapitulent les divers rôles de l'*auxine* sur les plantes au vu des multiples rôles et de la complexité de l'action de l'*auxine* sur le développement des plantes (Herrbach, 2013). L'action de l'*auxine* dépend à la fois de sa concentration et du tissu sur lequel elle agit. Selon les plantes une même concentration sur un même organe peut entraîner des conséquences différentes, Ceci implique une régulation très fine en amont et en aval de l'*auxine*. L'action de l'*auxine* est dépendante de sa présence et sa concentration dans la cellule, son transport, sa perception, et la régulation de gènes cibles (Herrbach, 2013).

- **Synthèse et conjugaison des auxines dans les racines :** L'*auxine* se présente souvent sous forme conjuguée en association avec des sucres, des acides aminés ou des protéines, grâce à des liaisons de type ester ou amide. Sous cette forme l'*auxine* est inactive : la conjugaison est donc un mécanisme d'appoint permettant de réguler la concentration l'*auxine* active dans la cellule (Herrbach, 2013).
- **L'acide Indole Acétique :** L'*acide Indole Acétique* (AIA) est l'*auxine* naturelle la plus courante dans le monde végétal. Elle a un effet positif sur la croissance des racines, la prolifération cellulaire et l'absorption des minéraux et des nutriments du sol par la plante. Cette *phytohormone* augmente le taux de développement du xylème et des racines, contrôle les processus de croissance végétative, initie la formation latérale et l'adventice de la racine affecte la photosynthèse, la formation des pigments, la biosynthèse de divers métabolites et la résistance aux conditions stressantes (Vessey, 2003). Diverses espèces bactériennes possèdent la capacité de produire de l'AIA. En fait, 80% de la flore *rhizosphérique* est capable de le produire, cependant, les bactéries à Gram positif sont faiblement productrices. Toutefois, l'amélioration de la croissance des plantes par la

colonisation racinaire avec des espèces de *Bacillus* et *Paenibacillu* productrices d'AIA est bien connue. La biosynthèse de l'AIA est affectée par plusieurs facteurs environnementaux. En particulier, il y a une augmentation de sa production dans des conditions de pH élevé et en présence de plus grandes quantités de tryptophane. L'AIA est généralement produit sous forme de métabolite secondaire par les PGPR en utilisant les substrats riches exsudés par les racines des plantes. L'AIA et ses analogues actifs dans la plupart des plantes sont synthétisés à partir du tryptophane principal précurseur (Bouali, 2001). La biosynthèse de l'AIA par les bactéries implique cinq voies dépendantes du tryptophane : voie de l'indole-3-acétamide, voie de l'acide indole-3-pyruvique, voie de la tryptamine, voie de l'indole-3-acétonitrile et voie de l'oxydase de la chaîne latérale tryptophane, et une voie indépendante (Khan *et al.*, 2014).

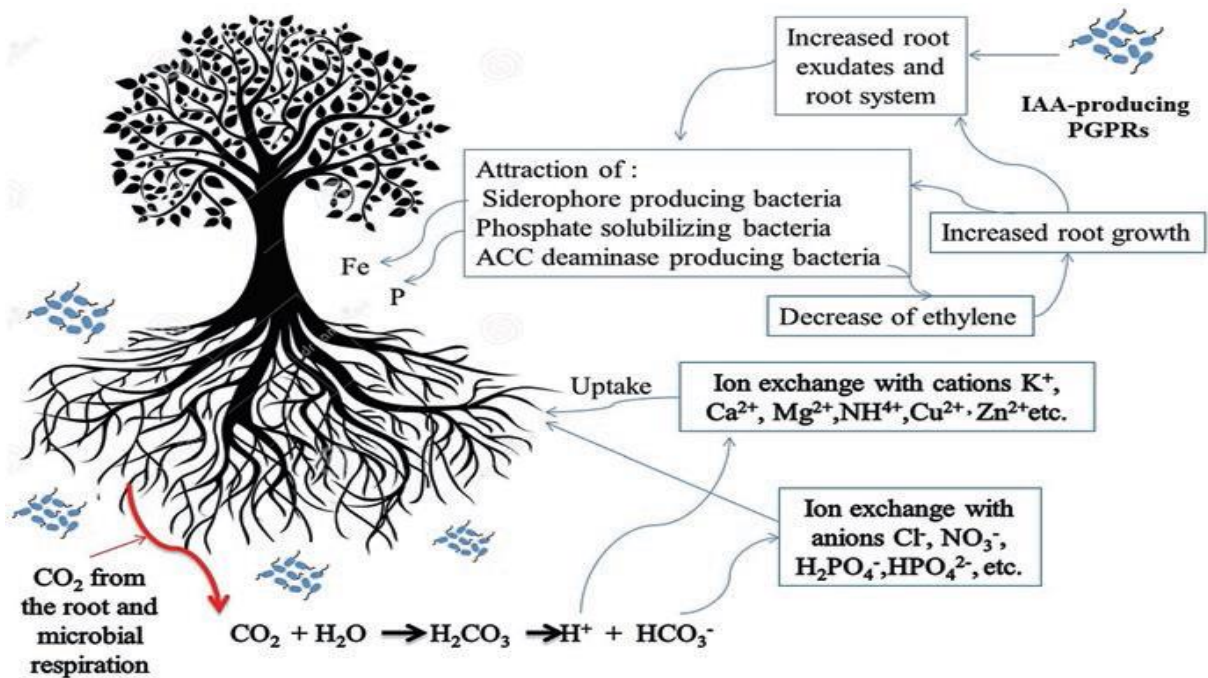


Figure 8: Rôle de l’IAA produit par des PGPR dans la disponibilité des éléments nutritifs (Khan *et al.*, 2009).

CHAPITRE III:

*Application des agents du bio
contrôle dans l'agriculture.*



1- Lutte biologique

On appelle lutte biologique l'ensemble des méthodes qui permettent de se débarrasser des animaux et végétaux nuisibles à l'homme aux animaux domestiques et aux plantes, par l'emploi judicieux de leurs ennemis. Contrairement à la lutte chimique, le but ici n'est pas d'éliminer les ravageurs, mais de limiter l'effectif de leur population en deçà d'un seuil qui reste acceptable (Faurie *et al.*, 2003). La lutte biologique comme la définit Garrett: « toute condition réduisant la survie ou l'activité d'un parasite par l'introduction de tout organisme vivant, l'homme excepté, qui se traduit par une diminution des pertes causées par le parasite ». La National Academy of Science des Etats-Unis d'Amérique donne une définition plus large: « toute action mettant en jeu des organismes en modifiant l'hôte y compris les méthodes culturales qui permettent de diminuer par voie directe ou indirecte, les dommages causés par un parasite » (Corbaz, 1990). La lutte biologique exploite les mécanismes de régulation naturelle des populations reposant sur le potentiel biotique des populations et l'impact des facteurs abiotiques environnementaux. Elle utilise des organismes auxiliaires qui peuvent être des parasitoïdes des prédateurs (insectes, acarien sacariens, nématodes), des pathogènes (virus, bactéries, champignons) ou des compétiteurs microbiens (Bovin *et al.*, 2004). Elle vient s'insérer à l'intérieur du concept de lutte intégrée comme un des moyens de maintenir les populations des ravageurs à un seuil négligeable, donc de réduire voire d'empêcher les dommages causés aux ressources naturelles considérées par l'homme comme nécessaires ou utiles sur le plan alimentaire ou esthétique (Faurie *et al.*, 2003).

Le concept de la lutte biologique a subi une évolution au cours du temps et intègre toutes les formes non chimiques du contrôle des ravageurs des récoltes (Lucas, P *et al.*, 2007). Il permet d'intégrer à l'utilisation des méthodes culturales, défavorisant les ravageurs dès l'utilisation récoltation de méthodes de lutte biologique n'est pas une assurance de production agricole naturelle mais plutôt d'une production moins polluante.

1-1- La lutte biologique par utilisation des micro-organismes

La lutte biologique (Souad, M 2016) précisément par utilisation de micro-organismes est une alternative très prometteuse pour assurer une protection phytosanitaire performante de par l'ubiquité naturelle des agents microbiologiques dans les écosystèmes, leur grande variété, leur dissémination facile, leur spécificité d'action et aussi leur persistance dans l'environnement. Les micro-organismes utilisés en lutte microbiologique appartiennent à plusieurs taxons à savoir les virus, les bactéries, les *micro-champignons*, les *nématodes* et les *protozoaires*. À ce jour, plusieurs milliers de micro-organismes entomopathogènes et pathogènes des mauvaises herbes ont été décrits et plus d'une centaine d'espèces sont utilisées en champs. Les formulations de

biocides à base de micro-organismes deviennent de plus en plus performantes avec des prix compétitifs (Ahmed *et al.*, 1994).

La lutte biologique par utilisation de micro-organismes offre une diversité d'agents de lutte microbiologique, ces micro-organismes appartiennent à plusieurs taxons à savoir les bactéries, les champignons, les levures, les virus et les phages. Les deux premiers sont souvent présents dans le sol et présentent des activités antagonistes. En ce qui concerne les autres embranchements, certaines levures produisent des composés organiques volatiles comme *Galactomycescandidum* dont la production de molécules diffusables entraîne l'inhibition de *Botrytis cinerea* in vitro (Chou J.Y *et al.*, 2018). Les *mycovirus*, qui infectent les champignons, ont démontré une efficacité pour ralentir, voire inhiber la croissance des champignons infectés et permettre ainsi de réduire leur pathogénicité (Chandel S *et al.*, 2016). En 2019, 3 nouveaux bactériophages de la famille des *Podoviridae*, efficaces contre *Ralstonia solanacearum*, ont été découverts. Ils présentent une spécificité vis-à-vis de leur pathogène qui est remarquablement élevée (Biosca E.G *et al.*, 2019).

2- Types des agents du bio contrôle utilisé dans la lutte biologique

2-1- Les macro organismes

Inspirés par les chaînes alimentaires dans la nature, les agriculteurs et les scientifiques ont étudié l'efficacité de l'emploi de macro organismes dans le bio contrôle de leurs proies. Pour une souche invasive pathogène ou ravageur, il apparaît prometteur d'utiliser son prédateur pour limiter ses impacts sur l'agriculture. L'application de *nématophages* par exemple, est une technique efficace pour lutter contre les *nématodes*. Ces macro organismes sont capables de tuer leur cible directement ou indirectement en produisant des toxines (Zhang *et al.*, 2015). Les usages sont fréquemment réservés pour le contrôle des ravageurs en milieu confiné sous serre (lutte contre les aleurodes, pucerons, acariens, thrips ...), plus rarement en grandes cultures (régulation de la pyrale par les trichogrammes). Il existe plusieurs catégories de macro organismes auxiliaires :

Les prédateurs qui dévorent leurs proies de l'extérieur (ex : *coccinelles*) les *parasitoïdes* qui utilisent leurs hôtes pour effectuer une partie de leur développement, les *endoparasites* se nourrissent de leurs proies de l'intérieur (ex: *Trichogramme*), les *exoparasites* de l'extérieur. Les *nématodes entomopathogènes* ou *molluscicides* sont des petits vers qui pénètrent dans leurs hôtes et y libèrent leurs bactéries symbiotiques conduisant à la mort de l'hôte. Les macro organismes sont utilisés dans différentes méthodes de lutte :

- La lutte par acclimatation Soumise à autorisation, cette méthode consiste à introduire de manière permanente un ou des auxiliaires exotiques dans le milieu.
- La lutte par augmentation qui consiste à favoriser le développement de populations d'auxiliaires à court terme via des lâchers.
- La lutte par conservation ayant pour objectif de favoriser l'installation d'auxiliaires indigènes en implantant un milieu favorable (haie, abris, massifs d'arbustes...) pour augmenter la pression sur les ravageurs (intensification des processus de régulation biologiques). C'est un des fondement de l'agro-écologie (François .D *et al.*, 2019).

2-2- Les substances naturelles

L'utilisation de substances produites par des plantes des macros ou microorganismes dans la lutte contre les pathogènes de la plante s'intègre dans le contexte du bio contrôle, ces substances naturelles appartiennent à plusieurs classes et protègent la plante en adoptant différentes stratégies, certaines stimulent les mécanismes de défense de la plante. Elles sont ainsi nommées *éliciteurs* et appartiennent généralement aux classes des *terpènes*, *phénols* ou *alcaloïdes* (Freeman *et al.*, 2008). Elles sont extraites des microbes, des pathogènes ou des cellules végétales subissant leur attaque. La réactivité des plantes vis-à-vis de ces molécules est relativement rapide après leur reconnaissance par les récepteurs membranaires (Philippe O.M *et al.*, 2012). Les résistances locale puis systémique de la plante sont alors activées (Pugin A *et al.*, 2003). Le mécanisme de défense contre les pathogènes potentiels est mis en place, ce qui engendre une réponse rapide en cas d'infection (Jamiołkowska A *et al.*, 2020) D'autres substances peuvent attaquer directement les pathogènes en inhibant leur croissance. L'huile essentielle extraite du théier est riche en plusieurs formes de *terpènes* dont l'activité antibactérienne et antifongique a été prouvée dans diverses études, notamment contre *Xanthomonas vesicatoria*, *Botrytis cinerea*, *Penicillium chrysogenum*, et *Fusarium graminis*. (Wang H *et al.*, 2015). L'un des avantages de l'utilisation des huiles essentielles est le fait qu'elles présentent une multitude de modes d'action ainsi qu'une toxicité faible vis-à-vis des espèces non ciblées (dont l'homme) (Benelli G *et al.*, 2016). En plus des huiles essentielles, des extraits de plantes (comme l'ail et les agrumes) et d'animaux (comme les crustacées) sont naturellement riches en molécules bioactives (allicine, naringine et chitosane respectivement). Leur efficacité contre différents pathogènes a été démontrée à plusieurs reprises in vitro et in vivo y compris contre les champignons du genre *Fusarium*, *Botrytis* et *Rhizoctonia* et les bactéries du genre *Agrobacterium* et *Pseudomonas* (Pastucha. A *et al.*, 2005). Une famille très importante de métabolites secondaires utilisée dans le bio contrôle est la famille des lipopeptides, les caractéristiques de ces molécules seront détaillées dans la section 4.3.3, où sera également

présenté leur mode de production par les bactéries du genre *Bacillus* et leur mode d'action dans la lutte biologique contre les pathogènes. L'utilisation de ces molécules est avantageuse sur plusieurs niveaux. D'un côté les molécules sont relativement stables grâce à leur structure cyclique et l'alternation de configuration L et D des acides aminés (jusqu'à 25 jours dans un sol stérile pour la surfactant) (Ongena. M et Shoda, M *et al.*, 2010). D'un autre côté, leur rémanence dans le sol est suffisante pour conférer aux plantes la protection nécessaire sans pour autant persister longtemps dans le sol Par exemple, au cours d'une expérience en pot l'aturine a été dégradée 17 jours après son ajout dans le sol (Shoda. M *et al.*, 2007).

2-3- Les médiateurs chimiques

Les médiateurs chimiques sont majoritairement utilisés pour la lutte contre les insectes ravageurs. Ils sont constitués principalement par les *phéromones*, les *kairomones* et les *allomones* qui jouent un rôle primordial dans système de communication entre les insectes et avec la plante. Ces médiateurs une fois identifiés qui permettent le suivi des vols et le contrôle des populations d'insectes ravageurs par le piégeage et la méthode de qui permettent le suivi des vols et le contrôle des populations d'insectes ravageurs par le piégeage et la méthode de sexuelle (Freeman, 2008).

a- La confusion sexuelle

Elle repose sur la diffusion de phéromones de synthèse mimant les phéromones sexuelles des insectes ravageurs des cultures de ce fait il est possible de masquer les communications chimiques entre les mâles et les femelles empêchant ainsi leur reproduction et le développement de larves sur les récoltes. Cette technique est particulièrement adaptée en viticulture et en arboriculture (Shoda M *et al.*, 2007).

b- Le piégeage de masse

Il repose également sur un attractif, soit une phéromone soit une autre molécule capable d'attirer spécifiquement une espèce d'insectes dans un piège, une fois emprisonné il sera éliminé par une faible quantité d'insecticide. Ce principe combine à la fois un moyen de bio-contrôle et un vecteur chimique classique. Ces techniques sont relativement « pointues » dans leur mise en œuvre et de plus, en raison du faible nombre de fournisseurs, les coûts restent élevés (Castane .C *et al.*,2011).

3- Application de *Bacillus* et *Trichoderma* dans le bio contrôle

3-1- Le genre *Bacillus*

Ces bactéries appartiennent à la famille des *Bacillaceae* et à l'ordre des Bacillales affilié à l'embranchement des *Firmicutes* (Fritze, D 2004). Ce sont des bactéries à Gram positif, aérobies ou anaérobies facultatives caractérisées par leur capacité à former des endospores en aérobies quand les conditions de croissance ne sont pas favorables. Ces bactéries peuvent se développer dans de nombreuses niches écologiques dans l'environnement (Radhakrishnan, R 2017). Une grande diversité est observée au sein de ce genre, basée sur la morphologie du sporange, la taille des spores, les conditions de développement en termes de pH et température ainsi que leur activité biochimique (Daniel, R et John.B 2015). La souche *B. subtilis* est l'organisme modèle de ce genre elle est utilisée pour les recherches d'ordre génétique et elle est exploitée en agriculture et en fermentation notamment pour son potentiel intéressant en production de molécules d'intérêt comme des bio surfactants des enzymes et des molécules à effet biocide.

3-1-1- Utilisation de *Bacillus* dans le bio contrôle

La bactérie *B. velezensis* constitue une des espèces de *Bacillus* les plus exploitées. L'intérêt porté à cette espèce est lié à son efficacité remarquable contre de nombreux phytopathogènes tels que *Fusarium oxysporum*, *Botrytis cinerea* et *Plasmidiophora brassicae* (Romanazzi, G et Feliziani, E 2014 ; Luo, W et al., 2019 ; Zhu, M et al., 2020). La diversité des modes d'action joue un rôle primordial dans la performance de *Bacillus* pour la protection des plantes. Ils peuvent être divisés en deux groupes selon leur cible : le pathogène ou la plante, la production de molécules variées ayant des activités antagonistes inhibant la croissance et la prolifération des pathogènes ainsi que stimulant les mécanismes de défense et la croissance des plantes constitue la voie essentielle de lutte contre les pathogènes. Ces molécules appartiennent à différentes familles et agissent sur plusieurs niveaux, les plus connues sont les composés organiques volatiles (COV), les bactériocines, les antibiotiques, les *sidérophores*, les *polykétides* et les *lipopeptides* (Rabbee, M et al., 2019).

3-2- Le genre *Trichoderma*

Trichoderma est un ascomycète qui appartient à la famille des *Hypocreaceae*. Il est omniprésent dans le sol et sur les racines et le bois décomposé de la plante (Howell, C.R 2003). C'est un champignon filamenteux qui se reproduit principalement par voie asexuée à travers la formation de *conidiophores* qui produisent des conidies. Sa croissance est relativement rapide et se caractérise par la formation de colonies blanchâtres qui virent par la suite au vert, cette couleur est due aux conidies qui se forment avec la maturation de la colonie (Yedidia. I et al., 1999). *Trichoderma* mène généralement un mode de vie endophyte et se développe sur et

dans les racines des plantes, notamment dans l'épiderme et le cortex des racines. Au début des années 1930, l'efficacité de *Trichoderma* comme agent de bio contrôle a été mise en évidence avec la découverte de l'activité antagoniste de *T. lignorum* contre deux pathogènes du genre *Sclerotium* et *Rhizoctonia* (Elad, Y 2000).

3-2-1- Utilisation de *Trichoderma* dans le bio controle

Un grand nombre d'études a reporté l'activité antifongique des souches de *Trichoderma* contre les pathogènes du sol dont *F. oxysporum*, *Sclerotinium* et les pathogènes responsables de certaines maladies de la vigne (Hirpara,D *et al.*, 2017 ;Úrbez-Torres, J *et al.*,2020). Comme dans le cas de *Bacillus*, *Trichoderma* possède plusieurs modes d'action différents pour la lutte contre les phytopathogènes fongiques. La première activité antifongique de *Trichoderma*, décrite par Weindling (1934), a été expliquée par sa capacité à parasiter les champignons pathogènes avec ou sans production de molécules à effet fongicide. Ensuite, plusieurs études ont montré des modes d'action supplémentaires tels que la production de métabolites antifongiques la compétition avec les pathogènes pour l'espace et les nutriments, la stimulation des défenses des plantes ainsi que la promotion de leur croissance. Ces modes d'action variés sont avantageux dans l'optique de diminuer les risques d'apparition d'une résistance chez les pathogènes, ainsi que le risque de multiplication du nombre d'organismes ciblés.

Microorganisme	<i>Bacillus velezensis</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
Stimulation des défenses naturelles	Activation des défenses locales : accumulation des ROS Propagation de la RSI dans la plante Surexpression des gènes de LOX et PAL Activation des voies de l'AJ, AS et ET	
	Accumulation des composés phénoliques et d'enzymes antioxydantes Induction des gènes impliqués dans la biosynthèse de chitinase, glucanase, peroxydase et cellulase	
Stimulation de croissance	Décontamination du sol	
	Production de COV Régulation de la production de phytohormones Acquisition des nutriments par les sidérophores	
Production de biocides	COV Amylolysine Macrolactine Difficidine Bacillaene Chlorotétaine Surfactine Fengycine Iturine	COV 6PP Harzianopyridone Acide harzianique Harzianolide Peptaibols
Production d'enzymes	Chitinase Glucanase Protéase	
Compétition pour les nutriments	Sidérophore : bacillibactine	Sidérophore : acide harzianique Solubilisation des nutriments

Figure 9: Les différents modes d'action employés par *Bacillus* et *Trichoderma* dans le bio contrôle (Fifani,B. 2021).

Tableau1: Bio contrôle des phytopathogènes fongique sur les plantes grâce à l'application des PGPR (varma.A, 2015).

plante	Agent pathogène des plantes	Agent de biocontrôle	Mode d' action	référence
Launaca nudicaulis (Blod-leaf Launaea)	<i>Macrophomina phaseolina</i> , <i>solanie et Fusarium</i>	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Sidérophores , HCN , diacétyl phloroglucinol , activité chitinase . production d' enzymes lytiques	Mansour <i>et al.</i> , 2007
Beta vulgaris (sucrebetterra ve à sucre)	<i>Thielaviopsis basicola</i>	<i>Pseudomonas sp</i> . <i>Pseudomonas fluorescens</i> (CHAO) <i>Production de Pseudomonas fluorescens</i>	,diacétyl, phloroglucinol ,pyrrolnitrin production	Shanahn <i>et al.</i> , 1992
Cynara cardunculus L. (cardon)	<i>Alternaria tenuissima</i>	<i>Isolats de Pseudomonas fluorescens</i> (Q16 , B25 et PS2	Les phénazines productrices sont les métabolites secondaires , les sidérophores , IAA . HCN	Jošić, <i>et al</i> , 2012
Persea americana Mill (avocat)	<i>Rosellinia necatrix</i>	<i>Pseudomonas chlororaphis PCL1606 et Bacillus subtilis CB115</i>	Diacétyl phloroglucinol , pyrrolnitrine . sidérophores , kanosamine	González , Sáncheza <i>et al.</i> , 2013
Topinambour (infarctus)	<i>Aspergillus tamari</i> (M10) , <i>Fusarium solani</i> (M9) et <i>Aspergillus fumigatus</i> (M2)	<i>Pseudomonas spp. souche JK2</i>	Pyolutéorine , pyrrolnitrine . 2,4-diacétylphloroglucinol et HCN	Jina <i>et al.</i> , 2013

Cupressus sempervirens (cyprès Italien)	<i>Seiridium cardinale</i>	<i>Pseudomonas chlororaphis subsp. aureofaciens souche M71</i>	Production d'acide phénazine - 1 - carboxylique , HCN , activité chitinase	Raioia et al., 2011
Jatropha curcas L. (Noix de la Barbade , Noix de vomé noire)	<i>Fusarium oxysporum Macrophomina phaseolina , Aspergillus versicolor et Aspergillus nidulans</i>	<i>Pseudomonas putida MSCL Pseudomonas pseudoalcaligenes MSC4</i>	Production d'antibiotiques - pyolutéorine , pyrrolnitrine , 2,4 - diacétylphloroglucinol et sidérophores HCN	Saraf et al., 2013
Panax quinquefolius (panax ginseng)	<i>Fusarium incarnatum cf.</i>	<i>Bacillus Species</i>	Pyrrolnitrine , HCN , sidérophores , activité	Song et al., 2014
Coffea arabica L et Coffea robusta L (café)	<i>Hemileia vastatrix berk</i>	<i>Bacillus lentimorbus Dutky et Bacillus cereus Frank</i>	Pyrrolnitrin , HC , sidérophores , activité antifongique	Shiomi et al., 2006

CHAPITRE IV:

*Commercialisation des agents de bio
contrôle, inconvénients*



1- Marché mondial de bio contrôle

Le marché mondial du bio contrôle était estimé à 1,2 milliards d'euros en 2012, soit environ 3% du marché de l'agrochimie qui a représenté environ à 40 milliards d'euros à l'horizon 2020, le bio contrôle pourrait prendre 10% du marché mondial de la protection des plantes sur la base d'une hypothèse de croissance annuelle moyenne de 15% du marché du bio contrôle (Shama .A *et al.*, 2014) et de 5,5 % de celui de la protection chimique (variable de 2 à 10 % selon les régions du monde).

En 2016, le marché du bio contrôle s'élève en France à 110 M€, soit près de 5 % du marché de la protection des plantes en France. (Kimki.H *et al.*, 2017). Cette activité bio contrôle se répartit ainsi entre les quatre familles de produits de bio contrôle :

- 57 % du chiffre d'affaires en produits de bio contrôle à base de substances naturelles (la valeur de ce segment a augmenté de 33 % entre 2015 et 2016) ;
- 18 % de médiateurs chimiques (+ 14 %) ;
- 15 % de macro-organismes (+ 12 %) ;
- 10 % de micro-organismes (+ 29 %).



Figure 10: le marché des bios pesticides au niveau mondial en 2014(Tang.D, 2016).

Tableau 1: bio pesticides dans le monde (Tang.D, 2016).

Pays	Ventes des bios pesticides	Croissance prévue	Nombre de bios pesticides
Europe	741 millions d'euros (830 million de dollars) 4.5% du marché de la protection des cultures	893 million d'euros (1 milliard de dollars) en 2006	200 produits de bio control, et 104 substances actives homologuées comme bio pesticides
Asie et Australie	758 million de dollars	1 million de dollars 2020	Moins de produit en Australie, et 110 substances approuvées pour 3663 produit en chine
Etats-Unis	627 million de dollars en 2014 5.4% du marché de la protection des cultures	14%	430 bios pesticides autorisés et 1320 produits disponibles pour l'agriculture américaine
Brésil	113 million de dollars en 2003 1% du marché de la production de plan ts	10% en 2003 (2 milliard de dollars	39 produits autorisés
Inde	109 million de dollars		Moins de 35 produits
Canada	60 million de dollars en 2014 3.6% du du marché de la protection des cultures	14.7% entre 2014 et 2020	226 dont la moitié pour lutter contre les insectes
Japon	5.039 million de yens 1.4% du marché des pesticides		75 substances actives homologuées récemment

Le bio contrôle (Nicolas. K et Jean. M 2019) a représenté en 2019, 11 % du marché de la protection des plantes selon IBMA France, l'association française des entreprises de produits de bio contrôle. Le chiffre d'affaires de ces produits s'établit à 217 M€ soit une hausse de 8,5 % par rapport à 2018, IBMA vise 30 % du marché en 2030.

2- Freins du marché du bio contrôle

2-1- La barrière réglementaire

Les procédures qui ont été créées pour l'homologation des produits chimiques sont longues et très coûteuses. Le processus est complexe selon la classe de produit et notamment selon le type de substance (GRAB, 2015). La matière active doit être approuvée à l'échelle européenne puis obtenir une Autorisation de Mise sur le Marché (AMM) dans l'état membre en question.

La procédure de recherche à la mise sur le marché peut prendre de 8 à 10 ans et coûte plusieurs millions d'euros (notamment l'étude de toxicité). Ainsi, rares sont les petites et moyennes entreprises pouvant financer ces procédures qui devraient donc être plus adaptées au bio contrôle et à tous ses acteurs. L'objectif de l'Union Européenne est de faciliter et d'adapter la réglementation à ce nouveau secteur que sont les produits bio contrôlés car aujourd'hui la réglementation représente une des principales barrières à l'émergence de nouveaux produits sur le marché. (Constant, 2013).

2-2- Doutes sur l'efficacité

L'efficacité technique est un préalable à l'efficacité économique, qui est également une condition nécessaire pour la durabilité. En effet, pour promouvoir les produits de bio contrôle auprès des viticulteurs, leur efficacité technique doit être démontrée et comparée aux autres systèmes de production (Jolly-Breithaupt, M *et al.*, 2016).

Les produits de bio contrôle doivent être considérés comme des outils faisant partie de méthodes intégrées qui utilisées au bon moment et dans des bonnes conditions, fournissent un résultat satisfaisant.

En effet, l'efficacité des produits de bio contrôle repose sur de nombreux facteurs : la disponibilité de souches localement adaptées, les outils d'aide à la décision, l'heure d'application, les interactions avec les produits chimiques, les techniques d'application, les caractéristiques du cultivar ou de l'hôte, les conditions environnementales et climatiques et les caractéristiques de l'organisme cible (Blum et Mugnai, 2010).

Il faut que les viticulteurs soient convaincus dans leurs champs que le produit fonctionne. Ceci peut-être lié à un manque de formation et d'informations sur les méthodes d'application du produit. Étant donné qu'il s'agit d'un secteur encore jeune, d'une nouvelle approche il faut convaincre de l'efficacité du produit.

De manière générale, si l'efficacité du produit est "moyenne", c'est-à-dire inférieure aux produits classiques cela reste acceptable pour l'utilisateur. Mais ce critère est assez subjectif et non abordé de la même manière selon le viticulteur. Le niveau d'efficacité réel doit cependant

être précisé avant commercialisation afin d'éviter des promesses dommageables pour l'utilisateur.

De plus, les produits de bio contrôle doivent souvent être utilisés en complément d'autres produits pour être efficaces. C'est par exemple le cas pour la technique de confusion sexuelle qui n'est pas suffisante et doit être complétée par des traitements insecticides chimiques ou/et à base du virus de la granulosa. Ainsi, il est important de multiplier l'aspect expérimental et les démonstrations avec l'appui d'institutions techniques pour la promotion de ces produits. Une étude montre d'ailleurs que l'efficacité est nettement diminuée lors du passage laboratoire/champs pour les produits de bio contrôle contrairement aux produits phytosanitaires. En effet, sur 157 espèces dans le champ seulement 58 démontrent la réussite de la lutte via le bio contrôle contre plus de 100 en laboratoire (Nicot *et al.*, 2012).

2-3- Coût élevé

A l'heure actuelle les produits de bio contrôle sont plus onéreux que ceux utilisés en viticulture conventionnelle. Ce coût est un réel frein au développement des bio contrôles dans les filières agricoles notamment celles à haute valeur ajoutée. Le coût d'un traitement avec *Bacillusthuringiensis* est de l'ordre de 25 à 30€/ha (Deravel *et al.*, 2014). Quant au *Saccharopolyspora spinosa* (*Spinosa*) le coût oscille autour de 36€/a.

Une politique de soutien à la filière des bio contrôles en encourageant financièrement les viticulteurs qui réduisent leur empreinte écologique en utilisant des produits de bio contrôle à la place des pesticides classiques a été proposé (Freund, 2013). Cette mesure incitative pourrait ainsi fortement augmenter les ventes de ces produits mais une mise en place d'une telle politique se heurtera sans doute au refus et à la colère des firmes phytopharmaceutiques dont l'unique production est des pesticides classiques.

3- Inconvénients du bio contrôle

Les agents de bio contrôle peuvent présenter quelques inconvénients par exemple, certains BCAs fongiques comme *Trichoderma viride* et *Gliocladium catenulatum* produisent respectivement de l'*alamethycine* et de l'*antiamoebine* dont la toxicité pour les humains ainsi que pour d'autres animaux a été prouvée (Altomare C *et al.*, 2006). C'est le cas aussi pour *Bacillus thuringiensis* qui produit des *hémolysines* et des *entérotoxines* qui sont toxiques pour les cellules de mammifères et qui causent des effets indésirables chez les humains, y compris des nausées et des diarrhées (Ghelardi, E *et al.*, 2014). Par ailleurs dans certains cas, l'action des BCAs peut ne pas être limitée au pathogène et risque de modifier la composition de l'écosystème. Parmi les bios pesticides testés l'*azadirachtine* inhibiteur de *Glomus et unicum* a entraîné une modification de la composition en *mycorhizes* du sol. Dans les mêmes conditions

d'application, le fongicide chimique de type *carbendazime* a inhibé la croissance de la totalité de la communauté *mycorhizienne* (Karpouzas, D.G *et al.*, 2012).

Enfin, l'application de microorganismes, qui sont des entités vivantes, relève de plusieurs défis quant au contrôle de leur développement après l'application, à leur activité fortement dépendante des conditions climatiques et à leur durée de vie variable. En plus de ces inconvénients d'ordre biologique ces produits présentent parfois un coût de production plus élevé qu'un pesticide de synthèse.

Conclusion

Conclusion

Les bactéries bénéfiques à la plante « Plant Growth Promoting Rhizobacteria », jouent un rôle primordial dans le maintien de la bonne santé de la plante, elles interagissent avec les racines des plantes et peuvent les coloniser, favoriser leur développement, et leur conférer une protection contre les pathogènes via différents mécanismes phytobénéfiques (production de phytohormones, fixation non symbiotique de l'azote, antibiotiques, etc...). Ces bactéries pourront être très intéressantes pour l'utilisation dans l'agriculture comme bio pesticides dans la bio remédiation. Les pesticides chimiques sont des polluants les plus dangereux de l'environnement et des sols l'utilisation répétée de ces pesticides conduit finalement à la destruction de leur fertilité, à la pollution et à empoisonnement aigu, ainsi que la mort de nombreux organismes bénéfiques et à la destruction de la biodiversité qui comprend toutes les formes d'organismes vivants (Basu, A *et al.*, 2021). Donc pour éviter ces dangers l'utilisation du PGPR est la solution la plus appropriée à ces problèmes environnementaux, car il forme des symbiotes associatifs avec les plantes et ce dernier inhibe la croissance des agents pathogènes en sécrétant des antibiotiques, des toxines, des bio-tensioactifs et des enzymes dégradant les parois cellulaires. Il contrôle un degré élevé de maladies des plantes, parce qu'il est sans danger pour l'environnement et non toxique pour le sol. Le bio contrôle est une méthode très efficace l'action du PGPR pour supprimer les maladies transmises par le sol des plantes cultivées. Où l'utilisation des produits de bio contrôle diffère de l'utilisation de pesticides conventionnels en effet, ils sont souvent utilisés plus préventivement que curativement en cas d'infection légère à modérée. Souvent leur association avec un pesticide conventionnel est la formule gagnante donc ces produits auront suffisamment maîtrisé le ravageur ou la maladie au cours de la saison pour que la quantité et la fréquence d'application des pesticides chimiques soient fortement réduites (Freund, P, 2013).

Ainsi, les agents de lutte biologique peuvent interférer dans différentes stratégies de gestion des cultures et également nous garantir une amélioration de la qualité du sol agricole et du produit (Zhang, M, 2022).

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Adesemoye, A. O., & Egamberdieva, D. (2013). Beneficial effects of plant growth-promoting rhizobacteria on improved crop production: prospects for developing economies. In *Bacteria in agrobiolgy: Crop productivity* (pp. 45-63). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Adesemoye, A. O., Torbert, H. A., & Kloepper, J. W. (2008). Enhanced plant nutrient use efficiency with PGPR and AMF in an integrated nutrient management system. *Canadian journal of microbiology*, 54(10), 876-886.
- Ahmed, S. A., Gogal Jr, R. M., & Walsh, J. E. (1994). A new rapid and simple non-radioactive assay to monitor and determine the proliferation of lymphocytes: an alternative to [3H] thymidine incorporation assay. *Journal of immunological methods*, 170(2), 211-224
- Almaghrabi, O. A., Massoud, S. I., & Abdelmoneim, T. S. (2013). Influence of inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on tomato plant growth and nematode reproduction under greenhouse conditions. *Saudi journal of biological sciences*, 20(1), 57-61.
- ALSTOM, R., & Masson, E., Cotelle, P. (2008). Simulation de la propagation des ondes radioélectriques dans des tunnels à section voûtée pour des applications métro et ferroviaire. *Communiquer, naviguer, surveiller*, 21.
- Altomare, C. & Favilla, M., Macchia, L., Gallo, A. (2006). Toxicity assessment of metabolites of fungal biocontrol agents using two different (*Artemia salina* and *Daphnia magna*) invertebrate bioassays. *Food and Chemical Toxicology*, 44(11), 1922-1931.
- Amaresan, N., Kumar, K., Naik, J. H., Bapatla, K. G., & Mishra, R. K. (2018). Streptomyces in plant growth promotion: Mechanisms and role. In *New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering* (pp. 125-135). Elsevier.
- Anjaiah, V., Koedam, N., Nowak-Thompson, B., Loper, J. E., Höfte, M., Tambong, J. T., & Cornelis, P. (1998). Involvement of phenazines and anthranilate in the antagonism of *Pseudomonas aeruginosa* PNA1 and Tn 5 derivatives toward *Fusarium* spp. and *Pythium* spp. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11(9), 847-854.
- Anton.E.Valouev, A., Johnson, D. S., Sundquist, A., Medina, C., Batzoglou, S., ... & Sidow, A. (2008). Genome-wide analysis of transcription factor binding sites based on ChIP-Seq data. *Nature methods*, 5(9), 829-834.
- Antoun, H., & Prévost, D. (2005). Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In *PGPR: biocontrol and biofertilization* (pp. 1-38). Springer, Dordrecht.

- Antoun, H., & Prévost, D. (2005). Ecology of plant growth promoting rhizobacteria. In PGPR: biocontrol and biofertilization (pp. 1-38). Springer, Dordrecht.
- Anwar, S., & Anwar, A. (2016). Infertility: A review on causes, treatment and management. *Womens Health Gynecol*, 5, 2-5.
- Audrain, B., Farag, M. A., Ryu, C. M., & Ghigo, J. M. (2015). Role of bacterial volatile compounds in bacterial biology. *FEMS Microbiology reviews*, 39(2), 222-233.
- 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, 549-579.
- Barazani, O., & Friedman, J. (2001). Allelopathic bacteria and their impact on higher plants. *Critical reviews in microbiology*, 27(1), 41-55.
- Barea, J. M., Pozo, M. J., Azcon, R., & Azcon-Aguilar, C. (2005). Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of experimental botany*, 56(417), 1761-1778.
- 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. (2005). Plant growth-promoting. *Encyclopedia of soils in the environment*, 1, 103-115.
- Bashan, Y., Holguin, G., & De-Bashan, L. E. (2004). *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Canadian journal of microbiology*, 50(8), 521-577.
- Bashan, Y., Holguin, G., & De-Bashan, L. E. (2004). *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Canadian journal of microbiology*, 50(8), 521-577.
- 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.
- Benelli, G., & Mehlhorn, H. (2016). Declining malaria, rising of dengue and Zika virus: insights for mosquito vector control. *Parasitology research*, 115(5), 1747-1754.
- Biosca, E. G. & Álvarez, B., López, M. M. (2019). Biocontrol of the major plant pathogen *Ralstonia solanacearum* in irrigation water and host plants by novel waterborne lytic bacteriophages. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2813.
- Blum, B. & Mugnai (2010). Pesticide use in viticulture, available data on current practices and innovations, bottlenecks and need for research. *Deliverable DR1*, 23, 14.

- Bneduzi, Rover, R. (2012) EFEKTIFITAS RHIZOBAKTERI ASAL PULAU SUMATERA UNTUK MENINGKATKAN PERTUMBUHAN TANAMAN KELAPA SAWIT (*Elaeis guineensis* Jacq.) (Doctoral dissertation, Universitas Andalas).
- Bovin, L. F., Rieneck, K., Workman, C., Nielsen, H., Sørensen, S. F., Skjødt, H., ... & Bendtzen, K. (2004). Blood cell gene expression profiling in rheumatoid arthritis: discriminative genes and effect of rheumatoid factor. *Immunology letters*, 93(2-3), 217-226.
- Bull, I. D., Lockheart, M. J., Elhmmali, M. M., Roberts, D. J., & Evershed, R. P. (2002). The origin of faeces by means of biomarker detection. *Environment international*, 27(8), 647-654.
- Campbell, R., & Greaves, M. P. (1990). Anatomy and community structure of the rhizosphere. *The rhizosphere.*, 11-34.
- Carlotti, A., & Funke, G. (2020). Rapid distinction of *Brevibacterium* species by restriction analysis of rDNA generated by polymerase chain reaction. *Systematic and applied microbiology*, 17(3), 380-386.
- Castane, C., Arnó, J., Gabarra, R., & Alomar, O. (2011). Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. *Biological control*, 59(1), 22-29.
- Chandel, S. S., Shrivastva, R., Sharma, V., & Ramasamy, P. (2016). Overview of the initiatives in renewable energy sector under the national action plan on climate change in India. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 54, 866-873.
- Chandrasekhar, A. G., & Jackson, M. O. (2014). Tractable and consistent random graph models (No. w20276). National Bureau of Economic Research.
- Chen, K. G., Valencia, J. C., Gillet, J. P., Hearing, V. J., & Gottesman, M. M. (2009). Involvement of ABC transporters in melanogenesis and the development of multidrug resistance of melanoma. *Pigment cell & melanoma research*, 22(6), 740-749.
- Cherif, M.,Mebirouk-Boudechiche, L., Boudechiche, L., & Sammar, F. (2014). Teneurs en composés primaires et secondaires des feuilles d'arbustes fourragers de la région humide d'Algérie. *Revue Méd. Vét*, 165(11), 344-352.
- Chet, I., & Inbar, J. (1994). Biological control of fungal pathogens. *Applied biochemistry and biotechnology*, 48(1), 37-43.
- Chou, J. Y., D'Eath, R. B., Sandercock, D. A., Waran, N., Haigh, A., & O'Driscoll, K. (2018). Use of different wood types as environmental enrichment to manage tail biting in docked pigs in a commercial fully-slatted system. *Livestock Science*, 213, 19-27.

- Chung ., Boucher, Y., Duda, D. G., Di Tomaso, E., Munn, L. L., Tong, R. T., ... & Lauwers, G. Y. (2005). Surrogate markers for antiangiogenic therapy and dose-limiting toxicities for bevacizumab with radiation and chemotherapy: Continued experience of a phase I trial in rectal cancer patients [18]. *Journal of Clinical Oncology*, 23(31), 8136-8139.
- Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Clément, C., & Barka, E. A. (2005). Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and environmental microbiology*, 71(9), 4951-4959.
- Constant, B. (2013). *Des réactions politiques*. Presses Électroniques de France.
- Corbaz, R. (1990). *Principes de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes*. PPUR presses polytechniques.
- Daniel, J. B ,Alli, O. A. T., Ogbolu, D. O., Shittu, A. O., Okorie, A. N., Akinola, J. O.(2015). Association of virulence genes with *mecA* gene in *Staphylococcus aureus* isolates from Tertiary Hospitals in Nigeria. *Indian Journal of Pathology and Microbiology*, 58(4), 464.
- Deravel, J., Lemièrre, S., Coutte, F., Krier, F., Van Hese, N., Béchet, M., ... & Jacques, P. (2014). Mycosubtilin and surfactin are efficient, low ecotoxicity molecules for the biocontrol of lettuce downy mildew. *Applied microbiology and biotechnology*, 98(14), 6255-6264.
- Dessaux, Y, Grandclément, C., Tannières, M., Moréra, S, & Faure, D. (2016). Quorum quenching: role in nature and applied developments. *FEMS microbiology reviews*, 40(1), 86-116.
- Dos Santos, J. A., Normando, A. G. C., da Silva, R. L. C., De Paula, R. M., Cembranel, A. C., Santos-Silva, A. R., & Guerra, E. N. S. (2020). Oral mucosal lesions in a COVID-19 patient: New signs or secondary manifestations?. *International Journal of Infectious Diseases*, 97, 326-328.
- Dunne, T., Mertes, L. A., Meade, R. H., Richey, J. E., & Forsberg, B. R. (1998). Exchanges of sediment between the flood plain and channel of the Amazon River in Brazil. *Geological Society of America- Bulletin*, 110(4), 450-467.
- Dwivedi, D., & Johri, B. N. (2003). Antifungals from fluorescent pseudomonads: biosynthesis and regulation. *Current Science*, 1693-1703.
- Elad, Y. (2000). Biological control of foliar pathogens by means of *Trichoderma harzianum* and potential modes of action. *Crop protection*, 19(8-10), 709-714.

- Faurie, C., Golzio, M., Moller, P., Teissié, J., & Rols, M. P. (2003). Cell and animal imaging of electrically mediated gene transfer. *DNA and cell biology*, 22(12), 777-783.
- Fifani, B. (2021). Développement de stratégies de coculture favorisant l'amensalisme ou la coopération entre les agents de biocontrôle *Bacillus velezensis* et *Trichoderma harzianum* (Doctoral dissertation, Université de Lille; Université de Liège).
- Figueiredo, D. D., Batista, R. A., Roszak, P. J., Hennig, L., & Köhler, C. (2016). Auxin production in the endosperm drives seed coat development in *Arabidopsis*. *Elife*, 5, e20542.
- Franco-Correa, M., & Chavarro-Anzola, V. (2016). Actinobacteria as plant growth promoting rhizobacteria. *Actinobacteria-basis and biotechnological application*, 249-270
- Francois, D.Marie-Etancelin, C, Weisbecker, J. L., Marcon, D., Moreno-Romieux, C., Bouvier, F., & Tortereau, F. (2019). Detailed genetic analysis of feeding behaviour in Romane lambs and links with residual feed intake. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 136(3), 174-182
- Frankowski, J., Lorito, M., Scala, F., Schmid, R., Berg, G., & Bahl, H. (2001). Purification and properties of two chitinolytic enzymes of *Serratia plymuthica* HRO-C48. *Archives of microbiology*, 176(6), 421-426.
- Freeman, C. (2008). *Systems of innovation*. Books.
- Freeman, D., Pugh, K., & Garety, P. (2008). Jumping to conclusions and paranoid ideation in the general population. *Schizophrenia research*, 102(1-3), 254-260
- Freund, (2013). *Boosting: Foundations and algorithms*. Kyber
- Freund, P., Weiskopf, N., Ashburner, J., Wolf, K., Sutter, R., Altmann, D. R., ... & Curt, A. (2013). MRI investigation of the sensorimotor cortex and the corticospinal tract after acute spinal cord injury: a prospective longitudinal study. *The Lancet Neurology*, 12(9), 873-881.
- Fridlender, M., Inbar, J., & Chet, I. (1993). Biological control of soilborne plant pathogens by a β -1, 3 glucanase-producing *Pseudomonas cepacia*. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(9), 1211-1221.
- Fritze, D. (2004). Taxonomy of the genus *Bacillus* and related genera: the aerobic endospore-forming bacteria. *Phytopathology*, 94(11), 1245-1248.
- Garrity, D., Call, M. E., Feng, J., & Wucherpennig, K. W. (2005). The activating NKG2D receptor assembles in the membrane with two signaling dimers into a hexameric structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(21), 7641-7646.

- Ghelardi, E., Celandroni, F., Gueye, S. A., Salvetti, S., Senesi, S., Bulgheroni, A., & Mailland, F. (2014). Potential of ergosterol synthesis inhibitors to cause resistance or cross-resistance in *Trichophyton rubrum*. *Antimicrobial agents and chemotherapy*, 58(5), 2825-2829.
- Gholami, A., Shahsavani, S., & Nezarat, S. (2009). The effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on germination, seedling growth and yield of maize. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*, 3(1), 9-14.
- Glick, B. R. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian journal of microbiology*, 41(2), 109-117.
- González-Aguirrea, A. J., Casanova-Sánchez, I. E., Vilatobá-Chapab, M., Contreras-Saldivar, A., Castro-Narro, G., García-Juárez, I., & David, F. (2013). Carcinoma hepatocelular: diagnóstico y tratamiento. *Gaceta Mexicana de Oncología*, 12(5), 334-343.
- Gopalakrishnan, S., Sathya, A., Vijayabharathi, R., Varshney, R. K., Gowda, C. L., & Krishnamurthy, L. (2015). Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities. *3 Biotech*, 5(4), 355-377.
- Gouda, A. I., Toko Imorou, I., Salami, S. D., Richert, M., Scippo, M. L., Kestemont, P., & Schiffers, B. (2018). Pratiques phytosanitaires et niveau d'exposition aux pesticides des producteurs de coton du nord du Bénin. *Cahiers Agricultures*, 27.
- Gouda, A. I., Toko Imorou, I., Salami, S. D., Richert, M., Scippo, M. L., Kestemont, P., & Schiffers, B. (2018). Pratiques phytosanitaires et niveau d'exposition aux pesticides des producteurs de coton du nord du Bénin. *Cahiers Agricultures*, 27.
- Grab (2015). Landscapes and landforms of South Africa—an overview. *Landscapes and landforms of South Africa*, 1-9.
- 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.
- 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.
- 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.

- Gupta, R. D., & Kundu, D. (2001). Exponentiated exponential family: an alternative to gamma and Weibull distributions. *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences*, 43(1), 117-130.
- Henriksen, E., Schwab, K., A., Worlock, J. M., & Roukes, M. L. (2000). Measurement of the quantum of thermal conductance. *Nature*, 404(6781), 974-977.
- Herrbach, E., Sauvion, N., Boudon-Padieu, E., Lett, J. M., Reynaud, B., & Sforza, R. (2013). Une relation trophique originale: la vexion entomophile d'agents pathogènes. *Des Insectes et des Plantes*, 1-24.
- Hirpara, D. G., Gajera, H. P., Hirpara, H. Z., & Golakiya, B. A. (2017). Antipathy of *Trichoderma* against *Sclerotium rolfsii* Sacc.: evaluation of cell wall-degrading enzymatic activities and molecular diversity analysis of antagonists. *Microbial Physiology*, 27(1), 22-28.
- Holguin, G., & Glick, B. R. (2003). Transformation of *Azospirillum brasilense* Cd with an ACC deaminase gene from *Enterobacter cloacae* UW4 fused to the Tet r gene promoter improves its fitness and plant growth promoting ability. *Microbial ecology*, 46(1), 122-133.
- Howell, C. R. (2003). Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts. *Plant disease*, 87(1), 4-10.
- Htwe, A. Z., Moh, S. M., Soe, K. M., Moe, K., & Yamakawa, T. (2019). Effects of biofertilizer produced from *Bradyrhizobium* and *Streptomyces griseoflavus* on plant growth, nodulation, nitrogen fixation, nutrient uptake, and seed yield of mung bean, cowpea, and soybean. *Agronomy*, 9(2), 77.
- Hugenholtz, P. (2002). Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome biology*, 3(2), 1-8.
- Jamiołkowska, A. (2020). Natural compounds as elicitors of plant resistance against diseases and new biocontrol strategies. *Agronomy*, 10(2), 173.
- Jayaprakashvel, M., & Mathivanan, N. (2011). Management of plant diseases by microbial metabolites. In *Bacteria in agrobiolgy: plant nutrient management* (pp. 237-265). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Jina, R., & Thomas, L. S. (2013). Health consequences of sexual violence against women. *Best Practice & Research Clinical Obstetrics & Gynaecology*, 27(1), 15-26.
- Jošić, D., Protolipac, K., Starović, M., Stojanović, S., Pavlović, S., Miladinović, M., & Radović, S. (2012). Phenazines producing *Pseudomonas* isolates decrease *Alternaria*

- tenuissima growth, pathogenicity and disease incidence on cardoon. Archives of Biological Sciences, 64(4), 1495-1503.
- Jourdan, S. (2008). Un cas aporétique de gentrification: la ville de Marseille. Méditerranée. Revue géographique des pays méditerranéens/Journal of Mediterranean geography, (111), 85-90.
 - Karpouzias, D. G & Rayu, S., Singh, B. K. (2012). Emerging technologies in bioremediation: constraints and opportunities. Biodegradation, 23(6), 917-926.
 - Kenneth, O. C., Nwadike, E. C., Kalu, A. U., & Unah, U. V. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a novel agent for sustainable food production. Am J Agric Biol Sci, 14, 35-54.
 - Kenneth, O. C., Nwadike, E. C., Kalu, A. U., & Unah, U. V. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a novel agent for sustainable food production. Am J Agric Biol Sci, 14, 35-54.
 - Kenneth, O. C., Nwadike, E. C., Kalu, A. U., & Unah, U. V. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a novel agent for sustainable food production. Am J Agric Biol Sci, 14, 35-54.
 - Khan, A. A., Jilani, G., Akhtar, M. S., Naqvi, S. M. S., & Rasheed, M. (2009). Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. J agric biol sci, 1(1), 48-58.
 - Khan, M. I. R., Asgher, M., & Khan, N. A. (2014). Alleviation of salt-induced photosynthesis and growth inhibition by salicylic acid involves glycinebetaine and ethylene in mungbean (*Vigna radiata* L.). Plant Physiology and Biochemistry, 80, 67-74.
 - KimKi, H. (2017). Mẫu người nữ đoàn chính trong Truyền kỳ mạn lục của Nguyễn Dữ. SCIENTIFIC JOURNAL OF TAN TRAO UNIVERSITY, 3(6), 17-21.
 - Kirner, S., Hammer, P. E., Hill, D. S., Altmann, A., Fischer, I., Weislo, L. J., ... & Ligon, J. M. (1998). Functions encoded by pyrrolnitrin biosynthetic genes from *Pseudomonas fluorescens*. Journal of Bacteriology, 180(7), 1939-1943.
 - Kloepper, J. Beauchamp, C. W., & Lemke, P. A. (1993). Luminometric analyses of plant root colonization by bioluminescent pseudomonads. Canadian journal of microbiology, 39(4), 434-441.
 - Kuhad, R. C., Kapoor, M., & Rustagi, R. (2004). Enhanced production of an alkaline pectinase from *Streptomyces* sp. RCK-SC by whole-cell immobilization and solid-state cultivation. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 20(3), 257-263.

- Kundan, R., Pant, G., Jadon, N., & Agrawal, P. K. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria: mechanism and current prospective. *J Fertil Pestic*, 6(2), 9.
- Labuschagne, I., Phan, K. L., Wood, A., Angstadt, M., Chua, P., Heinrichs, M., ... & Nathan, P. J. (2010). Oxytocin attenuates amygdala reactivity to fear in generalized social anxiety disorder. *Neuropsychopharmacology*, 35(12), 2403-2413.
- Labuschagne, I., Phan, K. L., Wood, A., Angstadt, M., Chua, P., Heinrichs, M., ... & Nathan, P. J. (2010). Oxytocin attenuates amygdala reactivity to fear in generalized social anxiety disorder. *Neuropsychopharmacology*, 35(12), 2403-2413.
- Leclère, V., Béchet, M., Adam, A., Guez, J. S., Wathelet, B., Ongena, M., ... & Jacques, P. (2005). Mycosubtilin overproduction by *Bacillus subtilis* BBG100 enhances the organism's antagonistic and biocontrol activities. *Applied and environmental microbiology*, 71(8), 4577-4584.
- Lépinay, L., Pigeau, B., Rohr, S., Gloppe, A., Jacques, V., & Arcizet, O. (2015). Observation of a phononic Mollow triplet in a multimode hybrid spin-nanomechanical system. *Nature Communications*, 6(1), 1-7.
- Ligon, L. A., & Steward, O. (2000). Role of microtubules and actin filaments in the movement of mitochondria in the axons and dendrites of cultured hippocampal neurons. *Journal of Comparative Neurology*, 427(3), 351-361.
- Lombi, E., McGrath, S. P., Zhao, F. J., & . (2001). Plant and rhizosphere processes involved in phytoremediation of metal-contaminated soils. *Plant and soil*, 232(1), 207-214.
- Lucas, P. J., Baird, J., Arai, L., Law, C., & Roberts, H. M. (2007). Worked examples of alternative methods for the synthesis of qualitative and quantitative research in systematic reviews. *BMC medical research methodology*, 7(1), 1-7.
- Lugtenberg, B., & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual review of microbiology*, 63(1), 541-556.
- Luo, W., Liu, T., Li, P., Yao, N., Cheng, G., Chen, S., & Yin, Y. (2019). CoP-doped MOF-based electrocatalyst for pH-universal hydrogen evolution reaction. *Angewandte Chemie*, 131(14), 4727-4732.
- Macker, J., Downard, I., Dean, J., & Adamson, B. (2007). Evaluation of distributed cover set algorithms in mobile ad hoc network for simplified multicast forwarding. *ACM SIGMOBILE Mobile Computing and Communications Review*, 11(3), 1-11.

- Mansour, M. M., Mekhamer, S. F., & El-Kharbawe, N. (2007). A modified particle swarm optimizer for the coordination of directional overcurrent relays. *IEEE transactions on power delivery*, 22(3), 1400-1410.
- Masood, T., & Sonntag, P. (2020). Industry 4.0: Adoption challenges and benefits for SMEs. *Computers in Industry*, 121, 103261.
- Mavrodi, D. V., Peever, T. L., Mavrodi, O. V., Parejko, J. A., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P., ... & Thomashow, L. S. (2010). Diversity and evolution of the phenazine biosynthesis pathway. *Applied and environmental microbiology*, 76(3), 866-879.
- Mohen, J. P. (2006). Climat et néolithisation de l'Europe méditerranéenne. *Comptes Rendus Palevol*, 5(1-2), 453-462.
- Moulin, S., Dobigny, G., Cornette, R., & Ag Sidiyène, E. (2001). The mammals of Adrar des Iforas, Mali, with special emphasis on small mammals: systematic and biogeographical implications. In *Proceedings of African Small Mammals Symposium*. Editions IRD, Paris, France (pp. 445-458).
- Nathalie, M., Polineni, S. P., Chin, C. N., Fawcett, D., Clervius, H., Maria, Q. S., ... & Gajavelli, S. (2021). Targeting microglial polarization to improve TBI outcomes. *CNS & Neurological Disorders-Drug Targets (Formerly Current Drug Targets-CNS & Neurological Disorders)*, 20(3), 216-227.
- Ni, Z., Bouali-Benazzouz, R., Gao, D., Benabid, A. L., & Benazzouz, A. (2001). Intrasthalamic injection of 6-hydroxydopamine induces changes in the firing rate and pattern of subthalamic nucleus neurons in the rat. *Synapse*, 40(2), 145-153.
- Nicolas, J. M., & de Lange, E. (2019). Mind the gaps: ontogeny of human brain P-gp and its impact on drug toxicity. *The AAPS Journal*, 21(4), 1-10.
- Nicot, J. P., & Scanlon, B. R. (2012). Water use for shale-gas production in Texas, US. *Environmental science & technology*, 46(6), 3580-3586.
- Nielsen, L. T. (1999). Pricing and hedging of derivative securities. OUP Catalogue.
- Nielsen, S. L., Sand-Jensen, K., Borum, J., & Geertz-Hansen, O. (2002). Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. *Estuaries*, 25(5), 1025-1032.
- Nimaichand, S., Devi, A. M., & Li, W. J. (2016). Direct plant growth-promoting ability of actinobacteria in grain legumes. In *Plant growth promoting actinobacteria* (pp. 1-16). Springer, Singapore.
- Niranjana & Hariprasad, P., Venkateswaran, G., S. R. (2014). Diversity of cultivable rhizobacteria across tomato growing regions of Karnataka. *Biological Control*, 72, 9-16.

- Numan, M., Bashir, S., Khan, Y., Mumtaz, R., Shinwari, Z. K., Khan, A. L., ... & Ahmed, A. H. (2018). Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review. *Microbiological research*, 209, 21-32.
- Olanrewaju, O. S., Ayangbenro, A. S., Glick, B. R., & Babalola, O. O. (2019). Plant health: feedback effect of root exudates-rhizobiome interactions. *Applied microbiology and biotechnology*, 103(3), 1155-1166.
- Oldroyd, B. P. (2007). What's killing American honey bees?. *PLoS biology*, 5(6), e168.
- Ongena, M., Henry, G., & Thonart, P. (2010). The roles of cyclic lipopeptides in the biocontrol activity of *Bacillus subtilis*. In *Recent developments in management of plant diseases* (pp. 59-69). Springer, Dordrecht.
- Oteino, N., Lally, R. D., Kiwanuka, S., Lloyd, A., Ryan, D., Germaine, K. J., & Dowling, D. N. (2015). Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Frontiers in microbiology*, 6, 745.
- Pastucha, A. (2005). The effect of chitosan on the formation of microorganism communities in the rhizosphere soil of soybean. *Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus*, 4, 69-77.
- Patil, A. H., Yatawatta, S., Koopmans, L. V. E., De Bruyn, A. G., Brentjens, M. A., Zaroubi, S., ... & Wijnholds, S. J. (2017). Upper limits on the 21 cm epoch of reionization power spectrum from one night with LOFAR. *The Astrophysical Journal*, 838(1), 65.
- Paul & Dubey, R., & Gunasekaran, A. (2015). Exploring soft TQM dimensions and their impact on firm performance: some exploratory empirical results. *International Journal of Production Research*, 53(2), 371-382.
- Paul. S., & CLARK, P. F. GALIL, B. S., (1996). A revision of *Cryptosoma* Brullé, 1837 and *Cycloes* de Haan, 1837 (Crustacea: Brachyura: Calappidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117(2), 175-204.
- Penrose, D. M., & Glick, B. R. (2003). Methods for isolating and characterizing ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria. *Physiologia plantarum*, 118(1)10-15.
- Pérez-Montaña, F., Alías-Villegas, C., Bellogín, R. A., Del Cerro, P., Espuny, M. R., Jiménez-Guerrero, I., ... & Cubo, T. (2014). Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiological research*, 169(5-6), 325-336.

- Pérez-Montaña, F., Alías-Villegas, C., Bellogín, R. A., Del Cerro, P., Espuny, M. R., Jiménez-Guerrero, I., ... & Cubo, T. (2014). Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiological research*, 169(5-6), 325-336.
- Peter, J. W. (2003). The agger nasi cell: the key to understanding the anatomy of the frontal recess. *Otolaryngology—Head and Neck Surgery*, 129(5), 497-507.
- Philippe, O. M., Valayannopoulos, V., Boddaert, N., Chabli, A., Barbier, V., Desguerre, I., ... & de Lonlay, P. (2012). Treatment by oral creatine, L-arginine and L-glycine in six severely affected patients with creatine transporter defect. *Journal of Inherited Metabolic Disease: Official Journal of the Society for the Study of Inborn Errors of Metabolism*, 35(1), 151-157.
- Pierson III, L. S., & Thomashow, L. S. (1992). Cloning and heterologous expression of the phenazine biosynthetic. *Mol. Plant-Microbe Interact*, 5, 330-339.
- Prasanna, R., Chaudhary, V., Gupta, V., Babu, S., Kumar, A., Singh, R., ... & Nain, L. (2013). Cyanobacteria mediated plant growth promotion and bioprotection against Fusarium wilt in tomato. *European Journal of Plant Pathology*, 136(2), 337-353.
- Prashar, K., Ivztan, I., Chan, C. P., Gardner, H. E., (2013). Linking religion and spirituality with psychological well-being: Examining self-actualisation, meaning in life, and personal growth initiative. *Journal of religion and health*, 52(3), 915-929.
- Pugin, A., Sharpe, D. R., Pullan, S. E., & Gorrell, G. (2003). Application of seismic stratigraphy and sedimentology to regional hydrogeological investigations: an example from Oak Ridges Moraine, southern Ontario, Canada. *Canadian Geotechnical Journal*, 40(4), 711-730.
- Rabbee, M. F., Ali, M. S., Choi, J., Hwang, B. S., Jeong, S. C., & Baek, K. H. (2019). *Bacillus velezensis*: a valuable member of bioactive molecules within plant microbiomes. *Molecules*, 24(6), 1046.
- Radhakrishnan, R., Hashem, A., & Abd_Allah, E. F. (2017). *Bacillus*: A biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Frontiers in physiology*, 8, 667.
- Raiola, A., Lionetti, V., Elmaghraby, I., Immerzeel, P., Mellerowicz, E. J., Salvi, G., ... & Bellincampi, D. (2011). Pectin methylesterase is induced in *Arabidopsis* upon infection and is necessary for a successful colonization by necrotrophic pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(4), 432-440.

- Ramarathnam, R., Bo, S., Chen, Y., Fernando, W. D., Xuewen, G., & De Kievit, T. (2007). Molecular and biochemical detection of fengycin-and bacillomycin D-producing *Bacillus* spp., antagonistic to fungal pathogens of canola and wheat. *Canadian Journal of Microbiology*, 53(7), 901-911.
- Robin, D. C., & Marchand, P. A. (2019). Evolution of the biocontrol active substances in the framework of the European Pesticide Regulation (EC) No. 1107/2009. *Pest management science*, 75(4), 950-958.
- Romanazzi, G. & Feliziani, E. Landi, L. (2014). Expression of defense genes in strawberry fruits treated with different resistance inducers. *Journal of agricultural and food chemistry*, 62(14), 3047-3056.
- Rosenberg, E., & Ron, E. Z. (1999). High- and low-molecular-mass microbial surfactants. *Applied microbiology and biotechnology*, 52(2), 154-162.
- Roy, P., & Kumar, A. (2020). *Arthrobacter*. In *Beneficial Microbes in Agro-Ecology* (pp. 3-11). Academic Press.
- Saharan, B. S., & Nehra, V. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sci Med Res*, 21(1), 30.
- Saharan, B. S., & Nehra, V. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sci Med Res*, 21(1), 30.
- Sahgal, N., Canham, L. N., Canham, B., & Soares, M. J. (2006). Rcho-1 trophoblast stem cells. In *Placenta and Trophoblast* (pp. 159-178). Humana Press.
- Saraf, P., Jin, F., Dougherty, E, Cao, Y., & Ramakrishnan, N. (2013, August). Epidemiological modeling of news and rumors on twitter. In *Proceedings of the 7th workshop on social network mining and analysis* (pp. 1-9).
- Sathya, A., Vijayabharathi, R., & Gopalakrishnan, S. (2017). Plant growth-promoting actinobacteria: a new strategy for enhancing sustainable production and protection of grain legumes. *3 Biotech*, 7(2), 1-10.
- 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.
- Schmidt, R., Knap, M., Ivanov, D. A., You, J. S., Cetina, M., & Demler, E. (2018). Universal many-body response of heavy impurities coupled to a Fermi sea: a review of recent progress. *Reports on Progress in Physics*, 81(2), 024401.
- Shali, A., Ghasemi, S., Ahmadian, G., Ranjbar, G., Dehestani, A., Khalesi, N., ... & Vahed, M. (2010). *Bacillus pumilus* SG2 chitinases induced and regulated by chitin,

- show inhibitory activity against *Fusarium graminearum* and *Bipolaris sorokiniana*. *Phytoparasitica*, 38(2), 141-147.
- Shama, A.& Zain, N. M., Stapley, G. J. C. P. (2014). Green synthesis of silver and copper nanoparticles using ascorbic acid and chitosan for antimicrobial applications. *Carbohydrate polymers*, 112, 195-202.
 - Shanahan, P., O'Sullivan, D. J., Simpson, P., Glennon, J. D., & O'Gara, F. (1992). Isolation of 2, 4-diacetylphloroglucinol from a fluorescent pseudomonad and investigation of physiological parameters influencing its production. *Applied and environmental microbiology*, 58(1), 353-358.
 - Shankar, K., Tep, K. C., Mor, G. K., & Grimes, C. A. (2006). An electrochemical strategy to incorporate nitrogen in nanostructured TiO₂ thin films: modification of bandgap and photoelectrochemical properties. *Journal of Physics D: Applied Physics*, 39(11), 2361.
 - Shiomi, M., Kanda, T., Ishiguro, H., & Hagita, N. (2006, March). Interactive humanoid robots for a science museum. In *Proceedings of the 1st ACM SIGCHI/SIGART conference on Human-robot interaction* (pp. 305-312).
 - Shoda, M.,& Shakeri, M.,(2007). Change in turnover capacity of crude recombinant dye-decolorizing peroxidase (rDyP) in batch and fed-batch decolorization of Remazol Brilliant Blue R. *Applied microbiology and biotechnology*, 76(4), 919-926.
 - Siddiqui, Z. A., & Mahmood, I. (1999). Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource technology*, 69(2), 167-179.
 - Singh, P., Sami, M., & Dadhich, N. (2003). Cosmological dynamics of a phantom field. *Physical Review D*, 68(2), 023522.
 - Somers, D. J., Isaac, P., & Edwards, K. (2004). A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and applied genetics*, 109(6), 1105-1114.
 - Someya, S., Yamasoba, T., Weindruch, R., Prolla, T. A., & Tanokura, M. (2007). Caloric restriction suppresses apoptotic cell death in the mammalian cochlea and leads to prevention of presbycusis. *Neurobiology of aging*, 28(10), 1613-1622.
 - Song, F., & Hu, X. (2014). Ultrathin cobalt–manganese layered double hydroxide is an efficient oxygen evolution catalyst. *Journal of the American Chemical Society*, 136(47), 16481-16484.

- Sørensen, J. G., & Loeschcke, V. (2001). Larval crowding in *Drosophila melanogaster* induces Hsp70 expression, and leads to increased adult longevity and adult thermal stress resistance. *Journal of insect physiology*, 47(11), 1301-1307.
- Souad, M. Z. (2016). Essai de lutte biologique contre le *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* à l'aide des microorganismes de la rhizosphère de la culture du pois chiche (Doctoral dissertation, Thèse de doctorat en Sciences Agronomiques. Option: Phytopathologie. Faculté des Sciences de la nature et de la vie. Département d'Agronomie. Université ABDELHAMID IBN BADIS DE MOSTAGANEM. 129p).
- Spadaro, D., & Gullino, M. L. (2005). Improving the efficacy of biocontrol agents against soilborne pathogens. *Crop protection*, 24(7), 601-613.
- Srivastava, P. (2002). Interaction of heat shock proteins with peptides and antigen presenting cells: Chaperoning of the innate and adaptive immune responses. *Annual review of immunology*, 20, 395.
- Stein, M. (2005). Resilience and young people leaving care: Overcoming the odds.
- 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.
- Swarnalakshmi, K., Senthilkumar, M., & Ramakrishnan, B. (2016). Endophytic actinobacteria: nitrogen fixation, phytohormone production, and antibiosis. In *Plant growth promoting actinobacteria* (pp. 123-145). Springer, Singapore.
- Tang, D. & Hou, W., Xie, Y., Song, X., Sun, X., Lotze, M. T., Zeh III, H. J., (2016). Autophagy promotes ferroptosis by degradation of ferritin. *Autophagy*, 12(8), 1425-1428.
- Tariq, M., Rooney, D., Othman, E., Aparicio, S., Atilhan, M., & Khraisheh, M. (2014). Gas hydrate inhibition: a review of the role of ionic liquids. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 53(46), 17855-17868.
- 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.
- Thomashow, M. F. (1990). Molecular genetics of cold acclimation in higher plants. *Advances in genetics*, 28, 99-131.
- Úrbez-Torres, J. R., Lawrence, D. P., Hand, F. P., & Trouillas, F. P. (2020). Olive Twig and Branch Dieback in California Caused by *Cytospora oleicola* and the Newly Described Species *Cytospora olivarum* sp. nov. *Plant Disease*, 104(7), 1908-1917.

- Varma, A. & Prasad, R., Kumar, M., (2015). Role of PGPR in soil fertility and plant health. In *Plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and medicinal plants* (pp. 247-260). Springer, Cham.
- 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.
- Verma, S., Mazer, C. D., Yan, A. T., Mason, T., Garg, V., Teoh, H., ... & Empa-Heart CardioLink-6 Investigators. (2019). Effect of empagliflozin on left ventricular mass in patients with type 2 diabetes mellitus and coronary artery disease: the EMPA-HEART CardioLink-6 randomized clinical trial. *Circulation*, 140(21), 1693-1702.
- Vessey, J. K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and soil*, 255(2), 571-586.
- Wang, H., Yang, X., Shao, W., Chen, S., Xie, J., Zhang, X., ... & Xie, Y. (2015). Ultrathin black phosphorus nanosheets for efficient singlet oxygen generation. *Journal of the American Chemical Society*, 137(35), 11376-11382.
- Wang, X., Hahn, S., Kim, Y., Bascuñán, J., Voccio, J., Lee, H., & Iwasa, Y. (2013). Turn-to-turn contact characteristics for an equivalent circuit model of no-insulation ReBCO pancake coil. *Superconductor Science and Technology*, 26(3), 035012.
- Werner, T., Motyka, V., Strnad, M., & Schmölling, T. (2001). Regulation of plant growth by cytokinin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(18), 10487-10492.
- Weyens, N., van der Lelie, D., Taghavi, S., & Vangronsveld, J. (2009). Phytoremediation: plant–endophyte partnerships take the challenge. *Current opinion in biotechnology*, 20(2), 248-254.
- Yedidia ,I & Charkowski, A., Blanco, C., Condemine, G., Expert, D., Franza, T., Hayes, C., (2012). The role of secretion systems and small molecules in soft-rot *Enterobacteriaceae* pathogenicity. *Annual review of phytopathology*, 50, 425-449.
- Zaidi, F. K., Nazzal, Y., Jafri, M. K., Naeem, M., & Ahmed, I. (2015). Reverse ion exchange as a major process controlling the groundwater chemistry in an arid environment: a case study from northwestern Saudi Arabia. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187(10), 1-18.
- Zaidi, F. K., Nazzal, Y., Jafri, M. K., Naeem, M., & Ahmed, I. (2015). Reverse ion exchange as a major process controlling the groundwater chemistry in an arid environment: a case study from northwestern Saudi Arabia. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187(10), 1-18.

- Zhang, M Wu, Y Leng, R Song, C(2022)Proceedings of the openac cess.thecvf.com.
- Zhang, Y., & Lin, X. (2015, June). DiSCO: Distributed optimization for self-concordant empirical loss. In International conference on machine learning (pp. 362-370). PMLR.
- Zhu, M., & Kang, X., Li, Y., Jin, R. (2020). Atomically precise alloy nanoclusters: syntheses, structures, and properties. *Chemical Society Reviews*, 49(17), 6443-6514.