

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



Ref n°...../

Centre Universitaire Abd Elhafid Boussof 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**

En domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : Biochimie appliquée

***Thème :***

PGPR et leur action sur les mécanismes de  
tolérance au stress abiotiques

Présentée par :

- YASSAD Wissem
- BOUAALI Madjida
- BOUDJATAT Wissal

Soutenue devant le jury:

**Présidente :** M<sup>me</sup> BOUNAB Nourhan (MCB) Centre Universitaire Mila

**Examinatrice :** M<sup>me</sup> AYAD Wissem (MCB) Centre Universitaire Mila

**Promotrice :** M<sup>me</sup> RABHI Nour Elhouda (MCB) Centre Universitaire Mila

Année universitaire : 2021/2022

## **Remerciement :**

*En terminant notre mémoire de fin d'étude, nous rendons  
grâce à dieu de nous*

*Avoir donné la volonté, ainsi que la conscience pour la  
réalisation de ce travail.*

*Il nous est agréable d'adresser notre vif remerciement à tous  
Ceux qui nous ont*

*Aidés de près ou de loin à la réalisation de cet ouvrage.*

*Nous tenons surtout à adresser nos plus vifs remerciements à  
**Mme. Nour El-Huda RABHI***

*Qui a fait de ce travail une expérience motivante et  
enrichissante.*

*Nous ne saurons jamais oublier sa disponibilité,  
Ses compétences*

*Et ses recommandations prodiguées, qui nous furent inestimables.*

*Nos vifs remerciements s'adressent également à **Mme.**  
**BOUNAB Nourhan** d'avoir accepté de  
Présider ce jury et pour toute l'aide et soutien qu'il nous a  
manifesté.*

*On remercie **Mme. AYAD Wissem** d'avoir accepté de juger  
Ce modeste travail.*

*Sincères remerciements à tous nos enseignants et surtout  
ceux du département de Biologie.*





## *Dédicace :*

*Je dédie ce mémoire à "Allah " Le tout miséricordieux, Le tout puissant, Qui m'a inspiré, Qui ma guider sur le droit chemin, Je vous dois ce que je suis devenue, Soumission, louanges et remerciements, Pour votre clémence et miséricorde.*

*À Ma très chère mère « GRINE Fatima »*

*Aucun mot, aucune expression, aucune dédicace ne sera en mesure d'exprimer ma profonde admiration et mon immense considération que j'éprouve envers vous, j'espère pouvoir récompenser les grands sacrifices dont vous avez fait preuve afin de favoriser mon éducation et veiller à mon bien être.*

*À mon chère père « Azzouz »*

*L'école de mon enfance, qui a été mon ombre durant toutes les années des études, et qui a veillé tout au long de ma vie à m'encourager, à me donner l'aide et à me protéger*

*Que Dieu Tout Puissant vous préserve et vous accorde santé, longue vie et bonheur.*

*À ma chère soeur Amel et leurs petites et beaux enfants Aridje et djawad et mes chères frères Islem et sa femme et Anis et Souhaib.*

*À tous mes oncles, mes tantes, mes cousins et cousines.*

*A l'enseignante Mme. Nour El-Huda RABHI pour son aide, ses conseils avisés, ses critiques constructives et son suivi tout au long de la période de nos travaux.*

*À mes amis Fatima zohra, Amina, Zayneb, Asma Merci pour tous nos fous rires, pour nos folles soirées, pour tous les bons moments passé ensemble.*

*Wissem*





## *Dédicace :*

*Mes dédicaces vont en premier lieu, à "ALLAH" Dieu le tout puissant, qui m'a donné le courage, la santé, et la volonté pour réaliser ce modeste travail tout au long de mes années d'études.*

*Ce mémoire, doit beaucoup à mes parents **Mr-BOUDJATAT Abdellah** et **Mme BOUSSOUF Sakina**, Ils ont toujours été à mes côtés, pour me protéger, me soutenir, m'encourager. Vos bénédictions ont été pour moi le meilleur soutien durant ce long parcours.*

*Aucun mot ne saurait exprimer ma reconnaissance et ma gratitude à votre égard.*

*4 J'ai l'honneur de dédie mon frère **Chihab** pour sa présence toujours pour moi. Et je ne dois pas oublier mes soeurs **Rachà** et **oumaïma** pour leur grand soutien. Je ne saurais oublier de dédie ma grande famille **BOUDJATAT**, en particulier mes cousins et cousines.*

*Je tiens énormément à dédie mes proches amies ; **Wijdane, Irama, Malak, Badra, Aya, Madjda** pour leur soutien chaleureux apporté lors de la réalisation de ce travail.*

*Je dois dédie aussi mes amis et camarades ainsi que tous ceux qui comptent pour moi. Finalement, j'ai le plaisir de partager ce mémoire avec vous.*



*Wissal*



## Dédicace :

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

Au nom de l'amour et du respect, je dédie ce modeste travail aux être les plus chers :

À mon idole, la personne la plus précieuse dans ce monde pour moi, A la lumière de mes jours, ma très chère maman « **Djamila BELGHOUL** »

Qui a toujours été présente à mes côtés pour me consoler quand il fallait, qui m'a soutenu et encouragé tout au long de mon parcours et qui a fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Merci pour tout ce que tu m'as appris.

**À Mon père**

À l'homme qu'autant de phrases et d'expressions aussi éloquents soient-elles ne sauraient exprimer ma gratitude car, tout simplement, il est unique, mon merveilleux cher papa « **BOUAALI Djamel** ».

**Merci papa.**

À mon très cher frère **Midou** « **Mohammed** »

Je te remercier énormément, tu étais toujours là pour moi dans tous les moments de ma vie et je te serais toujours reconnaissante. Que Dieu te protège et te garde pour moi.

À mes adorables sœurs « **Aya et Yasmine** »

À qui je témoigne ma profonde affection, toujours présent, elles m'ont toujours assisté et cru en moi. ET Qui m'ont toujours entouré et soutenu.

À mes grands mères **Khadija, Drifa** (que dieu ait son âme), **Zahra**.

À mes grands-pères **Alaoua, Mohammed Salih** (que dieu ait son âme)

À mes chères tantes **Soria, Samiha et Hadjer** et leurs enfants.

À mes oncles **Kamel, Fateh, Zoheir et Abdighani** et leurs enfants.

Et enfin à tout qui m'ont encouragé à pour suivre mes efforts

A tous ceux qui me sont chères.

A tous ceux que j'aime.



**Madjda**

**Résumé :**

Avec le changement climatique en cours, la gravité, la fréquence et la durée des différents stress abiotiques ont menacé la productivité agricole dans le monde entier. Les principaux stress abiotiques comme la sécheresse, la salinité, pH du sol et la température ont réduit les terres agricoles dans les régions arides et semi-arides du monde. Une baisse supplémentaire du rendement est inculquée par les agents pathogènes des plantes. L'utilisation excessive d'engrais chimiques induit des métaux lourds comme stress secondaire. Par conséquent, l'utilisation d'une approche respectueuse de l'environnement basée sur les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes est prometteuse pour atténuer les effets néfastes des stress et améliorer la croissance des plantes dans de telles conditions. Elles possèdent divers mécanismes pour stimuler la croissance des plantes, pour protéger les plantes contre les maladies, et améliorer la tolérance au stress. Ces mécanismes de tolérance comprennent : la production de phytohormones, la production de métabolites antifongiques et/ou des enzymes lytiques, l'augmentation de la disponibilité des nutriments pour les plantes et la réduction de la production d'éthylène.

**Mots clés :** Stress abiotique, PGPR, rhizosphère, Agriculture, mécanismes de tolérance.

**Abstract:**

With climate change underway, the severity, frequency, and duration of various abiotic stresses have threatened agricultural productivity worldwide. Major abiotic stresses such as drought, salinity, soil pH and temperature have reduced agricultural land in arid and semi-arid regions of the world. A further decrease in yield is inculcated by plant pathogens. Excessive use of chemical fertilizers induces heavy metals as secondary stress. Therefore, the use of an environmentally sound approach based on plant growth promoting rhizobacteria is promising for mitigating the adverse effects of stress and improving plant growth under such conditions. They possess various mechanisms to stimulate plant growth, protect plants from disease, and improve stress tolerance. These tolerance mechanisms include: the production of phytohormones, the production of antifungal metabolites and/or lytic enzymes, the increase of nutrient availability for plants and the reduction of ethylene production.

**Keywords:** Abiotic stress, PGPR, rhizosphere, Agriculture, tolerance mechanisms.

## ملخص:

مع تغير المناخ المستمر أصبحت خطورة وتكرار ومدة الضغوط اللاأحيائية المختلفة تهدد الإنتاجية الزراعية في مختلف أنحاء العالم. وقد أدت إجهاد شبه بدني كبير مثل الجفاف والملوحة ودرجة الحرارة إلى انخفاض الأراضي الزراعية في المناطق الجافة وشبه الجافة في العالم. وتضيف العوامل المسببة للأمراض النباتية انخفاضا إضافي في الإنتاجية. فالإفراط في استخدام الأسمدة الكيميائية يتسبب في المعادن الثقيلة كإجهاد ثانوي. ومن ثم فإن استخدام نهج يراعي البيئة يقوم على أساس ريزوباكتيريا لنمو النباتات أمر واعد للتخفيف من الآثار الضارة للإجهاد وتعزيز نمو النباتات في ظل هذه الظروف. لديهم العديد من الآليات من أجل تحفيز نمو النباتات وحماية النباتات من الأمراض ورفع مستوى تحمل الضغوط وتشمل آليات التسامح هذه ما يلي: إنتاج الهرمونات النباتية وإنتاج أيضاً مضادة للفطريات و/أو أنزيمات الليكازات وزيادة توافر المغذيات النباتية وخفض إنتاج الإيثيلين .

**الكلمات المفتاحية:** الإجهاد اللاأحيائي، PGPR، الجذور، الزراعة، آليات التسامح.



Table des matières

Remerciement

Dédicace

Résumé

Liste des tableaux

Liste des figures

Liste des abréviations

Introduction

**Chapitre 1 :Stress abiotique et leurs effets néfastes sur les plantes**

<b>I. Stress abiotique.....</b>	<b>4</b>
I.1 Types de stress abiotique .....	4
I.1.1 Stress salin .....	4
I.1.2 Stress hydrique .....	5
I.1.3 Stress des métaux lourds.....	5
I.1.4 Stress thermique .....	5
I.1.5 pH du sol.....	6

**Chapitre 2 :PGPR et leur interaction dans la rhizosphère**

<b>I. Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR) .....</b>	<b>8</b>
<b>II. Rhizosphère .....</b>	<b>8</b>
II.1 Nature des rhizodépôts et leur rôle dans la rhizosphère.....	9
II.1.1 Exsudats.....	9
II.1.2 Sécrétions.....	9
II.1.3 Mucilage .....	9
II.1.4 Lysats.....	10
II.1.5 Gaz.....	10
II.2 Les agents influençant sur la rhizosphère .....	11
II.2.1 Présence de microorganisme .....	11

II.2.2 Colonisation bactérienne de la rhizosphère .....	11
<b>III. Rôle des PGPR comme phytostimulateurs.....</b>	<b>12</b>

**Chapitre 3 :Mécanismes d’action des PGPR**

<b>I. Mécanisme d’action de PGPR.....</b>	<b>14</b>
I.1 Mécanismes directs .....	14
I.1.1 Fixation de l'azote .....	14
I.1.2 Solubilisation du phosphate.....	15
I.1.3 Production de phytohormones .....	16
I.1.4 Production de sidérophores .....	17
I.1.5 Production des EPS .....	17
I.1.6 Production des solutés compatibles .....	18
I.1.7 Production des enzymes antioxydant .....	19
I.2 Mécanismes indirects .....	20
I.2.1 Antibiotiques .....	20
I.2.2 Bactériocines .....	21
I.2.3 Cyanure d'hydrogène (HCN).....	21
I.2.4 Résistance systémique induite (RSI) .....	22
I.2.5 Tolérance systémique induite (TSI) .....	22

**Chapitre 4:Rôle de PGPR dans l’atténuation de différents types de stress abiotique**

<b>I. Atténuation de l’effet du stress salin .....</b>	<b>25</b>
<b>II. Atténuation de l’effet du stress hydrique .....</b>	<b>28</b>
<b>III. Atténuation de l’effet des métaux lourds.....</b>	<b>30</b>
<b>IV. Atténuation du stress thermique .....</b>	<b>32</b>
<b>V. Atténuation du stress de pH .....</b>	<b>34</b>

**Conclusion**

**Références bibliographiques**

**Liste des tableaux**

**Tableau1** :Rôle de la PGPR dans l'amélioration des cultures et des plantes en situation de stress salin. .... 25

**Tableau2** : Différentes rhizobactéries favorisant la croissance des plantes utilisées pour atténuer le stress hydrique. .... 28

**Tableau3** : Biorestauration de métaux lourds par PGPR. .... 31

**Tableau4** :Listedes espèces de rhizobactéries responsables de la tolérance au stress thermique dans les plantes de culture courante. .... 34

**Tableau5** : Tolérance des PGPR dans un environnement acide et basique. .... 35

**Liste des figures**

**Figure 1** : Mécanismes phytobénéfiques des PGPR dans la rhizosphère ..... 14

**Figure 2** : Fixation biologique de nitrogène ..... 15

**Liste des abréviations**

**PGP** : Promotion de la croissance des plantes

**PGPR** : Rhizobactéries promotrice de la croissance des plantes

**ROS** : Réactive oxygène species

**P** : Phosphate

**BBI** : Interaction bactéries-bactéries

**iPGPR** : Rhizobactéries promotrice de la croissance des plantes intracellulaires

**ePGPR** : Rhizobactéries promotrice de la croissance des plantes extracellulaire

**COV** : Composé organique volatile

**BNF** : Nitrogen-fixing bacteria

**PSB** : Espèces bactériennes solubilisant de phosphate minéral

**ESP** : Exopolysaccharides

**RSI** : Résistance systématique induite

**HCN** : Cyanure d'hydrogène

**SAR** : Résistance systématique acquise

**ACC** : Aminocyclopropane carboxylate

**LPS** : Lipopolysaccharides

**HSPS** : Heat shock proteins

**2,4-DAPG** : 2,4-diacetylphloroglucinol

**ABA** : Acide abscissique

**GA** : Gibbérellines

**ET** : Ethylène

**IAA** : Acide indole acétique

**CK** : Cytokinines

**JA** : Acide jasmonique

**SA** : Acide salicylique

**BR** : Brassinostéroïdes

**SOD** : superoxyde dismutase

**PPO** : polyphénol oxydase

**POD**: peroxydase

**AHL**: Acyl homosérines lactones

**CD2** : Cluster de différenciation 2

# Introduction

### Introduction

Les facteurs de stress abiotique, naturels ou anthropiques, influent négativement sur la croissance des plantes (Vinebrooke *et al.*, 2004). Ils causent des dommages aux végétaux et aux animaux mais les plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse et inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles, le pH du sol et les métaux lourds etc. L'effet néfaste est observé chez toutes les plantes, mais leurs niveaux de réduction de la croissance et la tolérance varient largement entre les différentes espèces. Dans la nature les plantes ne peuvent guère être totalement à l'abri des stress de l'environnement.

Les rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes (PGPR) sont des bactéries présentes dans la rhizosphère qui sont indispensables à l'agriculture. Elles sont les compagnes naturelles des plantes rendant les nutriments du sol disponibles et supprimant la croissance des phytopathogènes (Babalola, 2010). Les PGPR améliorent la croissance et le développement des plantes en utilisant une variété de mécanismes (Singh *et al.*, 2017). Les mécanismes directs rendent les nutriments liés disponibles aux plantes par des processus de mobilisation ou de processus de solubilisation, tandis que les mécanismes indirects améliorent la santé des plantes en contrôlant les maladies causées par les agents pathogènes (Ahemad et Kibret, 2014). Ces PGPR résident dans la rhizosphère, qui est une zone chaude du sol en termes d'activité microbienne (Walker *et al.*, 2003). L'activité de contrôle biologique des PGPR est une conséquence de processus tels que la compétition, l'antagonisme et la production de sidérophores ou d'antibiotiques (Anith *et al.*, 2004).

Les plantes inoculées avec les PGPR résistent à divers stress abiotiques tels que le sel, la sécheresse et la toxicité des métaux lourds. Certaines souches de PGPR protègent à la fois contre le stress biotique et abiotique. En outre, plusieurs PGPR contribuent à la tolérance aux stress abiotiques multiples chez les plantes. Les PGPR produisent des phytohormones, des sidérophores, des acides organiques et des métabolites induits par le stress tels que le soluté osmotique et les enzymes antioxydantes. L'utilisation des PGPR pourrait être une approche alternative simple et efficace pour l'amélioration des rendements et la protection des cultures dans les régions affectées par le stress abiotique.



Notre travail se présente en quatre grands chapitres

- Le premier chapitre explique les différents types de stress abiotique et leurs effets néfastes sur les plantes.
- Le deuxième chapitre présente l'interaction entre les plantes et les bactéries dans la rhizosphère, et le rôle de PGPR sur la croissance végétale.
- Le troisième chapitre est consacré à quelques modes d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes, et en activant les mécanismes de résistance induite chez les végétaux.
- Dans le quatrième et le dernier chapitre nous avons décrit le rôle potentiel des PGPR dans la tolérance et l'atténuation aux différents types de stress abiotique chez les plantes.

# Chapitre 1 :

## Stress abiotique et leurs effets néfastes sur les plantes

## I. Stress abiotique

Le stress abiotique est induit chez les plantes dans des conditions environnementales difficiles et défavorables. Ce stress affecte les plantes tout au long de leur vie. Les changements environnementaux tels que les températures extrêmes, les inondations, la sécheresse, le gel, la salinité, la lumière intense, les changements de pH, l'exposition aux radiations et aux métaux lourds affectent considérablement l'agriculture. Ces conditions environnementales défavorables ont un impact négatif sur la productivité des cultures et posent un problème majeur pour la sécurité alimentaire, en particulier dans les régions tropicales. Différents stress abiotiques induisent un certain nombre de changements dans le métabolisme des plantes, et plusieurs de ces changements dans les plantes en réponse à différents stress abiotiques se chevauchent. Les changements métaboliques induits par le stress entravent la croissance des cultures, ce qui entraîne un faible rendement.

### I.1 Types de stress abiotique

#### I.1.1 Stress salin

La salinité est l'une des menaces les plus importantes pour l'agriculture, qui touche plus de 10 % et 25 à 30 % de l'ensemble des terres arables et irriguées, respectivement (Aquistat, 2016 ; Shahid *et al.*, 2018). Elle n'influence pas seulement la productivité des cultures, mais aussi les propriétés et la stabilité du sol. Dans le scénario actuel du changement climatique mondial, les terres affectées par la salinité augmentent rapidement en raison de différents facteurs. Un taux de 20% des terres cultivées dans le monde contiennent des concentrations de sel suffisamment élevées pour provoquer un stress salin pour les plantes (Shelef *et al.*, 2012).

En effet, la salinité est l'accumulation excessive des sels solubles, ayant pour effets un stress osmotique et un stress ionique (Mahajan et Tuteja, 2005). Ce stress est dû essentiellement à des concentrations élevées de Na<sup>+</sup> et de Cl<sup>-</sup> (Shahbaz, *et al.*, 2013). La salinité peut être naturelle, liée à la faible pluviométrie et le fort ensoleillement, ou induite par les pratiques agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation d'engrais chimiques. Le taux élevé de sel dans les sols exerce un effet toxique sur les plantes et crée un désordre métabolique et une inhibition de la croissance et du développement (Djanaguiraman *et al.*, 2012).

**I.1.2 Stress hydrique**

Le stress hydrique ou sécheresse se définit par une insuffisance de la quantité d'eau disponible par rapport à la quantité nécessaire à la croissance de la plante (Mouellef, 2010 ; Kara et Zerguine, 2016). La baisse du potentiel hydrique de la plante se traduit principalement par une diminution de la pression de turgescence et par suite à une perte des fonctions vitales (Benkolli et Bouzeghaia, 2016). L'installation d'une sécheresse chez la plante peut se traduire par une baisse du contenu en eau au niveau des tissus, une réduction de la vitesse de croissance, une perturbation au niveau hormonal et une modification du métabolisme glucidique, protéique et lipidique (Ali *et al.*, 2017). Le manque d'eau affecte principalement la régulation stomatique par la fermeture des stomates, qui ralentit le phénomène de la photosynthèse et de la transpiration (Issad, 2013 ; Hamla, 2016). Ce stress limite par conséquent la taille de la plante, le nombre de feuilles et la surface foliaire (Attia, 2007). De même, il réduit le développement des organes reproducteurs et la croissance des racines (Neffar, 2013). Il affecte donc non seulement la croissance mais aussi la reproduction de la plante (Bouakaz, Hamadouche, 2015) (figure 2).

**I.1.3 Stress des métaux lourds**

L'accumulation de métaux lourds par les activités anthropiques, comme l'industrialisation ou les pratiques agricoles modernes, cause un large éventail de problèmes pour la santé humaine, l'environnement et l'agriculture (Nagajyoti *et al.*, 2010 ; Emamverdian *et al.*, 2015). Les acides organiques de faible poids moléculaire provenant des exsudats racinaires peuvent agir comme agents chélateurs pour limiter l'absorption des métaux lourds par les plantes (Montiel-Rozas *et al.*, 2016). En outre, si des métaux lourds parviennent à pénétrer à l'intérieur des tissus végétaux, les mécanismes antioxydants de détoxification et de défense sont activés (Manara, 2012). Cependant, en dépit de ces mécanismes de défense, la plupart des espèces végétales souffrent d'un faible taux de croissance et d'une faible productivité dans une concentration élevée de métaux lourds. Ce problème peut être atténué par une assistance microbienne (Burd *et al.*, 2000 ; Ma *et al.*, 2011).

**I.1.4 Stress thermique**

Les chocs thermiques et froids sont des stress physiques qui influencent directement les structures moléculaires (ADN et protéines) et supramoléculaires (membranes, chromosomes), affectant la croissance et la productivité des plantes (Ruelland *et al.*, 2010 ; Knight, 2012).

L'une des principales conséquences du stress thermique et du stress dû au froid est la production excessive de ROS, qui conduit au stress oxydatif (Hasanuzzaman *et al.*, 2013 ; Ritonga, et al, 2020), produisant des dommages aux membranes, aux pigments, aux protéines et aux acides nucléiques et, par conséquent, nuisant à la croissance et au développement des plantes (Xu *et al.*, 2006 ; Adam *et al.*, 2014). Comme pour d'autres types de stress abiotiques, le stress dû à la chaleur et au froid altère également la biosynthèse et la photosynthèse de la chlorophylle puisque ces deux stress affectent de façon drastique le métabolisme et la structure des chloroplastes. Les réactions des plantes à la chaleur et au froid comprennent des changements aux niveaux moléculaire, physiologique et cellulaire. En outre, les contraintes dues au froid et à la chaleur peuvent également réduire l'absorption d'eau par les plantes en raison de la diminution de leur potentiel hydrique, ce qui peut entraîner une déshydratation (Nievola *et al.*, 2017 ; Levitt, 1980).

### **I.1.5 pH du sol**

Le pH du sol est essentiel pour la solubilité des différents ions métalliques, la disponibilité des nutriments et les propriétés physiques du sol (Dutta et Bora, 2019 ; Msimbira et Smith, 2020). Le pH élevé ou faible des sols est un problème mondial pour la productivité agricole (Dutta et Bora, 2019 ; Salwan *et al.*, 2019 ; Zerrouk *et al.*, 2019). La salinité des sols agricoles est également une contrainte sérieuse pour la croissance des plantes. Cette condition de stress provoque une carence en nutriments, une toxicité ionique, un stress osmotique et oxydatif, réduisant le rendement des cultures agricoles (Dutta et Bora, 2019 ; Salwan *et al.*, 2019).

Dans des conditions de salinité ou dans des sols alcalins, le pH élevé, affecte la biodisponibilité des nutriments, provoquant un stress osmotique, une carence en nutriments et une augmentation de la production d'espèces réactives de l'oxygène (Dutta et Bora, 2019 ; Salwan *et al.*, 2019). Dans les sols acides, le faible pH et la forte concentration d'ions aluminium entraînent une toxicité et la formation de complexes d'acide phosphorique, ce qui rend le phosphore indisponible pour les plantes (Dutta et Bora, 2019 ; Zerrouk *et al.*, 2019).

# Chapitre 2 :

## PGPR et leurs interactions dans la rhizosphère

**I. Rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)**

Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) sont un groupe unique de bactéries qui colonisent la rhizosphère et les racines des plantes. Ils sont impliqués dans une multitude d'interactions avec la plante et bénéficient d'elle d'un point de vue nutritionnel et pathologique. Le rôle bénéfique du PGPR s'étend de la fixation de l'azote atmosphérique, de la solubilisation des phosphates, de la production de sidérophores, de la synthèse de régulateurs de croissance des plantes et de la protection conférée aux plantes par la production d'antibiotiques et aide finalement les plantes à acquérir une résistance. Les microbes sont également utilisés à des fins de bioremédiation et agissent ainsi comme un agent de nettoyage respectueux de l'environnement. Les PGPR ont présenté un immense intérêt dans la communauté scientifique et sont devenus un outil très fiable pour une approche écologique et pour la production agricole durable (Trinath et Junaid, 2021).

Les PGPR peuvent être classées en deux types en fonction de leur degré d'association avec les cellules racinaires. Elles sont divisées en extracellulaires (ePGPR) et intracellulaires (iPGPR) (Gray et Smith, 2005 ; Viveros et al., 2010). Les ePGPR habitent la rhizosphère (principalement le rhizoplane) ou dans l'espace intracellulaire du cortex racinaire. Tandis que les iPGPR résident, principalement, à l'intérieur des nodules. Les genres bactériens appartenant aux PGPR extracellulaires sont *Azotobacter*, *Serratia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter*, *Micrococcus*, *Pseudomonas* et *Burkholderia*. Par contre, les bactéries endophytes appartenant aux PGPR intracellulaires incluent *Allorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, et *Rhizobium*, ainsi que les espèces de *Frankia*, qui peuvent fixer l'azote atmosphérique chez les plantes actinorhiziennes (Goudaa et al., 2018).

**II. Rhizosphère**

L'agronome et physiologiste végétale allemand Hiltner (1904) a décrit la rhizosphère comme un environnement créé par les interactions entre les exsudats racinaires et les micro-organismes, qui peuvent soit utiliser les matières organiques, libérées comme sources de nutriments, soit être inhibées par celles-ci. La relation plante-microbe est plus souvent basée sur la première, où les microbes profitent des nutriments fournis par la plante. En retour, les microbes peuvent aider la plante, par exemple, en rendant les nutriments disponibles ou en produisant des composés favorisant la croissance des plantes, ou peuvent lui nuire, par

exemple, en agissant comme agents phytopathogènes. En général, les microbes qui habitent la rhizosphère servent d'intermédiaire entre la plante, qui a besoin de nutriments inorganiques solubles, et le sol, qui contient les nutriments nécessaires mais le plus souvent sous des formes complexes et inaccessibles. Les micro-organismes de la rhizosphère fournissent ainsi un lien critique entre les environnements de la plante et du sol (Roberto *et al.*, 2007).

## **II.1 Nature des rhizodépôts et leur rôle dans la rhizosphère**

Une grande variété de composés organiques libérés par les plantes se trouve dans la rhizosphère. Ces composés se différencient en :

### **II.1.1 Exsudats**

Ce sont des substances hydrosolubles de faible poids moléculaire tels que les sucres, les acides aminés, les acides organiques, les phytosidérophores, les flavonoïdes, les vitamines comme B1, B2, B6, la thiamine, la riboflavine, la pyridoxine et certaines hormones, Elles sortent de la racine en suivant le gradient de concentration entre le cytosol de la racine et la solution du sol. La part des exsudats est la plus importante dans la rhizodéposition (Uren, 2007).

### **II.1.2 Sécrétions**

Ce sont des composés de poids moléculaire le plus souvent élevé. Elles sont représentées par les mucilages, les polymères de carbohydrates et les enzymes telles que des invertases, des cellobiases, des phosphatases. Leur libération dans le sol est dépendante du métabolisme énergétique. Elles jouent un rôle très important dans le maintien de la stabilité du sol (Kennedy et de Luna, 2004).

### **II.1.3 Mucilage**

Il représente le matériel gélatineux présent à la surface des racines, au niveau de la zone d'élongation et d'absorption (Uren, 2007). Le mucilage est un mélange de racines dégradées par la microflore du sol, de cellules microbiennes et de produits de synthèse microbiennes, associés aux colloïdes du sol. Il est constitué en grande partie par des polysaccharides de poids moléculaire élevé et se présente sous la forme d'un réseau fibrillaire et granuleux (Knee *et al.*, 2001).



#### **II.1.4 Lysats**

Ils sont libérés quand les cellules des tissus corticaux des racines s'autolysent, ils incluent aussi les cellules desquamées de la coiffe et les membranes cellulaires (Bell-Perkins et Lynch, 2002). La dégradation microbienne des parois permet par ailleurs de libérer le contenu cytoplasmique de ces cellules.

#### **II.1.5 Gaz**

Les gaz comme l'éthylène, le CO<sub>2</sub>, le propylène, des alcools (éthanol, méthanol) et des aldéhydes (formaldéhyde, acétaldéhyde, propionaldéhyde) sont exportés vers le sol par respiration. Ils peuvent aussi influencer à distance la germination de spores fongiques.

Les rhizodépôts impliquent un effet qualitatif et quantitatif sur la microflore de la rhizosphère (Walker *et al.*, 2003). En effet, les débris racinaires, le mucilage et les exsudats représentent les plus importantes sources de matière organique apportée au sol. Ceux-ci sont impliqués dans de nombreux processus incluant le maintien du contact racine-sol, l'acquisition de nutriments, les associations plante/micro-organismes, la régulation de la croissance des plantes et la détermination des structures des communautés microbiennes dans la rhizosphère (Whipps, 2001). En effet, la flore rhizosphérique utilise soit les biomatériaux libérés comme source d'éléments nutritifs, soit être inhibée par eux (Walker *et al.*, 2003 ; Brimecombe *et al.*, 2008).

Du fait de leur solubilité dans l'eau, leur mobilité ainsi que leur incorporation rapide dans les cellules microbiennes, les rhizodépôts peuvent changer le taux de décomposition de la matière organique du sol dans l'environnement de la racine (Brimecombe *et al.*, 2008). Ils interviennent, également, dans la régulation de la biodisponibilité des métaux lourds dans le sol comme, par exemple, la séquestration de l'aluminium pour réduire sa phytotoxicité.

D'autre part, les acides organiques présents dans les exsudats jouent un rôle important dans l'acquisition du phosphore. Enfin, les rhizodépôts et, plus particulièrement, les mucilages ont aussi une action lubrifiante, permettant à la racine de progresser dans le sol en limitant les blessures mécaniques causées par les particules de sol (Keneni *et al.*, 2010).

## II.2 Les agents influençant sur la rhizosphère

Il a été constaté que de nombreux facteurs environnementaux influencent la quantité et la composition des exsudats racinaires et donc l'activité des populations microbiennes de la rhizosphère. La composition microbienne et la richesse spécifique à l'interface sol-plante sont directement ou indirectement liées aux exsudats racinaires et varient donc selon les mêmes facteurs environnementaux qui influencent l'exsudation (Roberto *et al.*, 2007). Essentiellement, la rhizosphère peut être considérée comme l'interaction entre le sol, les plantes et les micro-organismes.

Parmi les facteurs qui affectent particulièrement de rhizosphère :

### II.2.1 Présence de microorganisme

Il a été démontré que la présence de micro-organismes dans la rhizosphère augmente l'exsudation racinaire. Cette stimulation de l'exsudation se produit en présence de bactéries libres telles qu'*Azospirillum spp*, *Azotobacter spp* et les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR), et en présence d'organismes symbiotiques tels que les mycorhizes. L'exsudation accrue des racines s'est également avérée spécifique à l'espèce ; Meharg et Killham (1995) ont découvert que les métabolites produits par *P. aeruginosa* stimulaient une multiplication par 12 des exsudats marqués au <sup>14</sup>C par le ray-grass vivace. Cependant, dans les mêmes conditions, les métabolites d'une espèce d'*Arthrobacter* n'ont eu aucun effet sur l'exsudation racinaire (Roberto *et al.*, 2007).

### II.2.2 Colonisation bactérienne de la rhizosphère

La colonisation bactérienne de la rhizosphère est essentielle pour l'établissement d'interactions plantes-bactéries qui représentent un déterminant clé de la santé et de la productivité des plantes (Granato *et al.*, 2019). Les plantes influencent la colonisation bactérienne principalement en modulant la composition de leurs exsudats racinaires et en créant une réponse immunitaire innée. Le résultat est un filtrage horizontal des bactéries du sol environnant, résultant en un gradient de diversité bactérienne réduite couplé à un degré plus élevé de spécialisation bactérienne vers la racine. Les interactions bactéries-bactéries (BBI) sont également répandues dans la rhizosphère (Deines and Bosch, 2016), influençant la persistance bactérienne et la colonisation des racines par les échanges métaboliques, la sécrétion de composés antimicrobiens et d'autres processus. Traditionnellement, la

colonisation bactérienne a été examinée dans des conditions de laboratoire stériles qui atténuent l'influence des BBI (Niu *et al.*, 2017; Voges *et al.*, 2019). En utilisant des communautés bactériennes synthétiques simplifiées combinées à des plateformes d'imagerie microfluidique et à des approches de criblage par mutagenèse par transposon, nous sommes désormais en mesure de commencer à démêler les mécanismes moléculaires en jeu lors des premières étapes de la colonisation racinaire (Mee *et al.*, 2014). Cet examen explore l'état actuel des connaissances concernant la colonisation des racines bactériennes et identifie les outils clés pour l'exploration future (Hayley E Knights *et al.*, 2021).

### **III. Rôle des PGPR comme phytostimulateurs**

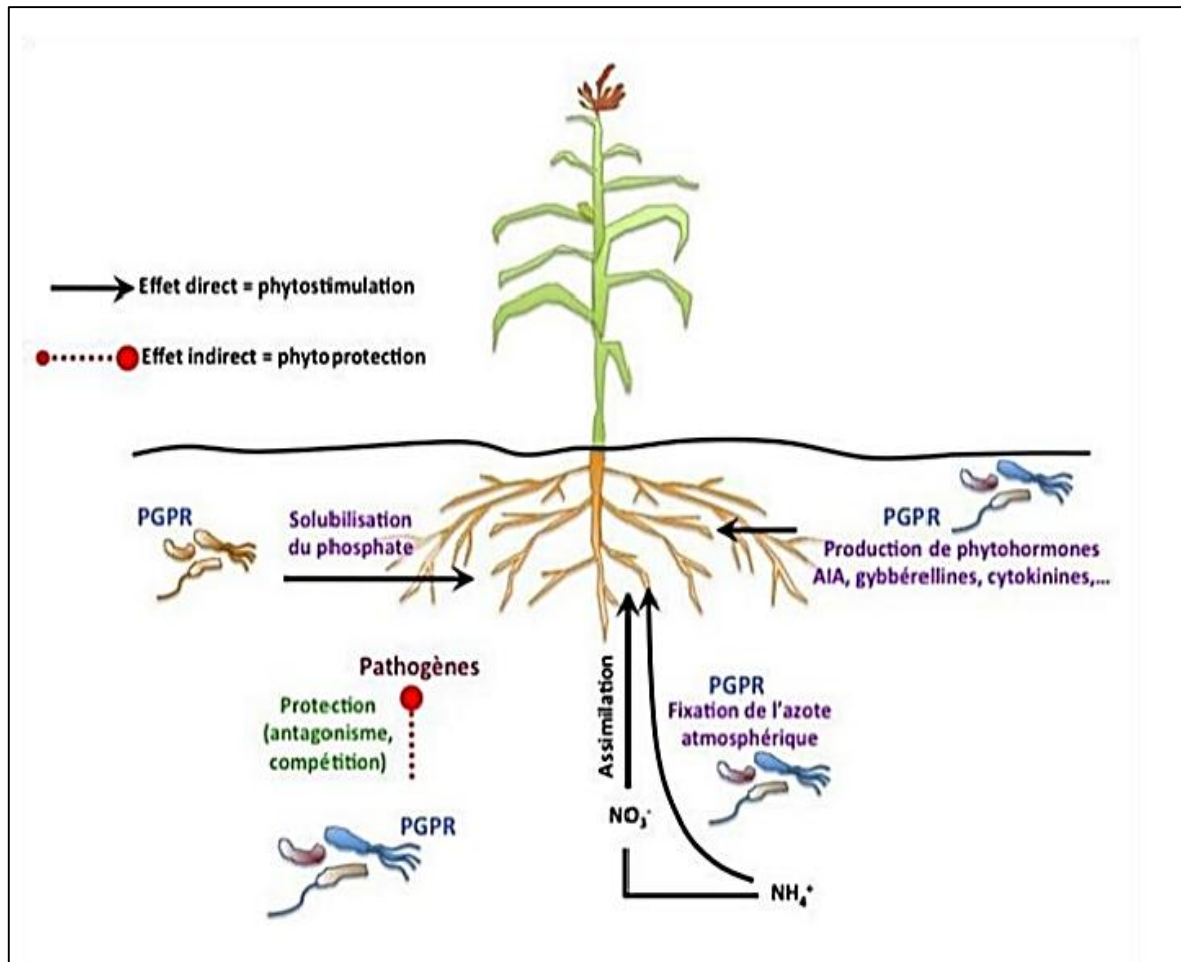
Les PGPR améliorent la croissance des plantes en raison de traits spécifiques par des mécanismes directs et indirects, qui impliquent d'améliorer la physiologie des plantes et de fournir une résistance à différents phytopathogènes par divers modes et actions. Celles-ci incluent la fixation des nutriments, la neutralisation du stress biotique et abiotique et la production de composés organiques volatils (COV) et d'enzymes pour prévenir les maladies. De nombreux PGPRS peuvent augmenter l'enzyme antioxydant, empêchant ainsi la cellule végétale du stress oxydatif (Gruau *et al.*, 2015).

# Chapitre 3:

## Mécanismes d'action des PGPR

## I. Mécanisme d'action de PGPR

Les rhizobactéries sont des bactéries stimulatrices de la croissance végétale. Leurs effets positifs sur la plante se réalisent par des mécanismes d'actions directs ou indirects



**Figure1** : Mécanismes phytobénéfiques des PGPR dans la rhizosphère (D'après Anonyme, 2016).

### I.1 Mécanismes directs

#### I.1.1 Fixation de l'azote

L'azote ( $\text{N}_2$ ) est un nutriment essentiel pour les plantes, et le  $\text{N}_2$  moléculaire présent dans l'atmosphère ne peut pas être utilisé directement par les plantes en raison de l'apport élevé d'énergie nécessaire à sa conversion en une forme disponible pour les plantes (Santi *et al.*, 2013). Le  $\text{N}_2$  est converti en nitrates et nitrites par le processus de fixation de microbes symbiotiques ou de diazotrophes libres (Jackson *et al.*, 2008). Le  $\text{N}_2$  moléculaire est utilisé par les plantes par la fixation biologique de l'azote (BNF), un processus de conversion du  $\text{N}_2$

en ammoniac ( $\text{NH}_3$ ) par des bactéries/rhizobactéries fixatrices d'azote dotées d'un système enzymatique de nitrogénase (Ahemad et Kibret, 2014).

Bien que *Rhizobium* et *Bradyrhizobium* soient les principaux genres impliqués dans la BNF, plusieurs espèces de la famille des *Enterobacteriaceae* sont également documentées comme diazotrophes, principalement celles isolées de la rhizosphère des plantes. Les genres entériques avec quelques diazotrophes représentatifs comprennent *Citrobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Enterobacter* et de nombreuses espèces non identifiées (Hayat *et al.*, 2010). End'autres espèces bactériennes ayant une activité de fixation de l'azote comprennent *Beijerinckia dextrii*, *Azotobacter vinelandii*, *Enterobacter cloacae*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas putida*, *Citrobacter freundii*, et *Pseudomonas fluorescens* (Akram *et al.*, 2017 ; Kashyap *et al.*, 2017 ; Kumar *et al.*, 2018).

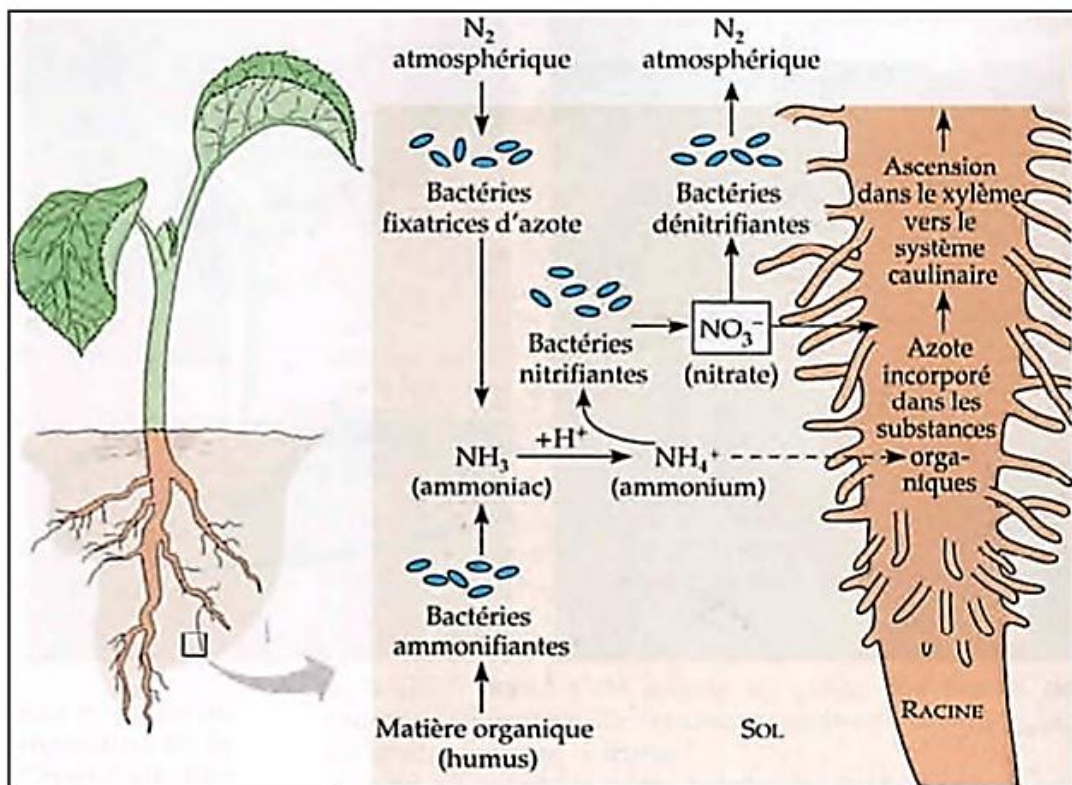


Figure 2 : Fixation biologique de nitrogène (anonyme 1, 2013).

### I.1.2 Solubilisation du phosphate

Le phosphore (P) est l'un des nutriments essentiels pour les plantes car sa pénurie limite la production agricole à un niveau dangereux. Les sols tropicaux et subtropicaux sont considérés comme déficients en P en raison de leur forte acidité (Kamilova *et al.*, 2006). Le phosphore

est présent dans les sols en quantités énormes, à la fois sous forme organique et inorganique. Ainsi, dans la plupart des cas, il n'est pas nécessaire d'appliquer du P exogène si le pool de P déjà disponible est mis à la disposition des plantes. Divers microbes solubilisent la forme inorganique des phosphates dans le sol, comme le phosphate naturel (RP).

Les espèces bactériennes solubilisant le phosphate minéral (PSB) comme *B. megatherium*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *O. anthropi TRS-2* et *Pseudomonas striata* sont signalées comme mobilisant les phosphates liés au sol (Chakraborty *et al.*, 2009). Ils ont rendu le sol riche en acides organiques, rendant ainsi le sol acide et libérant les phosphates liés.

*Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Burkholderia*, *Microbacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Erwinia*, et *Flavobacterium* sont parmi les genres bactériens les plus importants pour la solubilisation des phosphates du sol. (Bhattacharyya et Jha 2012 ; Shahid *et al.*, 2012, 2015, 2018 ; Mahmood *et al.*, 2018). Les PSB améliorent également la croissance des plantes en fixant l'azote atmosphérique, en fournissant aux plantes d'autres oligo-éléments comme le Zn, le Fe, etc. ou en synthétisant les substances qui sont importantes pour la croissance des plantes (Ahemad, 2015).

### **I.1.3 Production de phytohormones**

Cinq groupes de phytohormones sont synthétisés par les PGPR tels que les auxines, les gibbérellines, les cytokinines, l'acide abscissique et l'éthylène. Ces phytohormones sont très importantes parce qu'elles agissent comme des signaux de communication entre la plante hôte et sa microflore (Tsavkelova *et al.*, 2006). L'auxine, en particulier la production d'acide indole-3-acétique (IAA) par les microbes, revêt une grande importance et a été signalée il y a longtemps. Il a été déclaré que ~80% des microbes isolés de la rhizosphère de nombreuses cultures synthétisent des auxines comme métabolites secondaires. Par conséquent, l'IAA est très importante dans les interactions plantes-rhizobactéries (Spaepen et Vanderleyden, 2011). Diverses espèces de rhizobactéries, telles que *Agrobacterium*, *Enterobacter spp*, *Azospirillum spp*, *Alcaligenes spp*, *Azotobacter spp*, *Acetobacter spp*, *Rhizobium spp*, *Erwinia spp*, *Herbaspirillum spp* et *Bradyrhizobium spp*. *Bradyrhizobium spp* ont été documentées comme étant des bactéries productrices d'auxine. (Tsavkelova *et al.*, 2006).

De nombreuses bactéries rhizosphériques telles qu'*Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Acinetobacter*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Flavobacterium*, *Rhizobium*, *Bacillus*, *Xanthomonas* et *Clostridium* sont connues pour produire des

gibbérellines (Tsavkelova *et al.*, 2006). De plus, les rhizobactéries appartenant aux genres *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Bacillus* et *Pseudomonas* ont été signalées pour leur capacité à produire des cytokinines. Ainsi, les PGPR ont une énorme capacité de production de phytohormones. Des études ont indiqué que l'IAA, les gibbérellines, et les cytokinines produites par les PGPR sont bénéfiques pour les plantes dans en termes d'alimentation et de transduction de signaux. Les PGPR aident également les plantes à réguler les niveaux d'éthylène endogène en réponse à divers stress (Spaepen *et al.*, 2008).

#### **I.1.4 Production de sidérophores**

Les PGPR sécrètent des sidérophores de faible poids moléculaire ayant la capacité de chélater le fer, ce qui rend l'accès au fer très difficile pour les autres microbes. Les sidérophores se lient la forme soluble de fer du sol pour le rendre disponible aux plantes (Chakraborty *et al.*, 2009). Ainsi, le complexe sidérophore-Fe est absorbé par les racines des plantes (Crowley, 2006). *Pseudomonas fluorescens* et *Pseudomonas putida* sont les espèces PGPR productrices de sidérophore les plus connues.

Dans des conditions limitant le Fe, de nombreux agents pathogènes, en particulier les champignons, sont incapables de se développer normalement (Compant *et al.*, 2005). Les sidérophores synthétisés par les *Pseudomonas* des ont une grande capacité à chélater le Fe et sont donc considérés comme des agents de biocontrôle (Cornelis, 2010 ; Weller *et al.*, 2002).

#### **I.1.5 Production des EPS**

Les exopolysaccharides bactériens (EPS) sont un mélange naturel de polymères de haut poids moléculaire libérés par les bactéries dans leur environnement, sécrétion qui est produite en réponse à une variété de stress externes, y compris la salinité, la sécheresse, la toxicité des métaux lourds et les changements de température (Donot *et al.*, 2012 ; Marvasi *et al.*, 2010). En outre, les EPS sont impliqués dans l'agrégation cellule-cellule qui est cruciale pour l'ancrage des bactéries et l'adhésion aux racines des plantes (Hori et Matsumoto, 2010 ; Fazli *et al.*, 2010). Ces caractéristiques font du SPE un facteur important à exploiter dans la protection des végétaux contre différents types de stress par application bactérienne. Par rapport à d'autres caractéristiques bien connues des bactéries bénéfiques associées aux plantes, les effets des SPE sur l'amélioration du stress abiotique des plantes sont encore sous-explorés.



De nombreux PGPR sont capables de sécréter des substances polymères extracellulaires ou des exopolysaccharides (EPS) qui forment des bio films et facilitent l'adhésion à la surface des racines des plantes. Par conséquent, PGPR produisant EPS peut jouer un rôle important dans le soulagement des stress abiotiques dans les plantes. Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont porté sur les effets bénéfiques de la PGPR pour améliorer la croissance des plantes et atténuer les stress biotiques et abiotiques. Cependant, le rôle des SPE bactériennes pour atténuer les stress abiotiques et aider les plantes à s'adapter à leur environnement est encore à l'étude. Cette revue tente de décrire et d'analyser les mécanismes par lesquels l'EPS améliore la tolérance au stress abiotique des plantes. De plus, afin de fournir un aperçu de la tolérance à l'égard du stress abiotique Médie par le SPE du PGPR, nous examinons comment les changements environnementaux externes influencent la composition et la structure du SPE bactérien durant les interactions entre les plantes et les bactéries et leur effet sur l'atténuation du stress (Morcillo *et al.*, 2021).

#### **I.1.6 Production des solutés compatibles**

Les PGPR synthétisent ou accumulent certaines molécules dites « solutés compatibles », car compatibles avec le fonctionnement physiologique de la cellule entière ; ces molécules permettent à la cellule de s'adapter aux conditions sévères de stress salin, thermique, nutritionnel, oxydatif etc. (Caldas *et al.*, 1999 ; Oren, 2003). De même, le stress abiotique active chez les PGPR la synthèse de biomolécules actives jouant un rôle dans le captage des nutriments et l'adaptation de ces microorganismes et des plantes co-environnantes aux conditions inhabituelles.

L'accumulation de solutés compatibles est souvent prise comme une stratégie de base pour la protection et la survie des plantes sous stress salin et stress hydrique. L'application exogène de solutés compatibles tels que la proline et la glycine bêtaïne a retenu l'attention de nombreux chercheurs depuis plusieurs années.

La proline exogène et la glycine betaine augmentent la tolérance des plantes au stress salin (Appel et Hirt, 2004). Ces osmoprotecteurs peuvent atténuer les effets délétères de la salinité. Une autre approche biologique existe, elle consiste en l'inoculation des plantes par les rhizobactéries afin de favoriser leur croissance. L'utilisation des technologies microbiennes dans l'agriculture s'étend très rapidement par l'identification de nouvelles souches bactériennes efficaces dans l'amélioration de la croissance des plantes. Les microorganismes

rhizosphériques, en général, exercent sur les plantes diverse effets influençant leur développement (Kloepper et Beauchamp, 2015). Ils peuvent également améliorer leur compétitivité et leurs réponses aux facteurs de stress externes. Ainsi, l'inoculation des plantes stressées par des souches PGPR atténue les effets stress salin et hydrique, elles améliorent la germination des graines, la stabilisation membranaire des plantules et activent les systèmes enzymatiques antioxydantes différents paramètres sont en étroite corrélation avec la tolérance des plantes au stress abiotique (Mouradi *et al.*, 2016).

### **I.1.7 Production des enzymes antioxydant**

Les plantes exposées à des stress multiples conduisent à la production de ROS, tels que les radicaux anions superoxydes, le peroxyde d'hydrogène, les radicaux hydroxyles et l'oxygène singulet, qui réagissent avec des biomolécules telles que les protéines, les lipides et les acides nucléiques, et conduisent à des dommages oxydatifs aux composants cellulaires, entravant ainsi leurs fonctions normales (Zushi et Matsuzoe, 2009 ; Khan et Siddiqui, 2019). Pour surmonter l'impact négatif de ces espèces d'oxygène réactif, les plantes développent des systèmes de défense antioxydants qui limitent l'accumulation d'espèces d'oxygène réactif et atténuent les dommages oxydatifs dus aux environnements stressés (Miller et al, 2010). Les systèmes de défense antioxydants dans les plantes peuvent être enzymatiques ou non enzymatiques. Des enzymes telles que SOD, POD, catalase (CAT), ascorbate peroxydase (APX) et glutathion réductase (GR), et des composants non enzymatiques tels que le tocophérol, les flavonoïdes, les phénols, le glutathion et l'acide ascorbique sont associés dans le piégeage des molécules ROS (Khan *et al.*, 2019 ; Rajput *et al.*, 2021). On a signalé que l'inoculation de PGPR réduit les dommages oxydatifs aux plantes causés par de multiples stress abiotiques tels que la sécheresse, la salinité, l'eau et les métaux lourds en activant des systèmes de défense antioxydants dans les plantes (Vardharajula *et al.*, 2011 ; Himabindu *et al.*, 2016).

La PGPR a induit une expression accrue d'enzymes antioxydantes telles que la superoxyde dismutase, la peroxydase, la catalase et la polyphénol oxydase (Chakraborty *et al.*, 2013 ; Zahir *et al.*, 2019). L'inoculation PGPR améliore le statut antioxydant des plantes. L'inoculation de *Pseudomonas lini*, de *Serratia plymuthica* et de la combinaison des deux bactéries a diminué de façon significative les effets néfastes des dommages oxydatifs en augmentant la production d'enzymes antioxydantes telles que SOD et POD dans *Zizyphus jujube* (Zhang *et al.*, 2020).

## I.2 Mécanismes indirects

Les mécanismes indirects sont essentiellement le processus employé par les PGPR pour contrôler les phytopathogènes afin de créer un environnement propice à la croissance normale des plantes. Les PGPR sont capables de contrôler les agents infectieux en générant des inhibiteurs de croissance (c.-à-d., des antibiotiques, antioxydants, et enzymes de lyse) ou en améliorant le potentiel physiologique et génétique naturel des plantes pour lutter contre les agents pathogènes. Ainsi, il est possible que les associations de rhizobactéries déclenchent certains mécanismes naturels chez les plantes, un processus connu sous le nom de résistance systémique induite (ISR) (Lugtenberg et Kamilova 2009). De nombreuses espèces de rhizobactéries telles que *Pseudomonas fluorescens*, *Proteus secreta*, et *Bacillus* ont été signalées comme produisant une variété de molécules antifongiques dans des conditions in vitro (Verma *et al.*, 2013). En outre, l'ISR joue un rôle important dans la signalisation du jasmonate et de l'éthylène à l'intérieur des cellules végétales, et ces hormones sont impliquées dans l'induction de la résistance systémique des plantes (Glick, 2012). Les mécanismes impliqués dans la lutte contre les agents pathogènes des plantes par les PGPR sont la compétition, la croissance rapide, l'antibiose, la synthèse de bactériocines, la libération extracellulaire d'enzymes hydrolytiques et la production de sidérophores (He et Yang, 2007).

### I.2.1 Antibiotiques

Les antibiotiques sont des composés organiques de faible poids moléculaire qui limitent directement le métabolisme et la croissance cellulaire de divers microbes (Mazhar et al, 2016). La synthèse d'antibiotiques est censée être le traitement le plus efficace et l'activité antagoniste pour inhiber les phytopathogènes. Divers microbes sont connus pour produire ces composés lorsqu'ils résident dans la zone de la rhizosphère (Bharti et Tewari, 2015 ; Zhou *et al.*, 2016). Les PGPR produisent certains antibiotiques, par exemple la kanosamine, 2,4-diacetylphloroglucinol (2,4-DAPG), etc. (Martínez-Viveros *et al.*, 2010).

La souche bactérienne de *P. fluorescens BL915* est impliquée dans la synthèse de l'antibiotique connus sous le nom de pyrrolnitrines, qui ont la capacité d'inhiber la croissance de *Rhizoctonia solani* dans le coton. Un autre composé antibiotique, le 2,4-DAPG, est produit par les *Pseudomonas* et est l'antibiotique le plus efficacement étudié pour la destruction de la membrane de *Pythium spp.* (De Souza *et al.*, 2003). Les *Pseudomonas* des sont également connues pour synthétiser des composés phénazine avec un grand potentiel antibiotique contre

des pathogènes tels que *Gaeumannomyces graminis* et *Fusarium oxysporum* (Beneduzi *et al.*, 2012). Certaines molécules antibiotiques (circuline, polymyxine, et colistine) sont produites par *Bacillus spp.* Et sont largement utilisées pour lutter contre les pathogènes non seulement fongiques mais aussi bactériens (Maksimov *et al.*, 2011). Ainsi, les antibiotiques jouent un rôle clé dans les interactions plante-bactérie en termes de biomasse végétale et des avantages pour la santé (Fernando *et al.*, 2005).

### I.2.2 Bactériocines

Les toxines protéiniques appelées bactériocines sont produites par les PGPR qui vivent dans un environnement hautement compétitif avec les agents pathogènes des plantes. Les PGPR constituent le principal groupe de microbes impliqués dans la production de ces inhibiteurs (Riley et Wertz, 2002). Les bactériocines ont un mécanisme très efficace et reconnu pour inhiber ou réduire la croissance des phytopathogènes (Benedetto). Réduire la croissance des phytopathogènes (Beneduzi *et al.*, 2012). Les protéines de colicine sont les bactériocines les plus importantes synthétisées par *Escherichia coli*. D'autres bactériocines telles que les *mégacines*, les *marcescines*, les *cloacines* et les *pyocines* sont activement synthétisées par *B. megaterium*, *Serratia marcescens*, *Enterobacter cloacae* et *P. pyogenes*, respectivement, et sont utilisées dans des expériences de biocontrôle (Cascales *et al.*, 2007 ; Abriouel *et al.*, 2011).

### I.2.3 Cyanure d'hydrogène (HCN)

Les PGPR produisent un composé de faible poids moléculaire à potentiel antifongique connu sous le nom de cyanure d'hydrogène (HCN) (Bashan et De-Bashan, 2005). Pour de nombreux métaux enzymes métalliques, le HCN agit comme un inhibiteur, par exemple, les oxydases du cytochrome c. Une enzyme connue sous le nom de connue sous le nom de HCN synthétase est impliquée dans la synthèse du HCN à partir de la glycine (Blumer et Haas, 2000). De nombreuses espèces bactériennes telles que *Alcaligenes*, *Rhizobium*, *Aeromonas*, *Bacillus*, et *Pseudomonas* ont le potentiel de synthétiser le HCN (Charest *et al.*, 2005 ; Ahmad *et al.*, 2008 ; Kumar *et al.*, 2014). Le rôle de HCN dans la suppression du nœud de la racine et du black rot de la tomate et du tabac causés par les *nématodes Thielaviopsis basicola* et *Meloidogyne javanica*, respectivement, est bien établi. (Siddiqui 2005 ; Martínez-Viveros *et al.*, 2010). De plus, le HCN synthétisé par *Pseudomonas spp.* Dans la rhizosphère a réduit la prolifération des racines d'*Arabidopsis* à la suite de l'inhibition d'un auxilaire. En raison de

l'inhibition d'un gène sensible à l'auxine (Rudrappa *et al.*, 2008 ; Martínez-Viveros *et al.*, 2010).

#### **I.2.4 Résistance systémique induite (RSI)**

La suppression des maladies peut être assurée par des rhizobactéries non pathogènes qui induisent une résistance des plantes contre les effets délétères des agents pathogènes, un mécanisme connu sous le nom de résistance systémique induite (RSI). Ce mécanisme est connu sous le nom de résistance systémique induite (RSI). Il s'agit d'une condition qui active les attributs génétiques et physiologiques liés à la défense des plantes lors de l'apparition d'une maladie ou d'une infection.

Chez les plantes, la RSI est similaire à résistance systémique acquise induite par les pathogènes (SAR) dans laquelle les bactéries inductrices et le pathogène stimulant persistent. Ainsi, la résistance induite fournit plus de résistance induite donne plus de force aux plantes contre les pathogènes (Silveira *et al.*, 2012). Il est tout à fait possible que même souche produise une résistance contre plusieurs agents pathogènes dans la même plante. En particulier, les *Pseudomonas* et les *Bacillus spp.* Sont les rhizobactéries les plus examinées pour activer la RSI (Kloeme *et al.*, 2012). Pour activer l'ISR (Kloepper *et al.*, 2004 ; Van Wees *et al.*, 2008). Inducteurs de résistance et antagonistes peuvent être collectivement utiles dans la formulation de nouveaux inoculants en raison de leur capacité à induire la résistance nouveaux inoculants en raison de leur effet cumulatif pour les stratégies de biocontrôle afin d'améliorer efficacement la productivité agricole (Tariq *et al.*, 2017).

#### **I.2.5 Tolérance systémique induite (TSI)**

Comme l'ISR contre les stress biotiques, les réponses de défense induites par différents PGPR pour résister aux stress abiotiques impliquent généralement des mécanismes hautement régulés, y compris la régulation des phytohormones, l'accumulation de ROS, la production d'EPS (exopolysaccharide), l'activité de l'ACC-désaminase, la sécrétion de métabolites secondaires, de COV, de machines antioxydantes, et l'activation de gènes liés à la défense qui conduisent à la tolérance systémique induite (IST) et a été bien documentée par (Meena *et al.*, 2020). De telles réponses impliquent également un réseau d'hormones végétales hautement coordonnées telles que l'acide abscissique (ABA), les gibbérellines (GA), l'éthylène (ET), les auxines (acide indole acétique, IAA), les cytokinines (CK), l'acide jasmonique (JA), l'acide salicylique (SA) et les brassinostéroïdes (BR). Ces hormones végétales agissent

habituellement comme les molécules de signalisation clés déclenchant des cascades de signalisation complexes qui conduisent ensuite à la stimulation de changements physiologiques et morphologiques, conduisant éventuellement à la tolérance ou à la résistance des stress abiotiques (Nephali *et al.*, 2020). Plusieurs études moléculaires ont décrit que la PGPR induit une tolérance au stress (biotique et abiotique) par diaphonie entre diverses phytohormones et le réseau de signalisation approprié (Khan *et al.*, 2020). Différents mécanismes d'IST par plusieurs éliciteurs stimulés par l'inoculation de PGPR ont également été démontrés pour l'atténuation des stress abiotiques (Silva *et al.*, 2020). Dans des conditions de stress salin, l'inoculation de la tomate par la PGPR *Sphingobacterium BHU-AV3*, qui montre une protection totale de la plante par l'IST, était due à une réduction des niveaux de ROS, à une augmentation des activités enzymatiques antioxydantes et à l'expression multiisoforme de la superoxyde dismutase (SOD), de la polyphénol oxydase (PPO) et de la peroxydase (POD) dans les racines de la plante (Vaishnav *et al.*, 2020). Chez le blé, l'IST a été provoquée par un *Aeromonas sp.* Halotolérant. (Souches SAL17 et SAL21) via la production de nombreuses acyl homosérines lactones (AHL) pour atténuer le stress salin (Nawaz *et al.*, 2020). Lors d'une contrainte de métaux lourds, *Pseudomonas SFP1*, qui est une espèce tolérante aux métaux, produit de l'IAA (Saif *et al.*, 2018). Elle sécrète également de nombreuses enzymes pour la dégradation de la paroi cellulaire, notamment les chitinases, la cellulose, la protéase, la glucanase, les lipopolypeptides et le HCN, qui inhibent les champignons, les bactéries et les virus pathogènes des plantes, et qui retiennent également les nématodes (Abd El-Daim *et al.*, 2019). Différents traitements PGPR connus pour induire une tolérance systémique chez le blé contre les stress abiotiques, y compris la salinité, la sécheresse, la chaleur et le froid, ont été bien étudiés.

# Chapitre 4:

Rôle de PGPR dans l'atténuation de  
différents types de stress abiotique

### I. Atténuation de l'effet du stress salin

Le stress lié à la salinité est un important facteur de dissuasion de la production agricole. Il a des effets dévastateurs sur la croissance et la reproduction des plantes, entraînant une baisse du rendement. Les plantes ont une capacité inhérente à répondre à des types spécifiques de stress. La PGPR joue un rôle clé dans la tolérance au stress salin et la promotion de la croissance des plantes (Alka Sagar *et al.*, 2021). Les PGPR peuvent atténuer le stress de salinité chez les plantes grâce à de nombreux mécanismes synergiques, y compris la régulation osmotique en provoquant l'accumulation d'osmolytes. La signalisation des phytohormones, en augmentant l'absorption des nutriments et en atteignant l'homéostasie des ions, et en réduisant le stress oxydatif grâce à une activité antioxydante accrue (Fazeli-Nasab *et al.*, 2019).

**Tableau 1 :** Rôle de la PGPR dans l'amélioration des cultures et des plantes en situation de stress salin.

PGPR	Plantes	Réponse	Références
<i>Bacillus cereus</i> , <i>Pseudomonas species</i>	Riz	<ul style="list-style-type: none"><li>• Augmentation de N (26 %), P (16 %), K (31 %).</li><li>• Cyanure d'hydrogène (HCN).</li></ul>	<b>Jha <i>et al.</i>, 2013</b>
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Riz	<ul style="list-style-type: none"><li>• Croissance améliorée accrue des plantes.</li></ul>	<b>Nautiyal <i>et al.</i>, 2013</b>
<i>Thalassobacillus denorans</i> , <i>Oceanobacillus kapialis</i> .	Riz	<ul style="list-style-type: none"><li>• Augmentation du pourcentage et du taux de germination.</li></ul>	<b>Shah <i>et al.</i>, 2017</b>
<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Arthrobacter sp.</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"><li>• Augmentation de la biomasse sèche, des sucres solubles totaux et de la teneur en proline.</li></ul>	<b>Upadhyay <i>et al.</i>, 2012</b>



## Chapitre 4 : Rôle de PGPR dans l'atténuation de différents types de stress abiotique

<i>Planococcus rifiet oensis.</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Croissance et rendement accrus.</li> </ul>	<b>Rajput et al., 2013</b>
<i>Thalassobacillus, Bacillus, Halomonas, Oceanobacillus, Zhihengliuella sp.</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la longueur des racines et des pousses et du poids frais des plantes.</li> </ul>	<b>Orhan et al., 2016</b>
<i>Enterobacter cloacae</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Amélioration des paramètres de croissance, de la biomasse et de la teneur en chlorophylle.</li> <li>• Fixation d'azote, RSI.</li> </ul>	<b>Singh et al., 2017</b>
<i>Klebsiella sp.</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la teneur en proline, en sucre soluble total et en protéines totales des plantes traitées.</li> </ul>	<b>Sagar et al., 2016</b>
<i>Enterobacter cloacae.</i>	Maïs	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la croissance des racines et des pousses.</li> </ul>	<b>Akram et al., 2016</b>
<i>Staphylococcus sciuri.</i>	Maïs	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Teneur accrue en nutriments, en chlorophylle et en protéines.</li> </ul>	<b>Anzuay et al., 2017</b>
Phosphate solubilisations bactérie	Maïs et arachide	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la germination des graines, de la croissance des plantes et de la teneur en P.</li> </ul>	<b>Cardinale et al., 2015</b>
<i>Curtobacterium flaccumfaciens</i>	Orge	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Croissance accrue des plantes.</li> </ul>	<b>Tank et Saraf, 2015</b>

## Chapitre 4 : Rôle de PGPR dans l'atténuation de différents types de stress abiotique

<i>P. aeruginosa</i> , <i>P. stutzeri</i>	Tomate	<ul style="list-style-type: none"> <li>Longueur accrue des racines et des pousses Niveaux significativement plus élevés de proline, abscissique.</li> </ul>	<b>Yoo et al., 2019</b>
<i>Bacillus aryabhatai</i> H19-1, <i>B. mesonae</i> H20-5	Tomate	<ul style="list-style-type: none"> <li>acide (ABA) et activité enzymatique antioxydante ont été observés.</li> </ul>	<b>Naz et al., 2009</b>
<i>B. aryabhatai</i> H19-1, <i>B. mesonae</i> H20-5	Soja	<ul style="list-style-type: none"> <li>Longueur des racines et des pousses améliorée et sec biomasse.</li> </ul>	<b>Baha et Bekki, 2015 ; Sukweenadhi et al., 2018</b>
<i>Sinorhizobium meliloti</i> , <i>Paenibacillus yon ginensis</i>	Luzerne et Ginseng	<ul style="list-style-type: none"> <li>Augmentation de la chlorophylle et des caroténoïdes.</li> </ul>	<b>Hussein et Joo, 2018</b>
<i>A. chroococcum</i> , <i>Lactobacillus</i> sp.	laitue	<ul style="list-style-type: none"> <li>Augmentation de la longueur des racines à 50 et 100 mM NaCl.</li> </ul>	<b>Li et al., 2017</b>
<i>Enterobacter cloacae</i>	canola	<ul style="list-style-type: none"> <li>Augmentation des taux de proline.</li> </ul>	<b>Rao et al., 2018</b>
<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Enterobacter</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Rhizobium</i> .	fraise	<ul style="list-style-type: none"> <li>Augmentation de la hauteur des plantes.</li> <li>Cyanure d'hydrogène (HCN).</li> </ul>	<b>Kong et Glick, 2017</b>

### II. Atténuation de l'effet du stress hydrique

Lors d'un déficit hydrique modéré ou à courte durée, les plantes maintiennent leur statut hydrique par des mécanismes de réduction des pertes d'eau ou de maximisation du prélèvement de l'eau. Il a été communément montré que l'inoculation par des rhizobactéries permet une amélioration du statut hydrique des plantes en condition limitant en eau (Creus *et al.*, 2004 ; Marulanda *et al.*, 2009 ; Arzanesh *et al.*, 2011). Outre les modifications de la teneur en eau observées chez les plantes inoculées, les PGPR induisent des ajustements plastiques conférant de nouvelles capacités aux plantes pour lutter contre les effets négatifs du stress.

**Tableau 2 :** Différentes rhizobactéries favorisant la croissance des plantes utilisées pour atténuer le stress hydrique.

PGPR	Plantes	Effet du PGPR	Références
<i>Pseudomonas putida</i>	Mais	<ul style="list-style-type: none"><li>• L'augmentation des concentrations de proline entraîne une amélioration de la teneur relative en eau, de la biomasse et une diminution des espèces réactives de l'oxygène.</li><li>• Fixation d'azote, production de sidérophores.</li></ul>	<b>Sandhya <i>et al.</i>, 2010</b>
<i>Azospirillum</i> sp.	Blé	<ul style="list-style-type: none"><li>• L'acide indole acétique (IAA) a stimulé la formation et la croissance des racines latérales, amélioré l'absorption d'eau et de nutriments.</li></ul>	<b>Arzanesh <i>et al.</i>, 2011</b>
<i>Bacillus cereus</i> , <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Serratia</i> sp.	Plante concombre	<ul style="list-style-type: none"><li>• Diminution de la teneur en malondialdéhyde et flétrissement résultant de la production d'enzymes de piégeage, teneur plus élevée en chlorophylle, amélioration de la morphologie racinaire.</li></ul>	<b>Wang <i>et al.</i>, 2012</b>
<i>Phyllobacterium brassicacearum</i>	Colza	<ul style="list-style-type: none"><li>• Augmentation de la teneur en acide abscissique entraînant une amélioration du</li></ul>	<b>Bresson <i>et al.</i>, 2013</b>

## Chapitre 4 : Rôle de PGPR dans l'atténuation de différents types de stress abiotique

		métabolisme des antioxydants.	
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Haricot Mungo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la longueur des racines et des pousses et de la teneur relative en eau, régulation positive des gènes du stress abiotique.</li> </ul>	<b>Kang et al., 2014</b>
<i>Achromobacter xylosoxidans</i> , <i>Pseudomonas oryzihabitans</i> , <i>Variovorax paradoxus</i>	Pomme de terra	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la production d'ACC-désaminase et d'auxine, diminution des concentrations d'éthylène et amélioration de la biomasse racinaire et du rendement des tubercules.</li> </ul>	<b>Belimov et al., 2015</b>
<i>Pseudomonas</i> spp, <i>Enterobacter</i> spp, <i>Bacillus sporothernoduran</i>	Tournesol	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Production de sidérophores, teneur en chlorophylle améliorée, biomasse végétale et disponibilité de nutriments comme l'azote, le fer.</li> </ul>	<b>Pourbabae et al., 2016</b>
<i>Azospirillum</i> spp.	Mais	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Teneur accrue en proline, poids sec accru des pousses, taux de croissance et de germination améliorés des semis.</li> </ul>	<b>García et al., 2017</b>
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Millet des oiseaux	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation des taux de germination des graines, amélioration du rapport de la masse sèche du sol adhérent aux racines au tissu radiculaire.</li> <li>• Fixation d'azote, Antibiotiques.</li> </ul>	<b>Niu et al., 2018</b>
<i>Variovorax paradoxus</i> , consortia of <i>Pseudomonas</i> spp.	Blé	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Amélioration des concentrations foliaires de nutriments, de la longueur des racines et des tiges, des propriétés antioxydantes et de la</li> </ul>	<b>Chandra et</b>

		biomasse végétale globale.	<i>al.</i> , 2019
<i>Bacillus</i> spp.	Mais	<ul style="list-style-type: none"><li>• Diminution des activités de l'ascorbate peroxydase et de la glutathion réductase, augmentation de la teneur en proline, amélioration de l'absorption des nutriments.</li></ul>	<b>Silva <i>et al.</i>, 2020</b>
<i>Pseudomonas azotoformans</i>	Blé	<ul style="list-style-type: none"><li>• Vitesse de germination, longueur des racines et longueur des tiges améliorées.</li></ul>	<b>Ansari <i>et al.</i>, 2021</b>

### III. Atténuation de l'effet des métaux lourds

Les mécanismes bactériens de résistance aux métaux lourds comprennent l'exclusion des métaux par une barrière perméable ou par l'exportation active de métaux à partir de la cellule ; la détoxification des métaux lourds par des modifications chimiques ; et la séquestration physique par des polymères extracellulaires se liant aux métaux comme les exopolysaccharides (EPS) et les liposaccharides (Pulsawat *et al.*, 2003 ; Guibaud *et al.*, 2003).

La structure et la composition de l'EPS favorisent la séquestration d'ions métalliques par biosorption due à l'interaction entre des ions métalliques chargés positivement et l'EPS chargé négativement. L'abondance de différents groupes fonctionnels carboxyle et hydroxyle et de substituants non glucidiques, tels que les groupes acétamido, amine, sulfhydryle et carboxyle dans les protéines, sont responsables de la caractéristique anionique et de la charge négative de l'EPS bactérien (Pulsawat *et al.*, 2003 ; Guibaud *et al.*, 2003). En raison de ces caractéristiques et d'autres propriétés physiologiques, rhéologiques et physiochimiques, l'EPS bactérien a été largement étudié pour la biorestauration des métaux lourds (Guibaud *et al.*, 2003), et des bactéries productrices d'EPS ont été suggérées comme agents auxiliaires des plantes pour la phytorestauration des métaux lourds (Ma *et al.*, 2011). Cependant, malgré le rôle bien connu des bactéries dans l'assainissement des métaux lourds, on sait peu de choses sur le rôle spécifique de l'EPS dans les interactions plante-microbe soumises à des concentrations élevées contrainte métallique.

**Tableau 3 : Biorestauration des métaux lourds par PGPR.**

PGPR	Plantes	Métaux	Rôle de PGPR	Références
<i>Brevundimonas. Diminuta, Alcaligenes faecalis.</i>	<i>Scirpus Mucronatus</i>	Mercure.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Augmentation de la phytoremédiation.</li> <li>• Diminution de la toxicité du sol.</li> </ul>	<b>Mishra et al., 2016</b>
<i>Bacillus, Staphylococcus, Aerococcus.</i>	<i>Prosopis juliflora, Lolium multiflorum</i>	Chrome Cadmium, Cuivre, Plomb et Zinc.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Améliorer l'efficacité de Phytoremédiation.</li> <li>• Tolérer une concentration élevée de Chrome.</li> </ul>	<b>Wani et Khan, 2012</b>
<i>Rhizobium sp., Microbacterium sp.</i>	<i>Pisum sativum</i>	Chrome (VI)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Améliorer la concentration des azotes végétaux.</li> <li>• Diminution de la toxicité du chrome.</li> </ul>	<b>Mishra et al., 2016</b>
<i>Bacillus megaterium.</i>	<i>Brassica napus</i>	Plomb	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Diminution de la pollution des sols.</li> <li>• Rendement total en matière sèche des plantes.</li> </ul>	<b>Reichman, 2014</b>
<i>Bradyrhizobium japonicum CB1809.</i>	<i>Helianthus annuus et Triticuma estivum.</i>	Arsenic	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Excès de biomasse végétale.</li> <li>• Croissance dans des conditions de forte concentration d'arsenic.</li> </ul>	<b>Yavar et al., 2014</b>

<i>Mesorhizobium huakuii</i> subsp. <i>rengei</i> B3.	<i>Astragale sinicus</i> tomate.	Cadmium.	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Expression du gène PCSAt aptitude accrue à la liaison des cellules Cd2.</li> </ul>	<b>Sriprang et al., 2003</b>
<i>Bacillus subtilis</i> SJ - 101.	<i>Brassica juncea</i>	Nickel	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Facilité l'accumulation de Nickel.</li> <li>• La production de phytohormones.</li> <li>• RSI.</li> </ul>	<b>Zaidi et al., 2006</b>
<i>Azotobacter chroococcum</i> HKN - 5, <i>Bacillus megaterium</i> HKP - 1, <i>B. mucilaginosus</i> HKK - 1.	<i>Brassica juncea</i>	Plomb, zinc	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Stimulé la croissance des plantes.</li> <li>• Protégé la plante contre la toxicité des métaux.</li> </ul>	<b>Wu et al., 2006</b>

#### IV. Atténuation du stress thermique

Le PGPR aide à atténuer le stress thermique dans les plantes grâce à des propriétés telles que la production d'osmolytes et la réduction du flux de carbone (Canarini *et al.*, 2015). Ils peuvent sécréter plusieurs polysaccharides impliqués dans la formation de biofilms, couvrant les nodules racinaires qui améliorent la capacité de rétention d'eau des racines des plantes. La PGPR, en particulier les souches thermo-tolérantes/évoluées, possède la capacité d'améliorer la production de lipopolysaccharides (LPS) et d'exopolysaccharides (EPS) et de protéines spécifiques connues sous le nom de protéines de choc thermique (HSPS) (Singh *et al.*, 2019). L'application de bactéries réductrices de l'éthylène, en particulier avec une activité de désaminase ACC, peut éviter les effets néfastes du stress thermique dans les plantes (Sangiorgio *et al.*, 2020).

Certains PGPR se développent à basse température et leur capacité à améliorer la performance des plantes à basse température est plus largement exploitée (Pedranzani *et al.*, 2016 ; Liu et coll, 2017 ; Ghorbanpour *et al.*, 2018), mais la compréhension globale de leur potentiel et de leurs mécanismes est encore incomplète, en raison des variations liées aux espèces végétales dont le PGPR a été isolé. Des études ont montré que les PGPR isolés dans des zones de températures élevées sont mieux adaptés aux températures élevées (Gray et Smith, 2005) et vice versa. Parfois, les microbes peuvent persister à des températures aussi élevées que 45°C (Ali *et al.*, 2011), mais la fonctionnalité comme PGPR peut être perdue car elle peut dépenser une grande partie de son énergie en répondant à l'environnement externe très difficile. De même, à basse température, les activités métaboliques des cellules sont réduites, ce qui entraîne une inhibition des activités normales, comme on l'a signalé pour *Bradyrhizobium japonicum* à 15°C (Antoun et Prévost, 2005). De plus, on a signalé que les basses températures de la rhizosphère inhibent la synthèse et la libération des composés de signalisation de la plante à la PGPR (Pan et Smith, 1998), ce qui entrave l'engagement efficace dans les premiers stades des associations symbiotiques.

Le fait que des températures plus élevées et plus basses ont montré des effets sur l'efficacité du PGPR (Dutta et Podile, 2010 ; Wu *et al.*, 2010) suggèrent que la température a un impact important sur l'expression génique de ces microorganismes. Il est également recommandé d'évaluer le PGPR pour déterminer s'il convient de le faire à des températures précises du sol, et probablement à d'autres caractéristiques du sol, afin d'obtenir les résultats escomptés après l'application, alors que les changements climatiques continuent d'accroître la fluctuation de la température mondiale.



**Tableau 4 :** Liste des espèces de rhizobactéries responsables de la tolérance au stress thermique dans les plantes de culture courante.

<b>PGPR</b>	<b>Plantes</b>	<b>Références</b>
<i>Pseudomonas brassicacearum</i> , <i>Bacillus thuringiensis</i> , <i>Bacillus subtilis</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<b>Ashraf et al., 2019</b>
<i>Bacillus velezensis</i> 5113	<i>Triticum aestivum</i>	<b>Abd El-Daim et al., 2019</b>
<i>Bacillus cereus</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i>	<b>Khan et al., 2020</b>
<i>Bacillus safensis</i> (NCBI JX660689) and <i>Ochrobactrum pseudogrignonens</i> (NCBI JX660688)	Blé ( <i>Triticum aestivum</i> L.)	<b>Sarkar et al., 2018</b>

## V. Atténuation du stress de pH

Les environnements à pH faible et élevé exigent que les microbes ajustent leurs propriétés biochimiques ; Les activités permettant l'adaptation à des conditions de pH plus extrêmes peuvent entraîner une modification de la structure de la communauté microbienne. Cependant, la relation entre ces mécanismes de survie microbienne et la stimulation de la croissance des plantes n'est pas bien comprise et peut entraîner des effets positifs ou négatifs. Les principales fonctions des cellules, comme l'acquisition de nutriments, l'homéostasie cytoplasmique du pH et la protection de l'ADN et des protéines, sont en grande partie affectées par un faible pH (Booth et coll, 2002).

## Chapitre 4 : Rôle de PGPR dans l'atténuation de différents types de stress abiotique

Les micro-organismes peuvent produire un mince biofilm composé de polysaccharides et de protéines, qui tamponne la cellule contre les changements du pH (Wang *et al.*, 2018), ce qui peut mener à une efficacité réduite pour la PGPR. La population microbienne modifie son métabolisme de plusieurs façons. Divers microbes tels que les microbes acidophiles (*Thiobacillus acidophilus* (un type de bactérie), les *Vorticella* (un type d'eucaryote) et les *Crenarchaea* (un type d'archées) maintiennent le pH vers la neutralité en sécrétant des composés basiques dans la solution de sol (Gemmell et Knowles, 2000) et résistent à la salinité et à d'autres stress abiotiques. De même, les microbes alcalophiles (*thiohalospira alkaliphila*) libèrent des composés acides pour ajuster le pH à un pH neutre et résistent également aux stress en adoptant divers mécanismes (Kulshreshtha *et al.*, 2012).

**Tableau 5 :** Tolérance des PGPR dans un environnement acide et basique.

PGPR	Tolérant à l'acidité	Tolérant à l'alcalinité	Références
<i>Rhizobia</i>	oui	-	<b>Watkin <i>et al.</i>, 2003</b>
<i>Rhizobium tropici</i>	oui	-	<b>Muglia <i>et al.</i>, 2007 ; Wang <i>et al.</i>, 2018</b>
Arbuscular mycorrhiza (AM) Fungi	oui	-	<b>Bloom <i>et al.</i>, 2006</b>
Alkaliphilic Bacteria	-	oui	<b>Torbaghan <i>et al.</i>, 2017</b>
<i>Bacillus</i>	oui	-	<b>Shin <i>et al.</i>, 2017</b>
<i>Paenibacillus</i>	oui	-	<b>Shin <i>et al.</i>, 2017</b>
<i>Alicyclobacillus</i>	oui	-	<b>Shin <i>et al.</i>, 2017</b>
Burkholderia bannensis sp.	oui	-	<b>Aizawa <i>et al.</i>, 2011</b>
Sulphur oxidizing bacteria	-	oui	<b>Bao <i>et al.</i>, 2016</b>

**Conclusion**

### Conclusion

Les stress abiotiques affectent la croissance et la production des plantes. Si le stress est assez sévère ou dur longtemps, il peut conduire à la réduction de la croissance et, dans les conditions extrêmes, à la mort de la plante.

Ainsi, pour faire face à ce problème, il est absolument nécessaire de développer des techniques respectueuses de l'environnement et rentables. Elle implique l'utilisation de microorganismes multifonctionnels ayant un rôle établi dans la gestion du stress (fournit une résistance systémique induite à la plante par la croissance microbienne). La réaction de tolérance au stress peut être atténuée par l'inoculation de semences et de plants de cultures avec des bactéries favorisant la croissance des plantes (PGP). Les micro-organismes doivent continuellement développer un système complexe de tolérance au stress pour survivre aux changements de leur environnement externe.

Les PGPR peuvent utiliser divers mécanismes pour stimuler la croissance des plantes, pour protéger les plantes contre les maladies, et améliorer la tolérance au stress. Ces mécanismes comprennent : la production de phytohormones, la production de métabolites antifongiques et/ou des enzymes lytiques, l'augmentation de la disponibilité des nutriments pour les plantes et la réduction de la production d'éthylène, et en réduisant le stress oxydatif grâce à une activité accrue, aux composé organique volatils(COV) induit par le stress abiotique.

En effet, leur utilisation rentre dans le contexte de la fertilisation des sols salins et arides et la stimulation de la croissance et des défenses naturelles des plantes dont la finalité est de réduire l'application de produits phytosanitaires, d'atténuer les effets inhibiteurs du stress abiotique et de restaurer la productivité des cultures en zones arides.

# Références bibliographiques

## Références bibliographiques

- **Abbas, R.; Rasul, S.; Aslam, K.; Baber, M.; Shahid, M.; Mubeen, F.; Naqqash, T. (2019)** Halotolerant PGPR: A hope for the cultivation of saline soils. *J. King Saud Univ. Sci.* 31, 1195–1201.
- **Abd El-Daim, I.A.; Bejai, S.; Meijer, J. (2019)** *Bacillus velezensis* 5113 induced metabolic and molecular reprogramming during abiotic stress tolerance in wheat. *Sci. Rep.* 9, 1–18.
- **Ahemad M (2015)** Phosphate-solubilizing bacteria-assisted phytoremediation of metalliferous soils: a review. *3 Biotech* 5:111–121.
- **Ahemad M, Kibret M (2014)** Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *J King Saud Univ Sci* 26:1–20
- **Aizawa, T. Vijarnsorn, P. Nakajima, M., & Sunairi, M. (2011).** *Burkholderia bannensis* sp. nov., an acid-neutralizing bacterium isolated from torpedo grass (*Panicum repens*) growing in highly acidic swamps. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 61(7): 1645-1650.
- **Akram MS, Shahid M, Tahir M, Mehmood F, Ijaz M (2017)** Plant-microbe interactions: current perspectives of mechanisms behind symbiotic and pathogenic associations plant-microbe interactions in agro-ecological perspectives. Springer, Singapore, pp 97–126.
- **Akram MS, Shahid M, Tariq M, Azeem M, Javed MT, Saleem S, Riaz S (2016)** Deciphering *Staphylococcus sciuri* SAT-17 mediated anti-oxidative defense mechanisms and growth modulations in salt stressed maize (*Zea mays* L.). *Front Microbiol* 7:867.
- **Ali, S. Z., Sandhya, V., Grover, M., Linga, V. R., and Bandi, V. (2011).** Effect of inoculation with a thermotolerant plant growth promoting *Pseudomonas putida* strain AKMP7 on growth of wheat (*Triticum spp.*) under heat stress. *J. Plant Interactions* 6, 239–246.
- **Ali, Waqas, Afsheen Zehra, Zarina Ali, et Beena Naqvi. (2017).** «Effect of salinization and alkalization on seed germination and early seedling growth of leguminous species *Vigna mungo* L.» *Plant Science Journal* 01-11.

- **Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. (2000b)** . Ionic and osmotic effects of NaCl - induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus sp.* Plant Physiol. 123: 1047-1056.
- **Anjana Dhakal, Chanda Adhikari, Deepika Manandhar, Samikshya Bhattarai, Sony Shrestha (2021)**. Effect of Abiotic Stress In Wheat: A Review. Reviews In Food And Agriculture, 2(2): 69-72
- **Ansari, F.A., Jabeen, M., & al., (2021)**. *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilmforming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. Int. J. Environ. Sci.Technol.
- **Antoun, H., and Prévost, D. (2005)**. “Ecology of plant growth promoting rhizobacteria,” in PGPR: Biocontrol and Biofertilization, eds. Z. A. Siddiqui (Dordrecht: Springer), 1–38.
- **Anzuay, M.S.; Ciancio, M.G.R.; Ludueña, L.M.; Angelini, J.G.; Barros, G.; Pastor, N.; Taurian, T. (2017)** Growth promotion of peanut (*Arachis hypogaea* L.) and maize (*Zea mays* L.) plants by single and mixed cultures of efficient phosphate solubilizing bacteria that are tolerant to abiotic stress and pesticides. Microbiol. Res. 199, 98–109.
- **Appel K. and Hirt H. (2004)**. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annu Rev Plant Biol, 55:373-399.
- **Arzanesh MH, Alikhani HA, Khavazi K, Rahimian HA, Miransari M. (2011)**. Wheat (*Triticum aestivum* L.) growth enhancement by *Azospirillum sp* under drought stress. World Journal of Microbiology & Biotechnology 27: 197-205.
- **Ashraf, A.; Bano, A.; Ali, S.A. (2019)** Characterisation of plant growth-promoting rhizobacteria from rhizosphere soil of heat-stressed and unstressed wheat and their use as bio-inoculant. Plant Biol. 21, 762–769.
- **Babalola OO, Sanni AI, Odhiambo GD, Torto B (2007)** Plant growth-promoting rhizobacteria do not pose any deleterious effect on cowpea and detectable amounts of ethylene are produced. World J Microbiol Biotechnol 23(6):747–752.
- **Baha, N.; Bekki, A. (2015)** An approach of improving plant salt tolerance of Lucerne (*Medicago sativa*) grown under salt stress: Use of Bio-inoculants. J. Plant Growth. Regul. 34, 169–182.
- **Bao, S., Wang, Q., Bao, X., Li, M., & Wang, Z. (2016)**. Biological treatment of saline-alkali soil by Sulfur-oxidizing bacteria. Bioengineered. 7(5), 372-375.

- **Bashan Y, De-Bashan L (2005)** Plant growth-promoting. *Enc Soils Environ* 1:103–115.
- **Belimov, A., Dodd, I., & al., (2015)**. Rhizobacteria that produce auxins and contain 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid deaminase decrease amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited potato (*Solanum tuberosum*). *Ann Appl Biol* 167, 11–25.
- **Bell-Perkins, L. J., & J.M. Lynch. (2002)**. Rhizosphere microbiology, p. 2713-2728. *In* G. Bitton (ed.), *Encyclopedia of environmental microbiology*, A Wiley-Interscience Publication, Canada.
- **Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia LM (2012)** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet Mol Biol* 35:1044–1051
- **Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia LM (2012)** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet Mol Biol* 35:1044–1051.
- **Benkolli, Mehdi, & Bilal Bouzegaia. (2016)**. Etude biochimique de dix variétés de blé dur (*Triticum durum Desf.*) sous l'effet d'un stress oxydatif généré par un stress hydrique. Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master en biologie végétale, Constantine : Université des Frères Mentouri Constantine.
- **Berendsen RL., Pieterse CM & Bakker PA. (2012)** The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in plant science*; 17(8), 478-486.
- **Bharti P, Tewari R (2015)** Purification and structural characterization of a phthalate antibiotic from burkholderia gladioli or1 effective against multi-drug resistant *staphylococcus aureus*. *J Microbiol Biotechnol Food Sci* 5:207.
- **Bhattacharyya P, Jha D (2012)** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J Microbiol Biotechnol* 28:1327–1350.
- **Blaho D, Prigent-Combaret C, Mirza MS, Moëgne-Loccoz Y (2006)** Phylogeny of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase-encoding gene *acdS* in phytobeneficial and pathogenic proteobacteria and relation with strain biogeography. *FEMS Microbiol Ecol* 56:455–470.
- **Bloom, A. J., Frensch, J., & Taylor, A. R. (2006)**. Influence of inorganic nitrogen and pH on the elongation of maize seminal roots. *Annals of Botany*, 97, 867–873.



- **Blumer C, Haas D (2000)** Mechanism, regulation, and ecological role of bacterial cyanide biosynthesis. *Arch Microbiol* 173:170–177.
- **Booth, I. R., Cash, P., and O’byrne, C. (2002).** Sensing and adapting to acid stress. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81, 33–42.
- **Bouakez, D, et I Hamadouche. (2015).** Effet du stress hydrique au stade de germination sur la croissance de quelque génotype du blé dur (*Triticum durum Desf.*). Mémoire, Constantine : Université Frères Mentouri.
- **Bouchenak, F ; Degaichia, H ; Zibouche, F ; et Chaouia, C. (2019)** université de blida 1, faculté des sciences de la nature et de la vie, département des biotechnologies, laboratoire de biotechnologie des productions végétales, b.p. 270, route de soumaa, blida, algérie
- **Bresson, J., Varoquaux. (2013).** The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytol* 200, 558–569.
- **Brimecombe, M. J., F.A. De Leij, & J.M. Lynch. (2007).** Rhizodeposition and microbial population, p. 74-98. *In* R. Pinto, Z. Varanini, P. Nannipieri (ed.), *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. CRC Press. New York.
- **Burd, G.I.; Dixon, D.G.; Glick, B.R. (2000)** Plant growth promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. *Can. J. Microbiol.* 46, 237–245.
- **Canarini, A.; Dijkstra, F.A. (2015)** Dry-rewetting cycles regulate wheat carbon rhizodeposition, stabilization, and nitrogen cycling. *Soil Biol. Biochem.* 81, 195–203.
- **Cardinale, M.; Ratering, S.; Suarez, C.; Montoya, A.M.Z.; Geissler-Plaum, R.; Schnell, S.; Maria, A.; Montoya, Z.; Geissler-Plaum, R.; Schnell, S. (2015)** Paradox of plant growth promotion potential of rhizobacteria and their actual promotion effect on growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) under salt stress. *Microbiol. Res.* 181, 22–32.
- **Cascales E; (2007).** Colicin biology. *Microbiol Mol Biol Rev* 71:158–229.
- **Chakraborty U, Chakraborty B, Basnet M, Chakraborty A (2009)** Evaluation of *Ochrobactrum anthropi* TRS-2 and its talc based formulation for enhancement of growth of tea plants and management of brown root rot disease. *J App Microbiol* 107:625–634

- **Chandra, D., Srivastava, R., (2019).** Field performance of bacterial inoculants to alleviate water stress effects in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil* 441, 261–281.
- **Chandran, H.; Meena, M.; Swapnil, P. (2021).** Plant Growth-Promoting Rhizobacteria as a Green Alternative for Sustainable Agriculture. *Sustainability*, 13, 10986.
- **Charest M-H, Beauchamp CJ, Antoun H (2005)** Effects of the humic substances of de-inking paper sludge on the antagonism between two compost bacteria and *Pythium ultimum*. *FEMS Microbiol Eco* 52:219–227.
- **Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003).** Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30, 239–264.
- **Chen, Hui, & Jian-Guo Jianga. (2010).** «Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. » *Environmental Reviews* 309-319.
- **Cherif H. (2014)** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus sp.* Et *pantoea agglomerans* isolées de sols (Doctoral dissertation, Université Ferhat Abbas Sétif 1).
- **Compant S, Duffy B, Nowak J, Clément C, Barka EA (2005)** Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *App Env Microbiol* 71:4951–4959.
- **Cornelis P (2010)** Iron uptake and metabolism in *Pseudomonads*. *App Microbiol Biotech* 86:1637–1645.
- **Creus CM, Sueldo RJ, Barassi CA. (2004).** Water relations and yield in *Azospirillum inoculated* wheat exposed to drought in the field. *Canadian Journal of Botany* 82: 273-281.
- **Crowley DE (2006)** Microbial siderophores in the plant rhizosphere. In: Barton LL, Abadia J (eds) *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms*. Plant Microb. Springer, Dordrecht, pp 169–198
- **Davoud F, Naser A, Nemat SB, Bagher Y (2010)** Cloning and characterization of a plasmid encoded ACC deaminase from an indigenous *Pseudomonas fluorescens* FY32. *Curr Microbiol* 61:37–43.
- **De Souza JT, Arnould C, Deulvot C, Lemanceau P, Gianinazzi-Pearson V, Raaijmakers JM (2003)** Effect of 2, 4-diacetylphloroglucinol on *Pythium*: cellular

responses and variation in sensitivity among propagules and species. *Phytopathology* 93:966–975.

- **Djanaguiraman, M., P. V. V. Prasad, D. L. Boyle, et W. T. Schapaugh. (2012).** «Soybean Pollen Anatomy, Viability and Pod Set under High Temperature Stress. » *Journal of Agronomy and Crop Science* 171-177.
- **Donot, F.; Fontana, A.; Baccou, J.C.; Schorr-Galindo, S. (2012).** Microbial exopolysaccharides: Main examples of synthesis, excretion, genetics and extraction. *Carbohydr. Polym.* 87, 951–962.
- **Dutta, J., and Bora, U. (2019).** “Role of PGPR for alleviating aluminum toxicity in acidic soil,” in *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management. Microorganisms for Sustainability, Vol 12*, eds R. Sayyed, N. Arora and M. Reddy (Singapore: Springer). doi: 10.1007/978-981-13-6536-2\_14.
- **Dutta, S., and Podile, A. R. (2010).** Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): the bugs to debug the root zone. *Crit. Rev. Microbiol.* 36, 232–244.
- **Emamverdian, A.; Ding, Y.; Mokhberdoran, F.; Xie, Y. (2015)** Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Sci. World J.* 2015, 756120.
- **Fazeli-nasab B, Moshtaghi N, Forouzandeh M. (2019)** Effect of Solvent Extraction on Phenol, Flavonoids and Antioxidant Activity of some Iranian Native Herbs. *sjimu.* 27 (3) :14-26.
- **Fazli, M.; Almblad, H.; Rybtke, M.L.; Givskov, M.; Eberl, L.; Tolker-Nielsen, T. (2014)** Regulation of biofilm formation in *P.seudomonas* and *B. urkholderia species*. *Environ. Microbiol.* 16, 1961–1981.
- **Fernando WD, Nakkeeran S, Zhang Y (2005)** Biosynthesis of antibiotics by PGPR and its relation in biocontrol of plant diseases. In: *PGPR: biocontrol and biofertilization*. Springer, Dordrecht, pp 67–109. *Biol Fertil Soils*.
- **García, J.E., Maroniche, G., & al., (2017).** In vitro PGPR properties and osmotic tolerance of different *Azospirillum* native strains and their effects on growth of maize under drought stress. *Microbiol. Res.* 202, 21–29.
- **Gemmell, R. T., & Knowles, C. J. (2000).** Utilisation of aliphatic compounds by acidophilic heterotrophic bacteria. The potential for bioremediation of acidic wastewaters contaminated with toxic organic compound and heavy metals. *FEMS microbiology letters*, 192(2), 185–190.

- **Ghorbanpour, A., Salimi, A., Ghanbary, M. T., Pirdashti, H., and Dehestani, A. (2018).** The effect of *Trichoderma harzianum* in mitigating low temperature stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Sci. Hortic.* 230, 134–141.
- **Glick BR (2012)** Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. Scientifica 2012.
- **Glick BR, Cheng Z, Czarny J, Duan J (2007)** Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *Eur J Plant Pathol* 119:329–339.
- **Gouda A-I ; Ibrahim I.T; Sharaf-Dine S ; Maïté Richert, Marie-Louise S ; Patrick K et Bruno S. (2018).** Publication de données de recherche / data paper ; Pratiques phytosanitaires et niveau d'exposition aux pesticides des producteurs de coton du nord du Bénin. *Cah. Agric.* 27, 65002.
- **Gray, E., and Smith, D. (2005).** Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biol. Biochem.* 37, 395–412.
- **Gray, E.J., Smith, D.L. (2005).** Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biol. Biochem.* 37, 395–412.
- **Gruau Ch. ; Saloua H. ; Patricia T-A. ; Sandra V. ; Fanja R. ; Fabienne B; Philippe E. ; Christophe C. ; Ali F, Aziz A. (2015).** *Journal of Experimental Botany*, Volume 66, Issue 3, February Pages 775–787.
- **Guibaud, G. ; Tixier, N. ; Bouju, A. ; Baudu, M. (2003).** Relation between extracellular polymers' composition and its ability to complex Cd Cu and Pb. *Chemosphere* 52, 1701–1710.
- **Han J and al (2005)** Characterization of a novel plant growth-promoting bacteria strain *Delftia tsuruhatensis* HR4 both as a diazotroph and a potential biocontrol agent against various plant pathogens. *Syst Appl Microbiol* 28:66–76.
- **Hayat R, Ali S, Amara U, Khalid R, Ahmed I (2010)** Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. *Ann Microbiol* 60:579–598.
- **He Z, Yang X (2007)** Role of soil rhizobacteria in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *J Zhejiang Univ Sci B* 8:192–207.
- **Hori, K.; Matsumoto, S. (2010)** Bacterial adhesion: From mechanism to control. *Biochem. Eng. J.* 48, 424–434.

- **Hussein, K.A.; Joo, J.H. (2018)** Plant growth-promoting rhizobacteria improved salinity tolerance of *Lactuca sativa* and *Raphanus sativus*. *J. Microbiol. Biotechnol.* 28, 938–945.
- **Jackson LE, Burger M, Cavagnaro TR (2008)** Roots, nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annu Rev Plant Biol* 59:341–363.
- **Jha, Y.; Subramanian, R. (2013)** Paddy plants inoculated with PGPR show better growth physiology and nutrient content under saline condition. *Chil. J. Agric. Res.* 73, 213–219.
- **Kamilova F, Kravchenko LV, Shaposhnikov AI, Azarova T, Makarova N, Lugtenberg B (2006)** Organic acids, sugars, and L-tryptophane in exudates of vegetables growing on stonewool and their effects on activities of rhizosphere bacteria. *MPMI* 19:250–256.
- **Kang, S.-M., Radhakrishnan, R., & al., (2014).** Gibberellin secreting rhizobacterium, *pseudomonas putida H-2-3* modulates the hormonal and stress physiology of soybean to improve the plant growth under saline and drought conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 84, 115–124.
- **Keneni, A., F. Assefa, et P.C. Prabu. (2010).** Isolation of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of *faba bean* of Ethiopia and their abilities on solubilization insoluble phosphates *J. Agr. Sci. Tech.* 12: 79-89.
- **Kennedy, A. C., & L.Z. de Luna. (2004).** Rhizospher, p. 399-409. *In* D. Hillel, C. Rosenzweig, D. Powlson, K. Scow, M. Singer, D. Sparks (ed.), *Encyclopedia of soil in the environment.* Vol03. Columbia University, USA.
- **Keunen, E.; Remans, T.; Bohler, S.; Vangronsveld, J.; Cuypers, A. (2011).** Metal-induced oxidative stress and plant mitochondria. *Int. J.Mol. Sci.* 12, 6894–6918.
- **Khan MS., Zaidi A et Musarrat J. (2009).** *Microbial strategies for crop improvement.* Berlin: Springer.
- **Khan, M.A.; Asaf, S.; Khan, A.L.; Jan, R.; Kang, S.M.; Kim, K.M.; Lee, I.J. (2020)** Extending thermotolerance to tomato seedlings by inoculation with SA1 isolate of *Bacillus cereus* and comparison with exogenous humic acid application. *PLoS ONE* 15, e0232228.
- **Khan, N.; Bano, A.; Ali, S.; Babar, M.A. (2020)** Crosstalk amongst phytohormones from plant and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul.* 90, 189–203.

- **Kloepper JW, Ryu CM, Zhang S (2004)** Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus Spp*. *Phytopathology* 94:1259–1266.
- **Kloepper JW. and Beauchamp C.J. (2015)**. A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 38:1219–1232.
- **Kong, Z.; Glick, B.R. (2017)** The role of plant growth-promoting bacteria in metal phytoremediation. *Adv. Microb. Physiol.* 71,97–132.
- **Kulshreshtha, N. M., Kumar, A., Bisht, G., Pasha, S., & Kumar, R. (2012)**. Usefulness of organic acid produced by *Exiguobacterium* sp. 12/1 on neutralization of alkaline wastewater. *The Scientific World Journal*, 2012.
- **Li, H.; Lei, P.; Pang, X.; Li, S.; Xu, H.; Xu, Z.; Feng, X. (2017)** Enhanced tolerance to salt stress in canola (*Brassica napus* L.) seedlings inoculated with the halotolerant *Enterobacter cloacae* HSNJ4. *Appl. Soil Ecol.* 119, 26–34.
- **Liu, X. M., Xu, Q. L., Li, Q. Q., Zhang, H., and Xiao, J. X. (2017)**. Physiological responses of the two blueberry cultivars to inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus under low-temperature stress. *J. Plant Nutr.* 40, 2562–2570.
- **Lugtenberg B, Kamilova F (2009)** Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol* 63:541–556.
- **Ma W, Sebestianova SB, Sebestian J, Burd GI, Guinel FC, Glick BR (2003)** Prevalence of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase in *Rhizobium spp*. *Antonie Van Leeuwenhoek* 83:285–291.
- **Ma, Y.; Prasad, M.N.V.; Rajkumar, M.; Freitas, H. (2011)** Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnol. Adv.* 29, 248–258.
- **Mahajan, Shilpi, & Narendra Tuteja. (2005)**. «Cold, salinity and drought stresses: An overview. » *Archives of Biochemistry and Biophysics* 139-158.
- **Maksimov I, Abizgil’Dina R, Pusenkova L (2011)** Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens (review). *Appl Biochem Microbiol* 47:333–345.
- **Manara, A. Plant responses to heavy metal toxicity. (2012)**. In *Plants and Heavy Metals*; Furini, A., Ed.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, pp. 27–53.

- **Martínez-Viveros O, Jorquera M, Crowley D, Gajardo G, Mora M (2010)** Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J Soil Sci Plan Nutr* 10:293–319.
- **Marulanda A, Barea JM, Azcon R. (2009).** Stimulation of plant growth and drought tolerance by native microorganisms (AM fungi and bacteria) from dry environments: mechanisms related to bacterial effectiveness. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 115-124.
- **Marvasi, M.; Visscher, P.T.; Martinez, L.C. (2010)** Exopolymeric substances (EPS) from *Bacillus subtilis*: Polymers and genes encoding their synthesis. *FEMS Microbiol. Lett.*313, 1–9.
- **Mazhar R et al (2016)** Plant growth promoting rhizobacteria: biocontrol potential for pathogens. *Pure Appl Chem* 5:1.
- **Meena, M.; Swapnil, P.; Divyanshu, K.; Kumar, S.; Tripathi, Y.N.; Zehra, A.; Marwal, A.; Upadhyay, R.S. (2020)** PGPR-mediated induction of systemic resistance and physiochemical alterations in plants against the pathogens: Current perspectives. *J. Basic. Microbiol.*, 60, 828–861.
- **Mishra, J., Prakash, J., and Arora, N. K. (2016).** Role of beneficial soil microbes in sustainable agriculture and environmental management. *Climate Change Environ. Sust.* 4, 137–149.
- **Morcillo, R.J.L.; Manzanera, M. (2021).** The Effects of Plant-Associated Bacterial Exopolysaccharides on Plant Abiotic Stress Tolerance. *Metabolites* 11, 33.
- **Mouellef, Adra. (2010).** Caractères physiologiques et biochimiques de tolérance du blé dur (*Triticum durum Desf*). Au stress hydraulique. Mémoire, Biotechnologie Végétale, Constantine, Algérie : Université Mentouri.
- **Mouradi M., Bouizgaren A., Farissi M., Makoudi B., Kabbadj A., Very A.-A., Sentenac H., Qaddoury A. and Ghoulam C. (2016).** Biopriming improves seeds germination, growth, antioxidant responses and membrane stability during early stage of Moroccan alfalfa populations under water deficit. *Chilean Journal of Agriculture Research*, 76(3): 265-272.
- **Muglia, C. I., Grasso, D. H., & Aguilar, O. M. (2007).** *Rhizobium tropici* response to acidity involves activation of glutathione synthesis. *Microbiology*, 153, 1286–1296.

- **Nagajyoti, P.C.; Lee, K.D.; Sreekanth, T.V.M. (2010).** Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review. *Environ. Chem. Lett.* 8, 199–216.
- **Nautiyal, C.S.; Srivastava, S.; Chauhan, P.S.; Seem, K.; Mishra, A.; Sopory, S.K. (2013).** Plant growth-promoting bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* *NBRISN13* modulates gene expression profile of leaf and rhizosphere community in rice during salt stress. *Plant Physiol. Biochem.*
- **Nawaz, M.S.; Arshad, A.; Rajput, L.; Fatima, K.; Ullah, S.; Ahmad, M.; Imran, A. (2020).** Growth-Stimulatory Effect of Quorum Sensing Signal Molecule N-Acyl-Homoserine Lactone-Producing Multi-Trait *Aeromonas spp.* on Wheat Genotypes Under Salt Stress. *Front. Microbiol.* 11, 553621.
- **Naz, I. ; Bano, A. ; Ul-Hassan, T. (2009).** Isolation of phytohormones producing plant growth promoting rhizobacteria from weeds growing in Khewra salt range, Pakistan and their implication in providing salt tolerance to Glycine Max L. *Afr. J. Biotechnol.* 8, 5762–5766.
- **Neffar, Souad, Haroun Chenchouni, Arifa Beddiar, and Nouredine Redjel. (2013).** «Rehabilitation of Degraded Rangeland in Drylands by Prickly Pear (*Opuntia ficus-indica* L.) Plantations: Effect on Soil and *Spontaneous* Vegetation. » *Ecologia Balkanica* 63-76.
- **Nephali, L.; Piater, L.A.; Dubery, I.A.; Patterson, V.; Huyser, J.; Burgess, K.; Tugizimana, F. (2020).** Biostimulants for plant growth and mitigation of abiotic stresses: A metabolomics perspective. *Metabolites*, 10, 505.
- **Niu, X., Song, L., and al., (2018).** Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. *Front. Microbiol.* 8 (2580).
- **Nukui N, Ezura H, Yuhashi KI, Yasuta T, Minamisawa K (2000).** Effects of ethylene precursor and inhibitors for ethylene biosynthesis and perception on nodulation in *Lotus japonicus* and *Macropodium atropurpureum*. *Plant Cell Physiol* 41(7):893–897.
- **Nukui N, Ezura H, Yuhashi KI, Yasuta T, Minamisawa K (2000).** Effects of ethylene precursor and inhibitors for ethylene biosynthesis and perception on nodulation in *Lotus japonicus* and *Macropodium atropurpureum*. *Plant Cell Physiol* 41(7):893–897.



- **Orhan, F. (2016).** Alleviation of salt stress by halotolerant and halophilic plant growth-promoting bacteria in wheat (*Triticum aestivum*). *Braz. J. Microbiol.* 47, 621–627.
- **Orikasa Y, Nodasaka Y, Ohyama T, Okuyama H, Ichise N, Yumoto I, Morita N, Wei M, Ohwada T (2010).** Enhancement of the nitrogen fixation efficiency of genetically- engineered *Rhizobium* with high catalase activity. *J Biosci Bioeng* 110:397–402.
- **Pan, B., and Smith, D. (1998).** Genistein and daidzein concentrations and contents in seedling roots of three soybean cultivars grown under three root zone temperatures. *J. Agronomy Crop Sci.* 180, 77–82.
- **Paul D, Kumar A, Anandaraj M, Sarma Y (2001)** Studies on the suppressive action of *fluorescent pseudomonas* on *Phytophthora capsici*, the foot rot pathogen of black pepper. *Indian Phytopathol* 54:515.
- **Pedranzani, H., Rodríguez-Rivera, M., Gutiérrez, M., Porcel, R., Hause, B., and Ruiz-Lozano, J. M. (2016).** Arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates physiology and performance of *Digitaria eriantha* plants subjected to abiotic stresses by modulating antioxidant and jasmonate levels. *Mycorrhiza* 26, 141–152.
- **Potters G, Pasternak TP, Guisez Y, Jansen MAK (2009)** Different stresses, similar morphogenic responses: integrating a plethora of pathways. *Pl Cell Environ* 32:158–169.
- **Pourbabae, A., Bahmani, E., and al., (2016).** Promotion of wheat growth under salt stress by halotolerant bacteria containing ACC deaminase. *JAST* 18, 855–864.
- **Prasad, S., Kumar, M. and Varma, A. (2015).** Role of PGPR in soil fertility and plant health. *Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) and Medicinal Plants.* *Soil Biol.* 42, 247-260.
- **Pulsawat, W.; Leksawasdi, N.; Rogers, P.L.; Foster, L.J.R. (2003).** Anions effects on biosorption of Mn(II) by extracellular polymeric substance (EPS) from *Rhizobium etli*. *Biotechnol. Lett.*, 25, 1267–1270.
- **Rajput, L.; Imran, A.; Mubeen, F.; Hafeez, F.Y.; Fauzia, A.; Hafeez, Y.; Hafeez, F.Y. (2013).** Salt-tolerant PGPR strain *Planococcus rifietoensis* promotes the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivated in saline soil. *Pak. J. Bot.*, 45, 1955–1962.

- **Rao, K.P.; Lal, A.M.; Abraham, G.; Ramteke, P.W. (2018).** Threshold capacity of strawberry cultivars to salinity and rhizosphere bacterial population for tolerance. *Indian J. Agric. Biochem.* 31, 65–70.
- **Reichman, S. M. (2014).** Probing the plant growth-promoting and heavy metal tolerance characteristics of *Bradyrhizobium japonicum* CB1809. *Eur. J. Soil Biol.* 63, 7–13. doi: 10.1016/j.ejsobi.2014.04.001
- **Riley MA, Wertz JE (2002)** Bacteriocins: evolution, ecology, and application. *Ann Rev Microbiol* 56:117–137.
- **Roberto P.; Zeno, V.; Paolo, N. (2007).** The rhizosphere; Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface. by Taylor & Francis Group, LLC.
- **Rouch, D.A.; Lee, T.O.B.; Morby, A.P. (1995).** Understanding cellular responses to toxic agents: A model for mechanisms-choice in bacterial resistance. *J. Ind. Microbiol.* 14, 132–141.
- **Rudrappa T, Splaine RE, Biedrzycki ML, Bais HP. (2008).** Cyanogenic *Pseudomonads* influence multitrophic interactions in the rhizosphere. *PLoS One* 3: e2073.
- **Sagar, A.; Dhushiya, K.; Shukla, P.K.; Ramteke, P.W. (2016).** Salt tolerance plant growth promoting bacterium *Enterobacter cloacae* (KP226569) in sustainable maize production under salt stress. In Proceedings of the International Conference on Advancing Frontiers in Biotechnology for Sustainable Agriculture and Health (AFBSAH), Allahabad, India, 25–26.
- **Sagar, A.; Rathore, P.; Ramteke, P.W.; Ramakrishna, W.; Reddy, M.S.; Pecoraro, L. (2021)** Plant Growth Promoting Rhizobacteria, Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Synergistic Interactions to Counteract the Negative Effects of Saline Soil on Agriculture: Key Macromolecules and Mechanisms. *Microorganisms*, 9, 1491.
- **Saharan B, Nehra V. (2011).** Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. *Life Sci Med Res* 21:30.
- **Saif, S.; Khan, M.S. (2018).** Assessment of toxic impact of metals on proline, antioxidant enzymes, and biological characteristics of *Pseudomonas aeruginosa* inoculated *Cicer arietinum* grown in chromium and nickel-stressed sandy clay loam soils. *Environ. Monit. Assess.*, 190, 1–18.

- **Sandhya, V., Ali, S.Z., and al., (2010).** Effect of plant growth promoting *Pseudomonas spp.* on compatible solutes, antioxidant status and plant growth of maize under drought stress. *Plant Growth Regul.* 62, 21–30.
- **Sangiorgio, D.; Cellini, A.; Donati, I.; Pastore, C.; Onofrietti, C.; Spinelli, F. (2020).** Facing climate change: Application of microbial biostimulants to mitigate stress in horticultural crops. *Agronomy*, 10, 794.
- **Santi C, Bogusz D, Franche C (2013)** Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann Bot* 111:743–767.
- **Sarkar, J., Chakraborty, B., and Chakraborty, U. (2018).** Plant growth promoting rhizobacteria protect wheat plants against temperature stress through antioxidant signalling and reducing chloroplast and membrane injury. *J. Plant Growth Regul.* 37, 1396–1412.
- **Shah, G.; Jan, M.; Afreen, M.; Anees, M.; Rehman, S.; Daud, M.K.; Malook, I.; Jamil, M. (2017).** *Halophilic bacteria* mediated phytoremediation of salt-affected soils cultivated with rice. *J. Geochem. Explor.*, 174, 59–65.
- **Shahbaz, Muhammad, Zainab Mushtaq, Fatima Andaz, et Atifa Masood. (2013).** «Does proline application ameliorate adverse effects of salt stress on growth, ions and photosynthetic ability of eggplant (*Solanum melongena* L.)? » *Scientia Horticulturae* 507-511.
- **Shahid M, Hameed S, Zafar M, Tariq M, Hussain K (2018)** *Enterobacter sp.* strain Fs-11 adapted to diverse ecological conditions and promoted sunflower achene yield, nutrient uptake and oil contents. *Peer J Prepr* 6: e26524v26521.
- **Sharma A, Johri B. (2003).** Growth promoting influence of siderophore-producing *Pseudomonas strains GRP3A* and *PRS9* in maize (*Zea mays* L.) under iron limiting conditions. *Microbiol Res* 158:243–248.
- **Shin, D., Lee, Y., Park, J., Moon, H. S., & Hyun, S. P. (2017).** Soil microbial community responses to acid exposure and neutralization treatment. *Journal of environmental management*, 204, 383–393.
- **Silva, R., Filgueiras, L., and al., (2020).** *Gluconacetobacter diazotrophicus* changes the molecular mechanisms of root development in *Oryza sativa* L. Growing under water stress. *Int. J. Mol. Sci.* 21.

- **Silva, R.; Filgueiras, L.; Santos, B.; Coelho, M.; Silva, M.; Estrada-Bonilla, G.; Meneses, C. (2020)** *Gluconacetobacter diazotrophicus* changes the molecular mechanisms of root development in *Oryza sativa* L. growing under water stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 21, 333.
- **Silveira ABD, Ambrosini A, Passaglia LMP (2012)**. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet Mol Biol* 35(4 Suppl):1044–1051.
- **Singh, J.; Singh, P.; Ray, S.; Rajput, R.S.; Singh, H.B. (2019)**. Plant growth-promoting rhizobacteria: Benign and useful substitute for mitigation of biotic and abiotic stresses. In *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management*; Springer: Singapore, pp. 81–101.
- **Singh, R.P.; Jha, P.; Jha, P.N. (2017)**. Bio-inoculation of plant growth-promoting rhizobacterium *Enterobacter cloacae* ZNP-3 increased resistance against salt and temperature stresses in wheat plant (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Growth Regul.* 36, 783–798.
- **Singh, R.P.; Jha, P.N. (2017)**. Analysis of fatty acid composition of PGPR *Klebsiella* sp. SBP-8 and its role in ameliorating salt stress in wheat. *Symbiosis* 73, 213–222.
- **Sivasakthi S, Usharani G, Saranraj P (2014)** Biocontrol potentiality of plant growth promoting bacteria (PGPR)-*Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis*: a review. *Afr J Agric Res* 9:1265–127.
- **Spaepen S, Dobbelaere S, Croonenborghs A, Vanderleyden J (2008)** Effects of *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid production on inoculated wheat plants. *Plant Soil* 312:15–23.
- **Spaepen S, Vanderleyden J (2011)** Auxin and plant-microbe interactions. *CSH Perspect Biol* 3: a001438.
- **Sriprang, R., Hayashi, M., Ono, H., Takagi, M., Hirata, K., and Murooka, Y. (2003)**. Enhanced accumulation of Cd<sup>2+</sup> by a Mesorhizobium sp. transformed with a gene from *Arabidopsis thaliana* coding for phytochelatin synthase. *Appl. Environ. Microbiol.*
- **Sukweenadhi, J.; Balusamy, S.R.; Kim, Y.-J.; Lee, C.H.; Kim, Y.-J.; Koh, S.C.; Yang, D.C. (2018)**. A growth-promoting bacteria, *Paenibacillus yonginensis* DCY84T enhanced salt stress tolerance by activating defense-related systems in *Panax ginseng*. *Front. Plant Sci.* 9, 813.

- **Tank, N.; Saraf, M. (2010)** Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plants. *J. Plant Interact.* 5, 51–58.
- **Tariq M, Noman M, Ahmed T, Hameed A, Manzoor N; Zafar M (2017).** Antagonistic features displayed by plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *J Plant Sci Phytopathol* 1:038–043.
- **Torbaghan, M. E., Lakzian, A., Astaraei, A. R., Fotovat, A., & Besharati, H. (2017).** Salt and alkali stresses reduction in wheat by plant growth promoting haloalkaliphilic bacteria. *Journal Soil Science and Plant Nutrition.* 17, 1058–1087.
- **Trinath B.; and Junaid Ahmad M.; (2021).** Multifaceted Potential of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR). 978-1-7998-7062-3.ch001.
- **Tsavkelova E, Klimova SY, Cherdyntseva T, Netrusov A (2006)** Microbial producers of plant growth stimulators and their practical use: a review. *App Biochem Microbiol* 42:117–126.
- **Upadhyay, S.K.; Maurya, S.K.; Singh, D.P. (2012)** Salinity tolerance in free-living plant growth promoting rhizobacteria. *Indian J. Res.* 3, 73–78.
- **Uren, N. C. (2007).** Types, amounts, and possible functions of compound released into the rhizosphere by soil-grown plants, p. 1-15. *In* R. Pinton, Z. Varanini, et P. Nannipieri (ed.), *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface.* CRC Press, NewYork
- **Vaishnav, A.; Singh, J.; Singh, P.; Rajput, R.S.; Singh, H.B.; Sarma, B.K. (2020)** *Sphingo bacterium sp.* BHU-AV3 Induces Salt Tolerance in tomato by enhancing antioxidant activities and energy metabolism. *Front. Microbiol.* 11, 443.
- **Verma JP, Yadav J, Tiwari KN, Kumar A (2013)** Effect of indigenous *Mesorhizobium spp.* and plant growth promoting rhizobacteria on yields and nutrients uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under sustainable agriculture. *Ecol Eng* 51:282–286
- **Vinebrooke, Rolf D. and al., (2004).** Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co - tolerance. *OIKOS.* 104: 451-457.
- **Viveros, O.; M.A. Jorquera.; D.E. Crowle.; G. Gajardo.; and M.L. Mora. (2010).** Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria; *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 10 (3): 293 – 319.

- **Walker, T. S., H.P. Bais, E. Grotewold, and J.M. Vivanco. (2003).** Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol.* 132: 44-5.
- **Wang, C., Cui, Y., & Qu, X. (2018).** Mechanisms and improvement of acid resistance in lactic acid bacteria. *Archives of Microbiology* 200, 195–201.
- **Wang, C., Cui, Y., and Qu, X. (2018).** Mechanisms and improvement of acid resistance in lactic acid bacteria. *Arch. Microbiol.* 200, 195–201.
- **Wang, C.J., Yang, W., and al., (2012).** Induction of drought tolerance in cucumber plants by a *consortium* of three plant growth-promoting rhizobacterium strains. *PLoS ONE* 7, 1–10.
- **Wani, P. A., and Khan, M. S. (2012).** Bioremediation of lead by a plant growth promoting *Rhizobium species RL9*. *Bact. J.* 2, 66–78.
- **Watkin, E. L., O'Hara, G. W., & Glenn, A. R. (2003).** Physiological responses to acid stress of an acid-soil tolerant and an acid-soil sensitive strain of *Rhizobium leguminosarum biovar trifolii*. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, 621–624.
- **Whippes, J. (2001).** Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp Bot.*52: 487-511
- **Wu, S. C., Cheung, K. C., Luo, Y. M., and Wong, M. H. (2006).** Effects of inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on metal uptake by *Brassica juncea*. *Environ. Pol.* 140, 124–135.
- **Wu, Y., Yu, X., Wang, H., Ding, N., and Xu, J. (2010).** Does history matter? Temperature effects on soil microbial biomass and community structure based on the phospholipid fatty acid (PLFA) analysis. *J. Soils Sediments* 10, 223–230.
- **Yavar, A., Sarmani, S., Hamzah, A., and Khoo, K. S. (2014).** Phytoremediation of mercury contaminated soil using *Scripus mucronatus* exposed by bacterial. *Int. Conf. Ag. Eco. Med. Sci.* 7:6.
- **Yoo, S.J.; Weon, H.Y.; Song, J.; Sang, M.K. (2019)** Induced tolerance to salinity stress by halotolerant bacteria *Bacillus aryabhatai H19-1* and *B. mesonae H20-5* in tomato plants. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 29, 1124–1136.

- **Zaidi, S., Usmani, S., Singh, B. R., and Musarrat, J. (2006).** Significance of *Bacillus subtilis strain SJ-101* as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea*. *Chemosphere*. 64, 991–997.

### Site web

- Anonyme 1: ([https://biosol.estipa.org/liens/rhizo2013/schema\\_genaral.jpg](https://biosol.estipa.org/liens/rhizo2013/schema_genaral.jpg)).
- Anonyme. (2016). Rhizosphère, Ecologie Microbienne, Lyon. [En ligne].