



République Algérienne Démocratique et
Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieure et de
la Recherche Scientifique



Université Echahid Hamma Lakhdar d'El-Oued
FACULTE DE NATURE ET SCIENCES DE LA VIE
DEPARTEMENT BIOLOGIE

Mémoire de fin d'étude

Présenté pour l'obtention du diplôme de

MASTER

Spécialité: Biodiversité et environnement

**Les effets des PGPR sur la croissance des
plantes**

Présenté par: _____

MOHAMMEDI Fatima zahra
CHEREIT Amel

Jury:

promoteur: DJOUDI Abdelhak
examineur :SAHLIA Nadia
Président :BEN LAHBIB Abdelhamid

Année Universitaire 2019 / 2020

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ



DÉDICACE

C'est avec une grande gratitude et des mots sincères, que je dédie ce modeste travail de la fin d' étude à mes chers parents qui ont sacrifié leur vie pour ma réussite .

A mon père Mohammed pour avoir toujours cru en moi et pour ses nombreux sacrifices.

A ma mère Malika pour son soutien et ses encouragements.

J'espère qu' un jour ,je pourrai leurs rendre un peu de ce qu' il on fait pour moi, que DIEU leur prête bonheur et longue vie.

Je dédie aussi de ce travail à mes frères (Habiba , Ahmed ,Asma, Fathi et Ayoub) ,mes professeurs qui m' ont enseigné et à tous ceux qui me sont chers.

Fatima zahra



DÉDICACE

En signe de respect et reconnaissance , je dédie ce modeste travail à:

L'homme de ma vie pour toujours mon père Mohammed:

aucune dédicace ne saurait exprimer l'amour

l'estime, le dévouement et le respect que j'ai toujours eu pour vous.

Rien au monde ne vaut les efforts fournis jour et nuit pour mon éducation et mon bien être. Ce travail est le fruit de tes sacrifices que tu as consentis pour mon éducation et ma formation.

Ma mère Fatima:

Affable, honorable, aimable : Tu représentes pour moi le symbole de la bonté par excellence, la source de tendresse et l'exemple du dévouement qui n'a pas cessé de m'encourager et de prier pour moi .Ta prière et ta bénédiction m'ont été d'un grand secours pour mener à bien mes études.

Aucune dédicace ne saurait être assez éloquente pour exprimer ce que tu mérites pour tous les sacrifices que tu n'as cessé de me donner depuis ma naissance, durant mon enfance j'espère que mon DIEU les gardes

Ainsi qu'à toute ma belle-famille .

A mes très chères sœurs : "Mounira , Mouna ,Arbia, Samah, Houda, Nadira " pour leurs morales.

A mes très chères frères : " Fatah, Dawed , Ebd El kerim et Hatem" .

Et à tous mes amis de près ou de loin surtout ma très chère amie Soumia et ma binôme Fatima zahra.

Amel



REMERCIEMENTS

Je remercie mon DIEU de m'avoir donné la force et le courage de mener à bien ce modeste travail ,également je remercie infiniment notre parentes qui nous encourageons et aider à arriver à ce stade de nos étude .

Nous tiens à exprimer toute nous remerciements à Dr DJOUDI Abdelhak de nous avoir encadré ,orienté , aidé et conseillé durant toute l'année..

Nous adressons notre sincères remerciements à nos professeurs, les membres de jury ;

Président BELHBIB Abdelhamid et l examinateur SAHLI Nadia pour avoir accepté d'examiner ce travail et mais encore plus vos qualités

Et vos gentilliesses.

Résumé:

Les rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes, connues sous le terme PGPR, stimulent directement la croissance de celle-ci en augmentant le prélèvement nutritif du sol, en induisant et produisant des régulateurs de croissance végétale et en activant des mécanismes de résistance induite chez les végétaux.

Les PGPR stimulent la croissance des végétaux par leur effet antagoniste sur la microflore qui leur est néfaste, en transformant les métabolites toxiques et en stimulant la nodulation des légumineuses par les rhizobies.

Les effets antagonistes de PGPR impliquent la production d'antibiotiques et la compétition nutritionnelle avec les pathogènes végétaux.

L'établissement de l'association PGPR-plante est primordiale pour l'expression des bénéfices aux plantes. L'utilisation de PGPR marquées avec des gènes de bioluminescence permet de visualiser le processus de colonisation racinaire. Suite à l'apparition des exsudats de la semence, l'inoculum bactérien se multiplie, puis les bactéries sont transportées passivement par la racine en développement, hors de la zone d'influence de la semence. Par la suite, les PGPR continuent de se multiplier grâce aux exsudats racinaires et persistent sur la racine.

الخلاصه

تحفز البكتيريا الجذرية التي تعزز نمو النبات ، والمعروفة باسم الريزوبيا نمو النبات مباشرة عن طريق زيادة امتصاص العناصر الغذائية من التربة ، وتحفيز وإنتاج منظمات نمو النبات وتفعيل آليات المقاومة التي تحدثها النباتات. .

تحفز الريزوبيا نمو النبات من خلال تأثيرها العدائي على البكتيريا الدقيقة الضارة بها ، عن طريق تحويل المستقلبات السامة وعن طريق تحفيز عقيدات البقوليات بواسطة الجذور. تتضمن التأثيرات الغذائية لريزوبيا إنتاج المضادات الحيوية والمنافسة الغذائية مع مسببات الأمراض النباتية. .

يعد إنشاء رابطة النباتات لريزوبيا أمرًا ضروريًا للتعبير عن النباتات المفيدة. إن استخدام بكتيريا الريزوبيا الموسومة بجينات التلألؤ البيولوجي يجعل من الممكن تصور عملية استعمار الجذور. بعد ظهور إفرازات البذور ، يتضاعف اللقاح البكتيري ، ثم يتم نقل البكتيريا بشكل بواسطة الجذر النامي ، خارج منطقة تأثير البذرة. في وقت لاحق ، تستمر في التكاثر بفضل إفرازات الجذر وتستمر على الجذور

Sommaire

INTRODUCTION	2
---------------------------	----------

Chapitre I:L'écologie RhisoSphérIQUE

I.1. La relation intime « sol–système racinaire »	4
I.1.1. L'interaction « sol-plante »	4
I.1.2. Décrire l'interaction entre les plantes et le sol :	4
I.2. Le sol comme déterminant majeur de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes:	5
I.2.1. Déterminants principaux de la structure des communautés végétales:	5
I.2.2. Quelles variables de sol influencent la végétation ?	5
I.3. Effets de la végétation sur le fonctionnement du sol:	7
I.3.1. Cycles biogéochimiques:.....	7
I.3.2. Influence sur le cycle de l'azote dans le sol:	7
I.3.3. Macro-structure et aggrégation:	8
I.3.4. Relations avec la biodiversité du sol:	9
I.4. La communauté microbienne rhizosphérique:.....	10
I.4.1. Etablissement de la communauté microbienne dans la niche rhizosphérique:	10
I.4.2. Microorganismes symbiotiques:	10
I.4.3. Microorganismes non symbiotiques:	10

Chapitre II:Généralité sur la rhizosphère

II.1. Définition:	14
II.2. Activité de la rhizosphère:.....	14
II.3. La microorganismes rhizosphérique:	15
II.4. Les bactéries rhizosphérique ou rhizobactérie:	16
II.5. Quelques bactéries PGPR.....	16
II.5.1. Les bactéries du genre Azospirillum	16
II.5.2. Les bactéries du genre Pseudomonas:	17
II.5.3. Les bactéries du genre Rhizobium:	17
II.5.4. Les bactéries du genre Bacillus:	18
II.5.5. L'actinomycète Frankia:	18
II.6. Rhizobactéries stimulatrices de la croissance végétal:.....	19
II.7. Effet des PGPR sur la croissance des plantes (PGPR: bactéries promotrice de la croissance de plantes) Plant growth promoting rizobacteria:	20
II.8. Effet directe des PGPR sur la plante:	23
II.8.1. Acquisition des ressources:	23
II.8.1.1. Fixation d'azote:	23
II.8.1.2. Solubilisation du phosphate:	23
II.8.1.3. Solubilisation du potassium:	23

II.8.1.4. Production des sidérophores:	24
II.8.1.5. Production des phytohormones:.....	24
II.8.2. Acide Indole Acétique (IAA):	25
II.8.2.1. Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase:	25
II.8.2.2. Production des cytokines:	25
II.9. Effet indirect des PGPR sur les plante:	26
II.9.1. Productions des antibiotiques:	26
II.9.2. Production au cyanure d'hydrogène (HCN) Rôle dans la croissance des plantes cyanide:	26
II.9.3. Composés volatiles:	26
II.9.4. Induction de la résistance systémique:	27
II.10. les différentes formes des PGPR et leur action sur les mécanismes de la croissance des plantes:.....	27
 Chapitre III:Solubilisation du phosphates par PGPR au bénéfique des plantes	
III.1. Cycle du phosphore et ses différentes formes:	29
III.2. Mobilisation du phosphore dans le sol:	29
III.2.1. La désagrégation:	29
III.2.2. La Solubilisation du phosphate:	30
III.2.3. La minéralisation:.....	30
III.2.4. L'immobilisation:.....	30
III.3. Mécanismes de solubilisation du phosphore:	31
III.4. Microorganismes solubilisant le phosphate:	31
III.5. Mécanisme de solubilisation du phosphate par les MSP:	32
III.5.1. Solubilisation du phosphore organique (minéralisation):	32
III.5.2. les phosphatases du phosphore inorganique :	33
CONCLUSION	35
BIBLIOGRAPHIQUE	37

Liste de figure

N°	Figure	Page
Figure (1)	Role des plantes dans le cycle de l'azote dans les sols.	8
Figure (2)	Representationschematique des interactions mutualistes entre la plante (autotrophe) et les microorganismes (heterotrophes) et entre les microorganismes eux-memes au sein de la rhizosphere.	11
Figure (3)	Representant la rhizosphere.	14
Figure (4)	La structure de la rhizospher.	16
Figure (5)	Interactions entre plantes et bacteriescooperatives dans la rhizosphere.	20
Figure (6)	Les effets des pgpr sur la croissance des plantes.	21
Figure (7)	Structure generale des siderophores citrate-hydroxamate.	23

Liste des tableaux

N°	Tableau	Page
Tableau (1)	Role des heterogeneites spatiales et temporelles du sol.	6
Tableau (2)	Quelques bacteriesendophytes associatives. (bally et elmerich, 2007)	19
Tableau (3)	Les differentes formes des pgpr et leur action. Martinez-viveros et al. (2010)	26

Liste des abréviations

ACC	1-Aminocyclopropane-1-carboxylate
Al	Aluminium
Ca	Calcium
Fe	Fer
Fe³⁺	Fer ferrique
IAA	Acide indole-acétique
K	Potassium
N₂	Nitrogène
PGPR	Plant GrowthPromotingRhizobacteria.
pH	Potentiel d'Hydrogène
P	Phosphore
NSAP	Phosphatases acides non spécifiques
COV	composes organique volatile
ISR	indicedSystemeiqueResistance
DAPG	Diacetylphloroglicinol
HCN	cyanure d'hydrogene
BPS	bacteries solubilisant phosphore

INTRODUCTION

Introduction

Le sol est un fantastique réservoir de microorganismes, en termes de diversité et de densité. Il a été estimé qu'un gramme de sol contenait de 10^{10} à 10^{11} bactéries, et de 6 000 à 5 000 espèces bactériennes (**Curtis et al., 2002; Horner-Devine et al., 2003**). Certains de ces microorganismes jouent un rôle clé dans un grand nombre de processus incluant : l'acquisition d'éléments nutritifs pour les plantes, les cycles géochimiques comme celui de l'azote, et la structure du sol (**Kowalchuk et Stephen, 2001 ; Rillig et Mummey, 2006 ; Pivato et al., 2009**).

Les rhizobactéries qui favorisent la croissance des plantes, connues sous le terme PGPR, stimulent directement la croissance de celle-ci en augmentant le prélèvement des éléments nutritifs du sol.

En effet, les PGPR interviennent sur la croissance des plantes selon plusieurs mécanismes. Ces bactéries sont capables de faciliter la croissance des plantes directement en aidant à l'acquisition des ressources (azote, phosphore et minéraux essentiels) ou par modulation des niveaux d'hormone végétales (**Munees et Mulugeta, 2014**), ou indirecte par production des antibiotiques ou par induction de système de résistance et production des sidérophores phytoprotectrices (**Kirdibillal, 2011**).

Les microorganismes du sol peuvent être bénéfiques en affectant positivement la qualité du sol et la croissance des plantes. La diversité des communautés bactériennes rhizosphériques est influencée à la fois par le sol, sa composition, ses caractères physicochimiques, ainsi que par les exsudats racinaires produits par les plantes. Parmi cette grande diversité bactérienne, un groupe de bactéries communément appelé PGPR, de l'anglais « Plant Growth Promoting Rhizobacteria », est capable de coloniser la rhizosphère des plantes et d'apporter un effet positif à leur croissance (**Kang et al., 2012**).

Certains microorganismes facilitent, en effet, l'altération, la minéralisation, et la solubilisation des différentes formes de P et le mettent à la disposition des communautés microbiennes et végétales.

Plusieurs recherches ont montré que les PGPR ont des effets bénéfiques sur les plantes, ces rhizobactéries peuvent procurer à la plante l'azote sous forme d'ammonium par leurs associations avec les plantes (**Kennedy et al., 2006 ; Ficher et al., 2007**). De plus, ces PGPR peuvent aussi synthétiser les hormones de croissance (phytohormones) pour stimuler la croissance de la racine et aussi la plante (**Baca et Elmerich, 2007**). Dans notre recherche on va discuter sur la rhizosphère et leurs effets sur la croissance des plantes.

- C'est quoi la rhizosphère et quels sont leurs effets ?

CHAPITRE I:

L'ÉCOLOGIE

RHISOSPHERIQUE

Les écosystèmes sont des entités complexes caractérisées par des flux de matières et d'énergie et de multiples interactions entre composantes vivantes et non-vivantes.

Au cœur des écosystèmes, les sols et les plantes sont à la fois sous l'influence de paramètres abiotiques, tels le climat, la roche mère et la topographie, et de celle des organismes vivants (ABALOS *et al.*, 2014). L'ensemble de ces influences biotiques et abiotiques ont de multiples implications en termes de genèse, d'organisation spatiale et de fonctionnement des sols, ainsi que de structuration des communautés de plantes. Les sols et les plantes sont intimement liés et interdépendants. La disponibilité et les flux des ressources du sol (p.ex. composition et transferts d'éléments minéraux et d'eau entre les différents horizons de sol) ainsi que la structuration du sol en tant qu'habitat (p.ex. phénomènes érosifs, mélange entre horizons de sol) sont des déterminants majeurs de l'identité et de l'activité des organismes vivants, en particulier des plantes. La plupart des plantes sont en effet en interaction directe avec le sol tout au long de leur existence, de la graine jusqu'aux débris végétaux, et reposent largement sur lui pour leur alimentation en eau, leur nutrition minérale et. En retour, les plantes sont des ingénieures du sol. (CEBRIAN, J., 2011)

Dans ce chapitre, nous aborderons dans une première partie le rôle du sol dans la structuration des communautés végétales (plant communies) et la modulation des caractéristiques fonctionnelles des plantes. Dans une deuxième partie, nous nous intéresserons aux effets de ces communautés végétales sur le fonctionnement du sol, à travers les cycles de trois éléments clés des écosystèmes terrestres, le carbone, l'azote et l'eau. (ABALOS *et al.*, 2014).

I.1. La relation intime « sol-système racinaire »

I.1.1. L'interaction « sol-plante »

Le sol est le biomatériau le plus complexe de la planète (Young et Crawford, 2004). Il est le support de la vie terrestre et un réservoir de matières organiques et minérales, et représente un carrefour multifonctionnel, contrôleur et révélateur de nombreux processus écologiques. Il renferme un habitat à diversité très élevée, conditionnées par ses propriétés tels que : la texture, la structure, la micromorphologie, la porosité, le régime hydrique et la température. Avec son organisation systémique interne, le sol régule les échanges et les flux des écosystèmes et met en place des systèmes d'épuration et de transformation de matières (Gobat *et al.*, 2010).

I.1.2. Décrire l'interaction entre les plantes et le sol :

L'ensemble des plantes partagent de nombreuses fonctions, parmi lesquelles la synthèse de composés carbonés organiques et le relargage d'oxygène dans l'atmosphère. Néanmoins, le règne végétal est très diversifié, des algues unicellulaires jusqu'aux arbres géants (p.ex. *Boscia albitrunca*, dont les racines atteignent 68 m de profondeur ; ou *Sequoia sempervirens*, culminant à 115 m de hauteur). Pour caractériser et comparer de manière standardisée les interactions de l'ensemble de ces plantes avec leur environnement et le sol en particulier, il est possible de recourir à des mesures quantitatives ou qualitatives communes à une majorité de plantes, tels que les traits fonctionnels (DIAMOND *et al.*, 1975).

L'utilisation du concept de traits permet de rendre compte d'une part de la capacité de certaines plantes à survivre et persister dans un environnement donné (p.ex., en milieu sec, la

capacité à acquérir l'eau du sol est conditionnée par l'architecture racinaire, avec des conséquences sur la compétitivité et la survie des plantes), et d'autre part des réponses morphologiques, physiologiques ou encore phénologiques des plantes à des variations de tels ou tels facteurs environnementaux (p.ex., influence du pH du sol sur la morphologie racinaire). Elle permet également de quantifier l'effet des plantes sur les propriétés des différents compartiments des écosystèmes (par ex influence positive de la densité et du turnover racinaire sur la porosité du sol). (BARDGETT, R et al., 2010).

Enfin, en prenant en compte à la fois les réponses des plantes et du sol ainsi que leurs effets l'un sur l'autre (au travers de boucles de rétroaction), cette approche permet de caractériser des trajectoires environnementales (p.ex. variation de composition de la végétation couplée à la raréfaction ou à l'accumulation d'une ressource donnée) induites par des variations de conditions environnementales p.ex. l'action de l'homme. (DEMEYER et al., 2001).

I.2. Le sol comme déterminant majeur de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes:

I.2.1. Déterminants principaux de la structure des communautés végétales:

A l'échelle de la planète, le climat est le principal déterminant de la distribution des communautés végétales. Ainsi, la combinaison d'un petit nombre de variables bioclimatiques permet de prédire la distribution de types de végétation dans les différents continents de façon très réaliste. C'est notamment le cas des indices de température (sommées de température, basses températures hivernales et hautes températures estivales) et de disponibilité en eau (capacité au champ des différents types de sol estimée à partir de leur texture).

A une échelle plus locale et au sein d'un type de climat, les propriétés du sol (influencées notamment par l'histoire du lieu, sa topographie et la nature de la roche mère) et le régime de perturbation sont deux des principaux facteurs qui déterminent la présence des espèces et les communautés végétales.

I.2.2. Quelles variables de sol influencent la végétation ?

De très nombreux facteurs édaphiques influencent la végétation, il peut s'agir des facteurs physiques (texture, densité, structure, température, etc.), de facteurs chimiques (quantité de matière organique, potentiel redox, capacité d'échange anionique et cationique), ou de la disponibilité en ressources (eau, éléments minéraux).

Tableau (1): Rôle des hétérogénéités spatiales et temporelles du sol.

Contraintes abiotiques	Effets sur le fonctionnement des plantes
<i>Facteurs physiques</i>	
Faible contenu en argiles.	Faible disponibilité en éléments minéraux limitant la croissance des plantes, et plus particulièrement leurs parties aériennes
Forte compaction.	Forte densité de sol en profondeur et absence de pores limitant la croissance racinaire
Sols sableux et absence d'agrégation	Sols érosifs et faible ancrage des plantes.
Sols âgés et/ou forte profondeur de l'interface sol/roche-mère.	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier du phosphore, entraînant une forte dépendance aux associations mycorhiziennes ou à des organes racinaires spécialisés.
Sols inondés	Faible disponibilité en oxygène et éléments minéraux limitant la croissance des plantes et favorisant le développement d'aérenchymes
Température	Faibles et fortes températures réduisant la croissance des plantes.
<i>Facteurs chimiques</i>	
Faible contenu en eau liquide	Faible disponibilité en eau et éléments minéraux en milieux arides et sols gelés limitant la croissance des plantes et peuvent entraîner un flétrissement
Faible contenu en matières organiques	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote limitant la croissance des plantes
Forte salinité	Stress osmotiques et toxicité en sodium et chlore
Forte teneur en métaux lourds	Toxicité des métaux lourds, en particulier de l'aluminium, notamment dans les sols acides où ils sont présents dans la solution du sol
Sols acides	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote, phosphore et potassium limitant la croissance des plantes
Sols calcaires	Déficiência en microéléments, en particulier fer, zinc entraînant des dysfonctionnements métaboliques

Le sol est un milieu généralement très hétérogène, dans l'espace et dans le temps, et ce quelle que soit l'échelle considérée. La description pédologique du sol par horizons et la grande variabilité physico-chimique de ces horizons entre grandes catégories de sol en sont les illustrations les mieux connues. Cette hétérogénéité verticale influence bien évidemment la végétation, en relation avec la capacité des plantes à atteindre, coloniser et exploiter efficacement ces divers horizons aux conditions abiotiques et biotiques variables. Mais une hétérogénéité spatiale du sol moins visible, plus fine, existe également : la distribution non homogène des ressources nécessaires à la croissance des plantes (p.ex. ressources plus ou moins abondantes au sein de « patches » de matières organiques). De la même manière, les conditions abiotiques et biotiques du sol ne sont pas figées dans le temps. Les fluctuations temporelles (à l'échelle de la journée, de l'année ou du siècle), sous l'influence du climat, du fonctionnement de la végétation ou encore du fonctionnement de la micro- et de la macrofaune, régulent très fortement la végétation (BARDGETT, R et al., 2010). La succession végétale en est une illustration bien connue. Les changements dans le temps (sur plusieurs dizaines voire centaines d'années dans le cas des successions végétales) de la composition floristique et faunistique d'une communauté suite à une perturbation modifient le milieu et le sol en particulier (p.ex. disponibilité en nutriments des sols), (FRECHET, G et al., 2014), et ces modifications provoquent en retour des modifications biotiques, de la structure de la végétation notamment.

Ces formes spatiales et temporelles d'hétérogénéité offrent généralement plus de possibilités à des espèces de coexister dans la mesure où, d'une part, différentes conditions abiotiques et biotiques sont présentes dans l'espace et dans le temps favorisant ainsi différentes espèces de plantes, et d'autre part, différentes espèces sont à même d'utiliser le même type de ressources du sol (p.ex. le phosphore, l'eau) mais sur différents patches, profondeurs, saisons, etc. L'hétérogénéité du sol semble donc jouer un rôle critique en assouplissant les règles d'assemblages des communautés végétales liées à l'hypothèse de la limite à la similarité citée plus haut. Pour autant, le rôle de l'hétérogénéité du sol dans la régulation de la végétation reste encore peu testé expérimentalement et constitue un champ de recherche prioritaire aujourd'hui (FRECHET, G et al., 2014).

I.3. Effets de la végétation sur le fonctionnement du sol:

I.3.1. Cycles biogéochimiques:

En tant que producteurs primaires, les plantes sont à l'origine de la transformation du carbone atmosphérique en composés organiques permettant la construction de biomasse vivante. Elles sont également impliquées dans l'acquisition et l'incorporation de nombreux éléments minéraux du sol (principalement azote, phosphore et potassium) dans la biomasse vivante et sont ainsi un moteur clé de leurs cycles biogéochimiques. Elles participent enfin aux transferts d'eau entre les sols et l'atmosphère. Dans cette partie nous aborderons plus particulièrement l'impact des plantes sur les cycles de trois éléments majeurs dans le sol, le carbone, l'azote et l'eau (BERG, B. 2014).

I.3.2. Influence sur le cycle de l'azote dans le sol:

Les espèces végétales influencent directement les entrées d'azote dans le sol via les apports de litières aériennes et racinaires, les exsudats racinaires et par la capacité des espèces fixatrices

d'azote à réduire l'azote atmosphérique en azote assimilable par les plantes. De par leur capacité d'absorption de l'azote, pour lequel elles sont en compétition avec les communautés microbiennes, elles contrôlent également la disponibilité en nitrate, ammonium et acides aminés du sol. S'ajoute à cela une série d'effets indirects; les plantes et principalement les racines modifient leur environnement abiotique (température, humidité, pression d'oxygène, pH) et biotique en libérant dans la rhizosphère des exsudats, composés riches en énergie qui alimentent un microbiote spécifique. Elles contrôlent en particulier l'abondance, la diversité et l'activité des microorganismes impliqués dans les processus de minéralisation, nitrification, dénitrification et le lessivage (BERG, B. 2014).

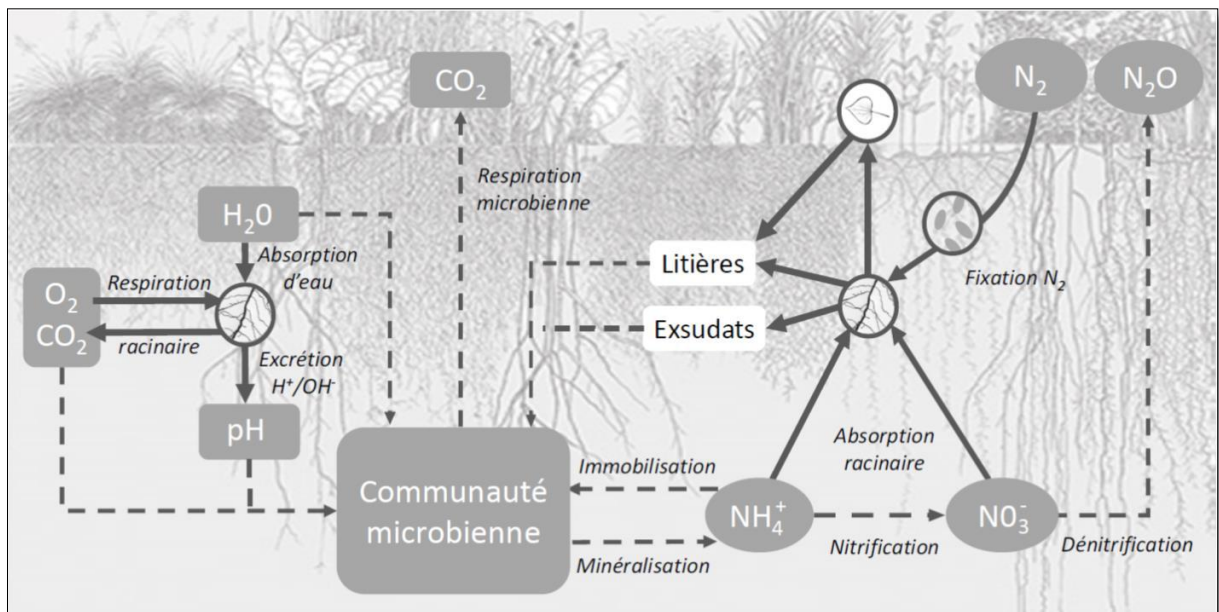


Figure (1): Rôle des plantes dans le cycle de l'azote dans les sols (Ghosh et al .,2017).

I.3.3. Macro-structure et agrégation:

La structure physique du sol est influencée par de nombreux facteurs abiotiques comme la texture et la minéralogie, le climat et les perturbations (SIX, J et al .,2004) Toutefois les facteurs biotiques, et la végétation en particulier, exercent également des effets directs et indirects majeurs sur les entrées de matières organiques au sol, la porosité du sol, l'agrégation des particules de sols et la cohésion du sol dans son ensemble.

L'importance de ces effets est fonction de la composition et de la pérennité des communautés végétales (SIX, J et al .,2004).

Les racines des plantes lorsqu'elles se décomposent laissent dans le sol des micro et macro-galeries qui améliorent la circulation de l'eau et de l'air. L'architecture et le diamètre moyen des racines sont donc deux traits qui influencent la porosité des sols. (WEIHER, E et al.,2011).

Les espèces ligneuses (woody species) à systèmes racinaires pivotants (taproots) améliorent la porosité du sol de façon plus efficace que des graminées à systèmes racinaires fasciculés. Les plantes contribuent également à la formation et au maintien d'agrégats stables (matières organiques protégée de la dégradation) de sol par l'intermédiaire de leurs parties aériennes (et l'accumulation de litières) qui atténuent l'impact des gouttes de pluie sur l'éclatement des

agrégats, mais surtout par l'intermédiaire de leurs racines fines et des associations mycorhiziennes (RILLIG et al., 2015). De fortes densités de racines fines et d'hyphes mycéliens améliorent la stabilité des agrégats par différents mécanismes :

(1) une augmentation de la production d'exsudats racinaires, tels que les polysaccharides qui jouent le rôle de colle entre les particules du sol, (2) un meilleur piégeage des particules de sol facilité par l'enchevêtrement des racines et des hyphes, (3) une augmentation des alternances de cycles humectation-dessiccation du sol en relation avec l'acquisition de l'eau par les racines et (4) la libération lors de la décomposition de composés améliorant la stabilité des agrégats, tels que l'hémicellulose, la subérine ou les composés phénoliques. Ces processus varient entre espèces végétales mais également entre types de champignons mycorhiziens associés. Les hyphes à morphologie diffuse, favorisant les interactions sol-hyphes, auraient un impact plus important sur la formation des agrégats de sol que les hyphes de type rhizomorphiques (RILLIG et al., 2015).

En termes d'amélioration de la cohésion générale du sol, les couverts de graminées semblent avoir les effets les plus forts, et ceux de légumineuses les plus faibles. L'efficacité des graminées est associée à une plus forte densité racinaire et à la présence de racines fines capables de libérer de nombreux exsudats. En revanche, les racines des légumineuses améliorent la conductivité hydraulique et la résistance au cisaillement du sol et donc la stabilité des pentes (SUBBARAO, G et al., 2009)

I.3.4. Relations avec la biodiversité du sol:

Les communautés végétales sont à la base des interactions trophiques des écosystèmes. Généralement, les effets des plantes sur les communautés d'organismes du sol varient selon leur production primaire (notamment les quantités et composition de litières et d'exsudats produits) ainsi que par leurs traits fonctionnels (MACARTHUR et al., 1990). Ces caractéristiques, variables entre espèces de plantes, influencent l'abondance, l'activité et la diversité des consommateurs primaires et secondaires du sol, de leurs symbiontes, ainsi que celle des organismes décomposeurs. a par exemple été montré que différentes espèces de plantes diffèrent dans la composition microbienne de leurs rhizosphères, avec des conséquences sur l'abondance des communautés microbiennes dans le sol et de leurs prédateurs. Plus généralement, la diversité des communautés végétales semble être à l'origine d'une plus grande hétérogénéité spatiale et temporelle des propriétés des sols (à de multiples échelles) et favorise ainsi une plus grande biodiversité de la micro et macrofaune souterraine. (PRENTICE, I et al., 1992) Ces effets positifs de la biodiversité des plantes ne sont cependant pas toujours observés, ce qui pourrait s'expliquer par l'existence de l'effet prédominant de certaines espèces de plantes plutôt que d'un effet de la diversité des plantes elle-même. Il semblerait également que les effets positifs attendus de la diversité des plantes sur la diversité des organismes du sol soient découplés dans le temps, la colonisation des sols par les organismes souterrains étant largement retardée en regard de celle des plantes de par leur faible taille et mobilité. Le rôle joué par les plantes dans la biodiversité et l'activité des communautés du sol, mais également le rôle réciproque des communautés microbiennes sur la diversité des plantes est aujourd'hui un champ de recherche prioritaire (MACARTHUR et al., 1990)

I.4. La communauté microbienne rhizosphérique:

I.4.1. Etablissement de la communauté microbienne dans la niche rhizosphérique:

La niche rhizosphérique représente un habitat propice à la colonisation microbienne. Cependant ces microorganismes ne sont pas répartis aléatoirement dans le sol. Le sol est un milieu hétérogène agissant parfois comme un filtre empêchant certains microorganismes de s'installer (**Decaëns 2010**). Ainsi, des filtres environnementaux, tels que la physicochimie du sol ou encore la teneur en nutriments, déterminent la capacité des microorganismes à s'établir au sein de la rhizosphère.

I.4.2. Microorganismes symbiotiques:

La plante est donc la principale force structurante des communautés microbiennes. On estime qu'environ 20 000 espèces de plantes (sur environ 300 000) seraient entièrement dépendantes d'organismes microbiens pour leur croissance et leur survie (**van der Heijden et al 2008**). Cette dépendance implique la mise en place de systèmes de reconnaissance et de fonctionnement entre la plante et les microorganismes qui doivent être régulés afin que l'association ait lieu ; cela va donc conduire à une spécificité des associations entre la plante et les microorganismes dits symbiotiques.

Les symbiotes mettent en place des mécanismes de reconnaissance de la plante hôte appropriée qui leur fournira les nutriments nécessaires (**Brencic & Winans 2005**). Ils vont ensuite induire des changements physiologiques chez la plante hôte de par leur activité spécifique au sein de cette plante puis vont à leur tour ajuster leur propre physiologie pour réaliser leur activité. L'interaction va donc reposer sur des échanges de signaux très coordonnés entre la plante et le microorganisme, conduisant ainsi à des ajustements physiologiques graduels qui permettent la mise en place de la symbiose (**Brencic & Winans 2005**). Les plantes vont, ainsi, produire des métabolites secondaires (sucres, acides-aminés, composés aromatiques,...) qui vont agir comme une source d'attraction pour les microbes. Les microorganismes vont synthétiser des protéines leur permettant de détecter les signaux chimiques venant de la plante.

Afin que la bactérie se fixe au niveau de la racine pour établir une interaction avec la plante hôte, des protéines végétales (lectines) sont libérées par la plante et agissent comme des récepteurs des composés libérés par les microorganismes. Ces substances libérées par la plante et impliquées dans le chimiotactisme vont alors induire l'expression de gènes bactériens qui vont permettre la mise en place des interactions, (**Brencic & Winans 2005**).

I.4.3. Microorganismes non symbiotiques:

Les photosynthétats qui ne sont pas utilisés par la plante ou par les symbiotes sont alors utilisés par les microorganismes du sol pour leur croissance. Ils vont les décomposer et les minéraliser. Les produits de cette minéralisation seront ainsi directement assimilables par la plante (**Loreau 2000**). Ces nutriments peuvent également être stockés dans la biomasse microbienne du sol. Les microorganismes vont de ce fait influencer leur répartition spatiale et temporelle. Par exemple, l'immobilisation de l'azote par les microbes telluriques va limiter

les pertes de cet élément dans les eaux souterraines (Brooks et al 1998) et ainsi le maintenir à disposition pour la plante.

De plus, dans les écosystèmes pauvres en azote, la biomasse microbienne accumule cet élément de façon importante en automne, au moment de la sénescence de la plante et le retient durant l'hiver et jusqu'au printemps où il sera alors disponible pour la plante (Bardgett et al 2005). Les microorganismes telluriques peuvent également avoir un rôle de protection contre les maladies (Eparvier et al 1991).

Le rôle de protection passe le plus couramment par la production d'antibiotiques. *Pseudomonas fluorescens* et *P. putida* sont des bactéries capables de produire des antibiotiques permettant à la plante *Raphanus sativus*, le radis, de se défendre contre les *Fusarium*, des champignons pathogènes du sol (Brencic & Winans 2005). La protection assurée par les microorganismes non symbiotiques envers la plante peut également passer par des phénomènes de compétition entre ces microorganismes et les pathogènes.

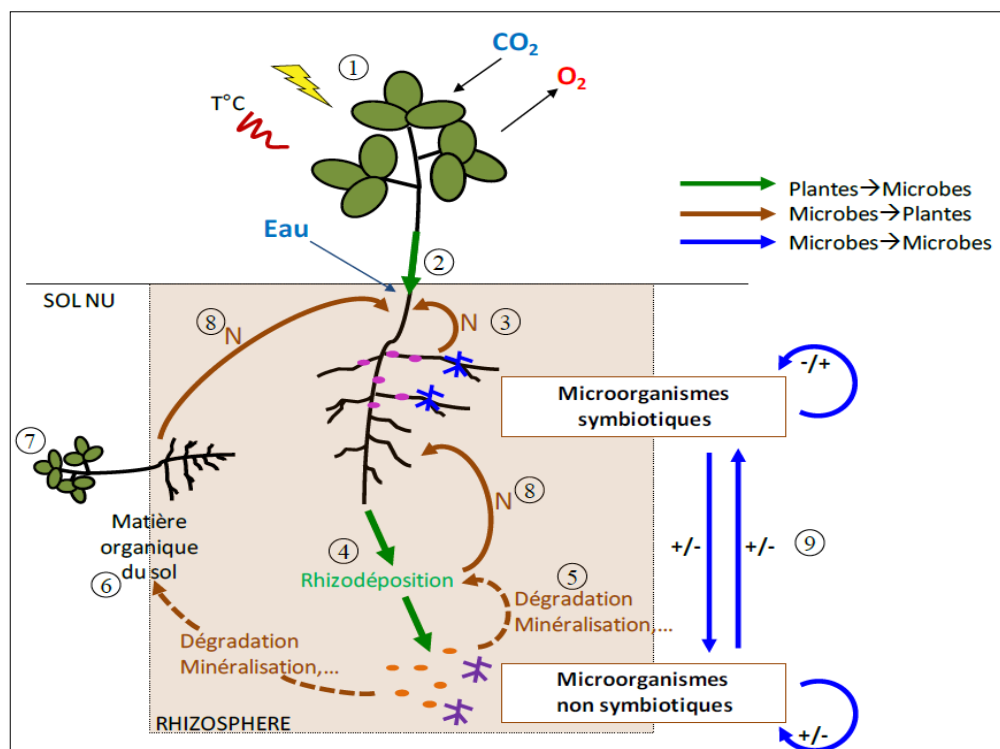


Figure (2): Représentation schématique des interactions mutualistes entre la plante (autotrophe) et les microorganismes (hétérotrophes) et entre les microorganismes eux-mêmes au sein de la rhizosphère (uroz et al., 2015).

(Figure 2) Représentation schématique des interactions mutualistes entre la plante (autotrophe) et les microorganismes (hétérotrophes) et entre les microorganismes eux-mêmes au sein de la rhizosphère. (1) La plante réalise la photosynthèse grâce à l'énergie lumineuse, le CO₂, l'eau et les nutriments ; la température est également un facteur important dans ce processus. (2) Une partie des photosynthétats produits par la plante suite à la photosynthèse va être fournie aux microorganismes symbiotiques qui (3) en échange vont fournir des nutriments (N) à la plante. (4) Le reste des photosynthétats sera libéré dans le sol, via la

rhizodéposition, et disponible pour la croissance des microorganismes non symbiotiques. Ces derniers vont, en retour, dégrader la matière organique présente (5) dans la rhizosphère ou (6) dans le sol nu, ainsi que (7) la matière végétale à la mort de la plante afin de (8) fournir des nutriments à la plante. (9) Il existe aussi des interactions entre les microorganismes eux-mêmes qui peuvent intervenir dans les interactions plante-microbes.



CHAPITRE II:
GÉNÉRALITÉ SUR
LA RHIZOSPHERE

Le mot rhizosphère a été introduit en 1904 par Lorenz Hiltner (**Anton et al., 2008**), bactériologiste spécialiste de microbiologie du sol et professeur d'agronomie au collège Technique de Munich. (**Lombi et al., 2001**). «Rhizo» vient du grec rhiza signifiant racine. «Sphère» vient du latin sphaera (même sens), mot provenant lui-même du grec ancien sphaira (signifiant balle, ballon, ou globe). La sphère définit le champ d'influence du système racinaire. En raison du volume qu'elle occupe, par rapport au volume de la plante, la rhizosphère est aussi appelée la «moitié cachée» (the hidden half en anglais), (**Bowen et Roriva, 1991**). Dans cette partie nous nous intéresserons à détailler les effets directs qui représentent dans la fixation d'azote, solubilisation de phosphate, solubilisation du potassium, production des sédéphores, production des phytohormones. Et les effets indirectes : production des antibiotiques, production au cyanure d'hydrogène, composés volatiles et induction de la résistance systémique.

II.1. Définition:

La rhizosphère est la région du sol située autour des racines des plantes et soumise à leur influence directe. C'est un lieu d'intenses échanges entre le végétal et le substrat minéral et d'intense activité microbienne, (**Anoua et al, 1997**)

Elle joue un rôle important dans la résistance des sols à l'érosion, au gel, aux incendies, aux inondations, etc. De même pour la résilience de ces sols et des plantes cultivées (Les enjeux sont donc également agronomiques), (**Krafczyk et al., 1984**).

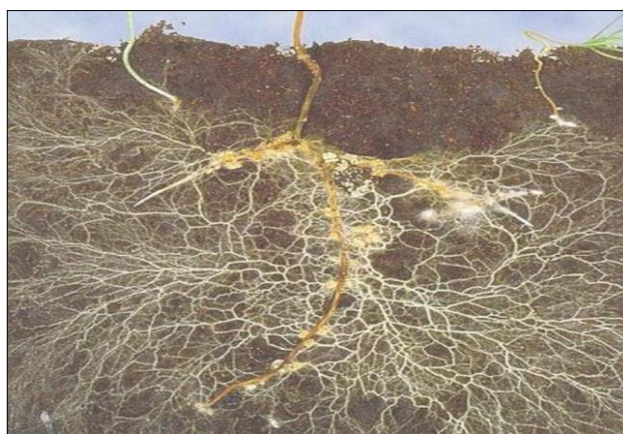


Figure (3): Représentant la rhizosphère.

[Filearchive.cnew.ru/img/reviews/2010/11/14/mushroom_f3ce1.pg](http://filearchive.cnew.ru/img/reviews/2010/11/14/mushroom_f3ce1.pg)

II.2. Activité de la rhizosphère:

La plante libère des exsudats racinaires qui sont constitués de substances organiques carbonées et azotées: polysaccharides, acides organiques et protéines (**Mench, 1985**). Ces exsudats favorisent le développement de la microflore pathogène ou non. Ainsi, en réponse à l'apport énergétique représenté par les exsudats racinaires, des propagules fongiques se développent de façon saprophytique jusqu'à la racine qu'elles peuvent infecter et éventuellement parasiter (**Schroth et Hildenbrand, 1964**). De même, la densité des bactéries est plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol distant des racines : il s'agit de «l'effet

rhizosphère» (**Foster et Rovira, 1978**). La quantité et la composition des exsudats racinaires conditionnent également la nature des activités bactériennes. Ces activités résultent de la synthèse de métabolites tels que les sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, acide cyanhydrique, lipopolysaccharides(**Lemanceau, 1992**). Une flore bactérienne diversifiée, connue sous l'abréviation PGPR (plant growthpromotingrhizobacteria), rhizobactérie promotrice de la croissance des plantes est bénéfique à la croissance et à la santé des plantes. On en distingue deux grands groupes : les PGPR phytostimulatrices et les PGPR phytoprotectrices,(**Malek, 2015**).

II.3. La microorganismes rhizosphérique:

Le sol n'est pas simplement le support dans lequel les plantes s'enracinent et puisent les éléments nutritifs indispensables à leur développement .Le sol est un réservoir important de micro-organismes (champignons et bactéries), en termes de diversité et de densité. (**symbiotech.com**).

La microflore du sol est complexe varie .Elle comprendre la bactérie des champignons des protozoaires et des virus. La distribution des micro-organismes du sol et hétérogène et dépend des facteurs nutritionnel et des facteurs physico chimique. (**Prescott et al., 2003**).

Les bactéries sont les microorganismes les plus abondants et métaboliquement les plus actifs du sol. On estime 1 gramme de sol quand peut contenir jusqu'à 10⁹ bactérie par examine microscopique direct tout foi seul un facteur (1/100 peut être isolé par la technique de culture on parle à VNC) (**Malek, 2015**).Si les techniques et les milieux adéquats sont utilisés (**Dommergues et Mangenot, 1970**).Les actinomycètes constituent l'ordre des actinomycètes. Ce sont des bactéries filamenteuses, septées, ramifiées, (**Larpen et al, 1989**)

Les mycète sont également présents dans le sol. En effet extra racinaire tous les sols contiennent une microflore abondante. La biomasse fongique est sans doute très variable suivant les cas peut attendre entre 120 Kg/ha et plus d'une tonne, dans les sols normaux (**Dommergues et Mangenot, 1970**). Leurs activités métaboliques sont multiples et fondamentales à l'équilibre écologique des sols. De nombreux travaux indiquent la prédominance de: Mucor, Trichoderma et Aspergillus,(**Noumeur, 2008**).

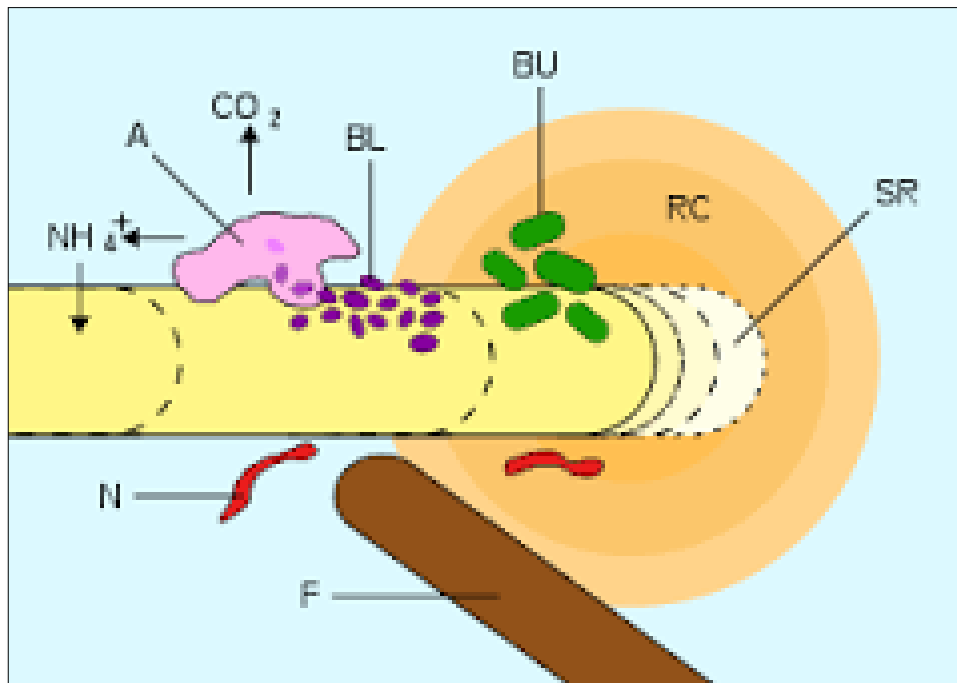


Figure (4): La structure de la rhizosphère

<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/37/rhisosphère.svg/1200pxRhizosphere.svg.png>.

A=Amibe digérant une bactérie BL= Bactérie à énergie limitée BU= Bactérie à énergie non limitée RC=Racine SR=Poils absorbants racinaires F=Mycélium d'un champignon N=Ver nématode.

II.4. Les bactéries rhizosphérique ou rhizobactérie:

Les rhizobactéries sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense (Schroth et Hancock, 1981, 1982). Les bactéries non symbiotiques répondant à cette définition appartiennent à différents genres et espèces dont les plus étudiés sont: *Agrobacterium radiobacter*, *Azospirillum* spp, *Bacillus* spp, *Pseudomonas* spp fluorescents, (Lemanceau, 1992).

Les effets bénéfiques des rhizobactéries sont liés à leur position stratégique à l'interface sol racine. En effet, le rhizo plan et la rhizosphère sont le siège d'échanges intenses entre la plante et le milieu environnant (Curl, 1982). Ces échanges sont réciproques.

II.5. Quelques bactéries PGPR

II.5.1. Les bactéries du genre *Azospirillum*

Azospirillum est une bactérie mobile, à Gram négatif, appartenant à l'ordre des *Rhodospirillales*, associée avec les racines des monocotylédones, notamment des cultures importantes comme le blé, le maïs et le riz. Plusieurs souches d'*Azospirillum* ont montré des effets bénéfiques sur la croissance des plantes et sur le rendement des cultures, en serre ou dans des essais au champ, sous divers sols et diverses conditions climatiques, et sont

donc qualifiées de Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR). Elles peuvent établir une symbiose associative avec les céréales (**Bashan et al., 2004**).

L'association entre *Azospirillum* et la plante produit des changements morphologique et physiologiques dans les racines. La bactérie produit des hormones de croissance, l'acide indole-3 acétique (AIA), qui favorise l'augmentation de la surface des racines, entraînant une augmentation de l'absorption de l'eau et des minéraux. De plus cette association permet la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique (jusqu'à 50 kg de N/ha/ans) ce qui favorise la croissance et le rendement des cultures (**Bashan et al., 2004**).

Les Azospirillum se fixent à la surface des racines, dans la zone d'élongation, ou au niveau des poils absorbants. Cette fixation implique une synthèse des polysaccharides de la capsule par des lectines (glycoprotéines) de la plante et s'accomplit en deux étapes. Il y a d'abord un attachement réversible à la surface de l'hôte par les flagelles, puis un ancrage définitif par les exopolysaccharides. *Les Azospirillum* demeurent dans la couche mucilagineuse qui recouvre la surface des racines, ou s'enfoncent dans les assises corticales. Ils possèdent des enzymes pectinolytiques qui leur permettent de pénétrer dans les lamelles moyennes des cellules et de descendre, parfois jusqu'à l'endoderme. Des substances de croissance directement produites par les bactéries, modifient l'aspect du système racinaire (**Bashan et al., 2004**) (Tableau II.1).

II.5.2. Les bactéries du genre *Pseudomonas*:

Les *Pseudomonas* appartiennent au phylum des *Proteobacteria*, classe des *Gammaproteobacteria*, ordre des *Pseudomonales*. Ce sont des bacilles à Gram négatif, droits et fins, aux extrémités arrondies, d'une taille moyenne de 2 sur 0,5 µm (Palleroni, 1984).

Ces bactéries sont mobiles grâce à une ciliature polaire monotriche, lophotriche ou multitriche, elles sont capables d'utiliser de nombreux substrats hydrocarbonés comme sources de carbone et d'énergie. Les *Pseudomonas* ont une capacité élevée à coloniser la rhizosphère ainsi que les racines des plantes, elles sont capables de former des associations intimes avec leurs hôtes (**Höfte et de Vos, 2006**), ce qui réduit le nombre de sites habitables pour les microorganismes pathogènes et par conséquent, leur croissance (**Reyes et al., 2004**) (Tableau II.1).

II.5.3. Les bactéries du genre *Rhizobium*:

Les rhizobiums, ou rhizobia, sont des bactéries aérobies du sol appartenant à la famille des *Rhizobiaceae* (**Sahgal et Johri, 2006**).

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

Akhtar et Siddiqui, (2009) ont montré que l'inoculation par *Rhizobium* sp. entraîne une augmentation dans la croissance, le rendement et le nombre de nodules formés au niveau

des racines par rapport aux plantes sans inoculation. En plus de leur activité bénéfique de fixation

d'azote avec les légumineuses, les *Rhizobium* peuvent améliorer la nutrition des plantes par la mobilisation du phosphate organiques et inorganiques (Tableau II.1).

II.5.4. Les bactéries du genre *Bacillus*:

Les *Bacillus* forment un genre de bactéries à gram positif, appartenant à la famille des bacillacées (*Bacillaceae*), l'ordre des bacillales (*Bacillales*), la classe des bacilles (*Bacilli*). Ces bactéries sont capables de produire des endospores leur permettant de résister à des conditions environnementales défavorables.

C'est le genre le plus abondant dans la rhizosphère, l'activité PGPR de certaines de ces souches a été connue depuis plusieurs années (**Probanzaet al., 2002**). Elles sont potentiellement utiles comme agents de lutte biologique (**Nagórskaa et al., 2007**) et capables de solubiliser le phosphate, produire de l'AIA, séderophore et antifongique (**Charest et al., 2005**). Ces bactéries sont fréquemment retrouvées au voisinage des racines des plantes ou certaines espèces ont un rôle dans la fixation d'azote (Tableau II.1).

II.5.5. L'actinomycète *Frankia*:

Le microsymbiote *Frankia* est une bactérie gram-positif filamenteuse, et non un champignon comme le pensaient les microscopistes du XIXe siècle. Il s'agit plus précisément

d'un actinomycète en raison de ses caractéristiques morphologiques et biochimiques (**Duhoux et Nicole, 2004**). Contrairement aux bactéries fixatrices d'azote comme les *Rhizobium*, *Frankia* peut fixer l'azote atmosphérique à l'état libre (**Pawlowski et Sprent, 2008**). Elle a été détectée dans des sols dépourvus de plantes actinorhizienne (**Wall, 2000**).

Tableau (2): Quelques bactéries endophytes associatives. (Bally et Elmerich, 2007)

Endophyte associative	Plante hôte	Organe (s) colonisé(s)	Référence
Azospirillum			
<i>A. amazonense</i>	<i>Saccharum officina</i>	Racine, tige et feuilles	Magalhaes et al., 1983
<i>A. brasilense</i>	Blé, Sorgho, Maïs	Racine et tige	Tarrand et al., 1978; Baldani et Dobereiner, 1980; Fallik et al., 1996
<i>A. lipoferum</i>	Blé, Sorgho, Maïs	Racine et tige	Tarrand et al., 1978; Baldani et Dobereiner, 1980; Fallik et al., 1996;
<i>A. halopraeferens</i>	<i>Leptochloa fusca</i>	racine	Reinhold et al., 1987
Azoarcus sp. BH72	Riz (<i>Oryza sativa</i> L.) <i>Leptochloa fusca</i>	Racine	Hurek et al., 1987b; Reinhold-Hurek, 1993; Egner et al., 1999
Bacillus			
<i>B. endophyticus</i> sp.	<i>Gossypium</i> sp.	Racine	Misaghi et Donndelinger, 1990; Reva et al., 2002
<i>Bacillus</i> sp.	Cotonnier, Epinette (<i>Nyctes albes</i>), Raisin, Petits pois	Racine, tige et feuilles	Misaghi et Donndelinger, 1990; Bell et al., 1995; Hellekisa et al., 1991; Huang et al., 1993; Shishido et al., 1999
<i>Beijerinckia indica</i>	Canne à sucre	racine	Dobereiner et al., 1972a
Burkholderia			
<i>B. brasilensis</i>	Banane (<i>Musa</i> spp.)	Tige	Baldani et al., 1997; Cruz et al., 2001
<i>B. cepacia</i>	<i>Lupinus luteus</i> , maïs	Racine, xylème	Barab et al., 2004; Di Cello et al., 1997
<i>Burkholderia</i> (PsJN)	<i>Vitis vinifera</i>	Racine, tige et feuille	Compant et al., 2005
<i>B. tropicalis</i>	<i>Ananas comosus</i> L.	Tige et fruit	Baldani et al., 1997; Cruz et al., 2001
Gluconacetobacter*			
<i>G. diazotrophicus</i>	Canne à sucre Cafetier	Racine, tige et feuilles	Gillis et al., 1989; James et al., 1994; Reis et al., 1994; Jimenez-Salgado et al., 1997
Herbaspirillum			
<i>H. seropedicae</i>	Canne à sucre, Riz, Sorgho, Banane (<i>Musa</i> spp.)	Racine, xylème, feuilles et fruit	Baldani et al., 1986; Bodday et al., 1995; James et al., 1997; Cruz et al., 2001; Weber et al., 1999
<i>H. runsubalcans</i>	Banane (<i>Musa</i> spp.), et (<i>Ananas comosus</i> L.)	Racine, tige, feuille et fruit	Cruz et al., 2001; Weber et al., 1999
<i>Pseudomonas</i> PsJN	<i>Vitis vinifera</i>	racine	Bark et al., 2002
Serratia			
<i>Serratia phymuthica</i>	<i>Cucumis sativa</i> L.	racine	Banhamou et al., 2000
<i>Serratia marcescens</i>	<i>Oriza sativa</i> L.	racine	Gyaneshwar et al., 2001

* *Gluconacetobacter* (syn= *Acetobacter*)

II.6. Rhizobactéries stimulatrices de la croissance végétal:

Plusieurs interactions, bénéfiques (symbioses) ou non, voire délétères (pathogénie) sont observées entre plantes, bactéries et champignons du sol fleuriront l'activité biologique de ce

sol. Parmi les interactions bénéfiques aux plantes, on peut citer les symbioses fixatrices d'azote, les associations avec les bactéries promotrices de croissance (PGPR) ou de santé, ou les interactions avec les champignons. (Elaine,2015).

Les PGPR interviennent sur la croissance des plantes selon plusieurs mécanismes, de manière directe ou indirecte (figure 5). Ces bactéries sont capables de coloniser efficacement les systèmes racinaires et influencent de manière bénéfique la plante en stimulant sa croissance et/ou en la protégeant contre des infections par des agents phytopathogènes. Ces bactéries de la rhizosphère sont alors reprises sous le terme PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria). La plupart des souches bactériennes exploitées comme biopesticides appartiennent aux genres *Agrobacterium*, *Bacillus* et *Pseudomonas*. (Haas et Defago, 2005).

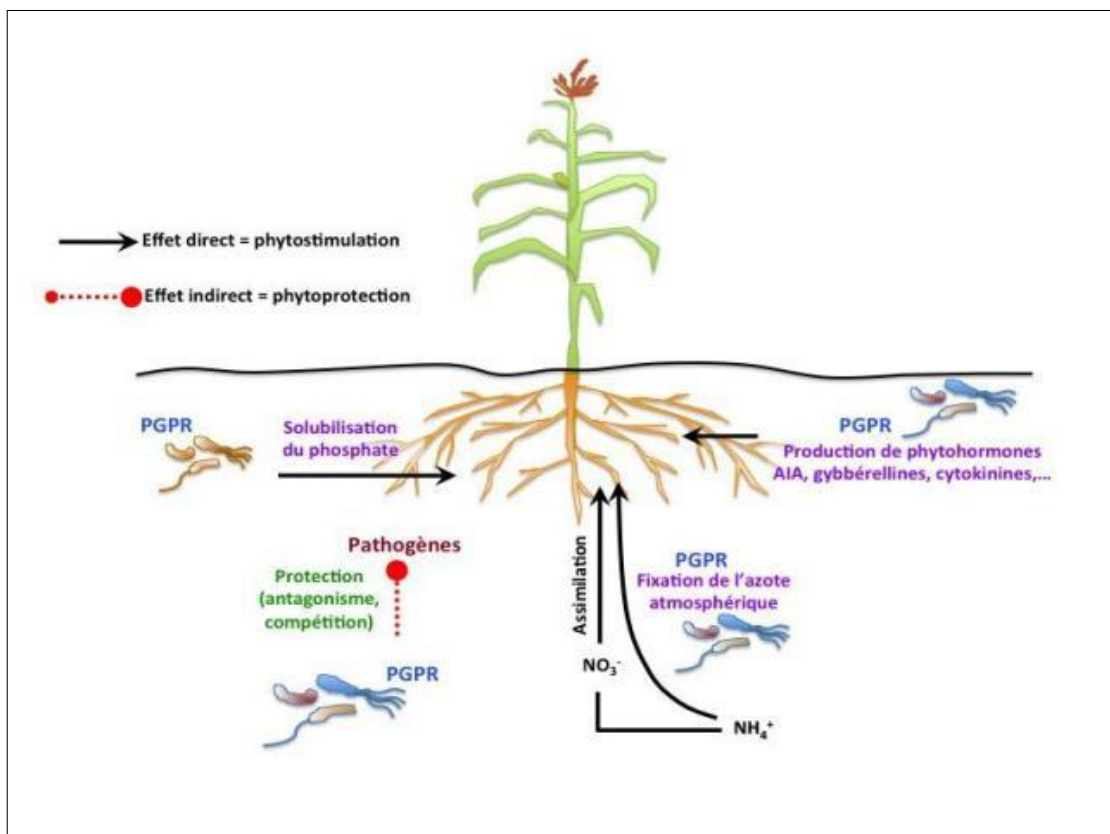


Figure (5): Interactions entre plantes et bactéries coopératives dans la rhizosphère
(Khan et al.,2009).

II.7. Effet des PGPR sur la croissance des plantes (PGPR: bactéries promotrice de la croissance de plantes) Plant growth promoting rhizobacteria:

Les bactéries de la rhizosphère sont les PGPR qui peuvent améliorer la croissance des plantes par une grande variété de mécanismes par exemple la solubilisation du phosphate, la production de sidérophores. la fixation biologique de l'azote, la production de la rhizosphère désaminase 1 -aminocyclopropane-1 -carboxylate (ACC), la production des phytohormone,

présentant une activité antifongique. la production de composés organiques volatils (COV),(Weller et al., 2002).

Parmi les effets bénéfiques des PGPR sur les plantes figurent la stimulation de la germination des graines et du développement végétal ainsi que l'amélioration de l'obtention des éléments minéraux et l'utilisation de l'eau. ces effets se traduisent généralement par une phyto stimulation (Dobbelaere et al .,2002).Un autre aspect de l'effet direct des rhizobactéries est l'induction de la résistance de la plante à divers agents de stress biotiques tels que les bactéries, les champignons et les nématodes phyto pathogènes, ainsi qu'aux agents de stress abiotiques tels que la sécheresse. le froid, la salinité et les polluants (herbicides) (Ahemad et khan, 2010).

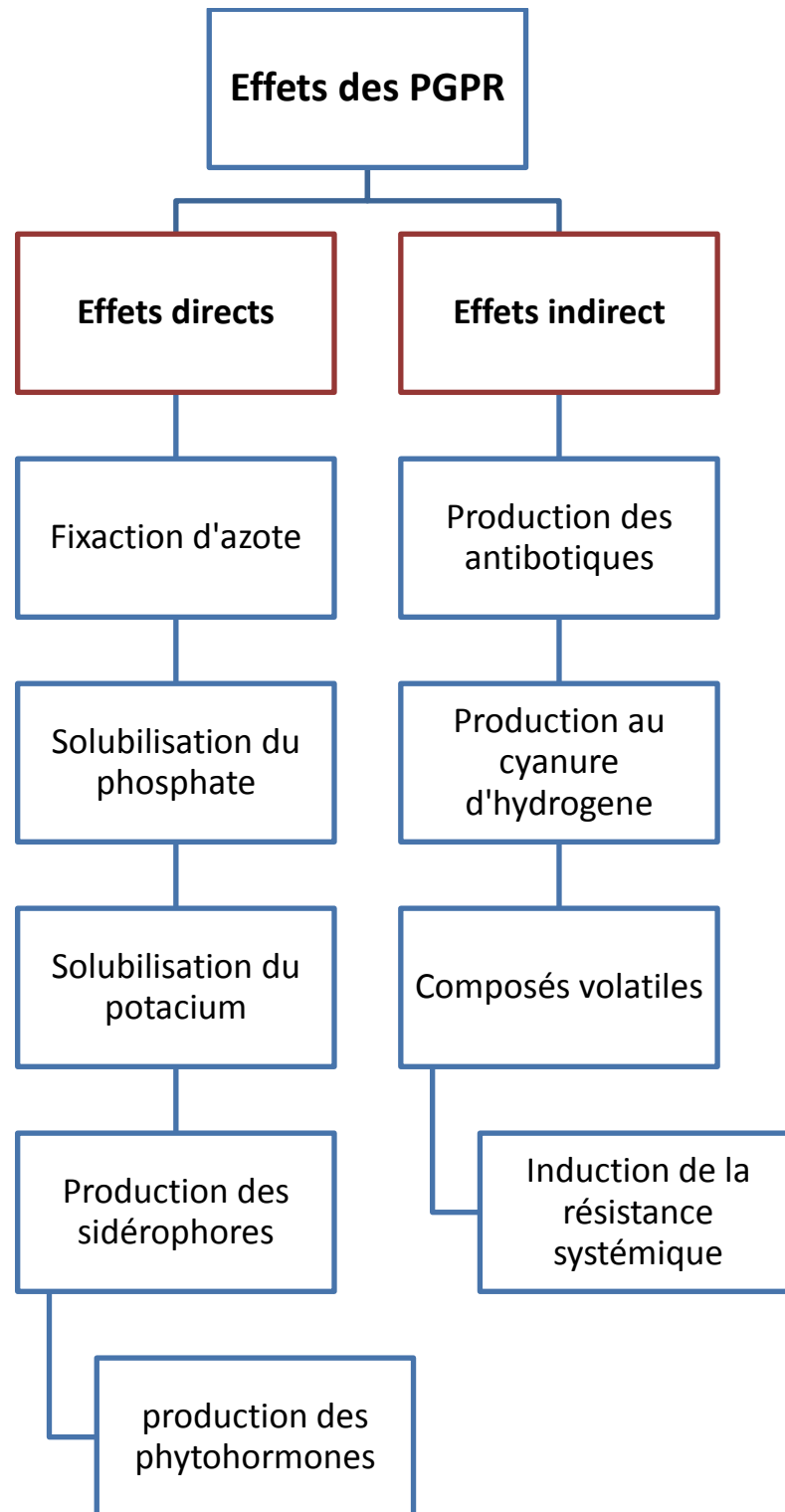


Figure (6): Les effets des PGPR sur la croissance des plantes.

II.8. Effet directe des PGPR sur la plante:

Les bactéries PGPR facilitent la croissance des plantes directement en aidant à l'acquisition des ressources (azote, phosphore et minéraux essentiels) ou par modulation des niveaux d'hormone végétales, (Munees et Mulugeta, 2014).

II.8.1. Acquisition des ressources:

II.8.1.1. Fixation d'azote:

L'azote (N) est le nutriment le plus vital pour la croissance et la productivité des plantes. Bien qu'il y ait environ 78% de N₂ dans l'atmosphère, il est indisponible pour les plantes en croissance. Le N₂ atmosphérique est converti en formes utilisables par la plante par la fixation biologique de N₂ par les bactéries en utilisant un système enzymatique complexe appelé nitrogénase (Kim et Rees, 1994). Les bactéries fixatrices de l'azote ont la capacité de récupérer l'azote atmosphérique et de le fournir aux plantes par deux mécanismes: symbiotiques et non symbiotiques. La fixation d'azote symbiotique est une relation mutualiste entre une bactérie et la plante. La bactérie entre d'abord dans la racine et plus tard sur les nodules de forme dans lesquels se produit la fixation de l'azote. La rhizobie est un vaste groupe de rhizobactéries qui ont la capacité d'établir des interactions symbiotiques par la colonisation et forme de nodules racines dans le végétale, dans le quelle l'azote est fixé à L'ammoniaque et le rendre disponible pour l'hôte, (Munees et Mulugeta, 2014).

II.8.1.2. Solubilisation du phosphate:

Le phosphore et le deuxième nutriment important limitant la croissance des plantes après l'azote, il est largement disponible dans le sol sous deux forme organique et inorganique (khan et al, 2009). Il joue un rôle pratiquement important dans tous les processus métaboliques majeurs dans les plantes, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration (Khan et al., 2010).

Les plantes sont incapables d'utiliser le phosphate car 95 à 99% de phosphate présents sous la forme insoluble, immobilisée et précipitée. Les plantes absorbent le phosphate uniquement sous deux formes solubles: les ions monobasique (H₂PO₄) et basique (HPO₄) (Govind et al., 2015). La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles. Ces microorganismes bénéficient directement du P bio disponible nécessaire pour leur croissance. De même, d'autres organismes sont en mesure de profiter du P solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Notons que ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles, (Salma, 2015).

II.8.1.3. Solubilisation du potassium:

C'est le troisième nutriment majeur important pour les plantes. Les concentrations de potassium soluble dans le sol sont généralement très faibles et plus de 90% de potassium dans le sol existe sous forme de roches insolubles et de minéraux de silicate (Parmar et Sindhu, 2013). En outre, en raison de l'application déséquilibrée des engrais, la carence en potassium devient l'une des principales contraintes dans la production végétale. Sans potassium adéquat,

les plantes ont des racines mal développées, poussent lentement, produisent de petites graines et ont des rendements plus faibles. (Kumar et Dubey, 2012) On a signalé que les microorganismes des sols jouaient un rôle clé dans le cycle K naturel et, par conséquent, les microorganismes solubilisants de potassium présents dans le sol pourraient fournir une technologie alternative pour rendre le potassium disponible pour l'absorption par les plantes. (Rogers et al., 1998).

II.8.1.4. Production des sidérophores:

Le fer est un nutriment vital pour presque toutes les formes de vie (Neilands, 1995). Ces oligoéléments qui ont une forte compétition certaines bactéries sont capables de séquestrer le fer du milieu environnant. Une molécule appelée sidérophore. Ces sidérophores se lient avec l'ion ferrique et forment un complexe sidérophore-ferrique qui se lie ensuite avec des récepteurs dépendants de la suspension de fer à la surface de la cellule bactérienne. L'ion ferrique est ensuite relâché et actif dans le cytoplasme comme ion ferreux. Beaucoup de plantes peuvent utiliser divers sidérophores bactériens comme sources de fer, beaucoup de bactéries productrices de sidérophores appartiennent aux genres *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* et *Streptomyces* de la rhizosphère (Kuffner et al., 2008). Le sidérophore le plus connu est l'aérobactine (figure 4), isolée pour la première fois de *Aerobacteraerogenes*, (Gibson et Magrath, 1969).

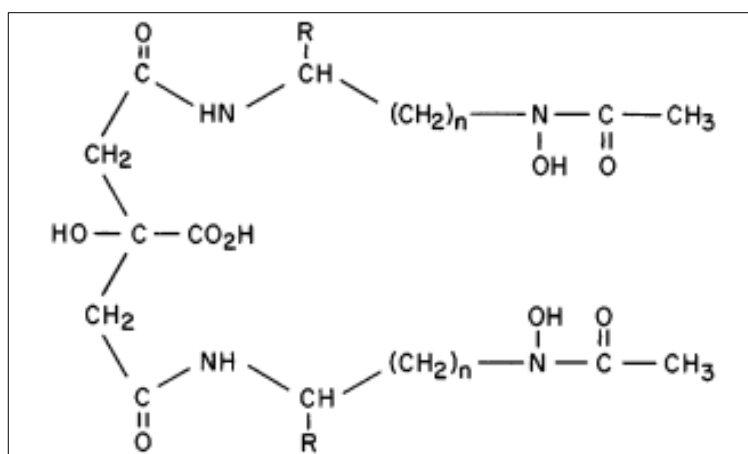


Figure (7): Structure générale des sidérophores citrate-hydroxamate.

Pour l'aérobactine, R = 5 COOH et n = 5. L'aérobactine, un second sidérophore provenant de bactéries entériques, peut être codée sur des plasmides ou sur le chromosome.

II.8.1.5. Production des phytohormones:

Une large gamme de microorganismes trouvés dans la rhizosphère est capable de produire des substances qui régulent la croissance et le développement des plantes. Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes produisent des phytohormones telles que les auxines, les cytokines, les gibbérellines et l'éthylène peuvent affecter la prolifération cellulaire dans l'architecture racinaire par la surproduction de racines latérales et de racines avec un accroissement subséquent de l'apport d'éléments nutritifs et d'eau, (Arora, 2013).

II.8.2. Acide Indole Acétique (IAA):

Les plantes ont développé des systèmes élaborés pour réguler les niveaux cellulaires de l'IAA (**Normanly et Bartel, 1999**). L'IAA représente l'une des hormones végétales les plus importantes, ce qui renforce de nombreux aspects de la croissance et du développement des plantes tout au long du cycle de la plante, de la division cellulaire, de l'allongement cellulaire et de la différenciation (**Guilfoyle et al., 1998**). Stimule la germination des semences et des tubercules; Augmente le taux de développement du xylème et des racines; Contrôle les processus de croissance végétative; Initie la formation de racines latérales et accidentelles; Médiatise les réponses à la lumière, à la gravité et à la fluorescence; Affecte la photosynthèse, la formation de pigments, la biosynthèse de divers métabolites et la résistance à des conditions stressantes. En outre, l'IAA bactériennes augmentant la surface et la longueur de la racine et fournit ainsi à la plante un meilleur accès aux nutriments du sol. (**Cherif, 2014**).

II.8.2.1. Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase:

L'ACC est le précurseur direct de l'éthylène. La biosynthèse de l'éthylène se fait par les plantes à partir de la méthionine. La première étape est la synthèse de la S- adénosylméthionine, suivie de sa conversion en 1 acide aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC). L'ACC oxydase, anciennement connue sous le nom d'enzyme formant l'éthylène (EFE), a d'abord été caractérisé par une pomme (**Adams et Yang, 1979**). L'éthylène est une phytohormone clé qui a une large gamme d'activités biologiques peut affecter la croissance et le développement des plantes dans un grand nombre de façons différentes comme l'inhibition de l'allongement des racines, la promotion de la maturation des fruits, la promotion du flétrissement, la stimulation de la germination des graines, la promotion de l'abscission des feuilles, Activation de la synthèse d'autres hormones végétales. (**Glick et al., 2007**)

II.8.2.2. Production des cytokines:

Plusieurs plantes stimulant la croissance des bactéries telle que *Azotobacter* sp, *Rhizobium* sp, *Pantoea agglomerans*, *Rhodospirillum rubrum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus subtilis* et *Paenibacillus polymyxa* peuvent produire des cytokines ou des gibbérellines ou les deux pour la promotion de la croissance des plantes (**Kang, 2010**). Certaines souches de bactéries phytopathogènes peuvent également synthétiser des cytokines. Cependant, il semble que les PGPR produisent des niveaux inférieurs de cytokines par rapport aux phytopathogènes, de sorte que l'effet des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes sur la croissance des plantes est stimulant tandis que l'effet des cytokinines des agents pathogènes est inhibiteur. (**Glick et al., 2007**).

II.9. Effet indirect des PGPR sur les plante:

II.9.1. Productions des antibiotiques:

Les microorganismes telluriques produisent les antibiotiques qui sont des facteurs déterminants pour la vie dans un environnement aussi compétitif que la rhizosphère (**Mazzola et al ., 1992**). La production des antibiotiques est un critère très important de compétitivité des microorganismes aux autres populations microbiennes (**Compant et al.,2005**). C'est un critère de performance pour la promotion indirecte de la croissance végétale. Il consiste à contrecarrer les agents phyto pathogènes d'origine tellurique (**Maurhoferetal ., 1992**). Une gamme très large antibiotiques produite par les PGPR a été découverte, entre autres celles produites par le genre *Pseudomonas* telles que l'amphisine, le 2,4-diacetylphloroglucinol (DAPG), le cyanure d'hydrogène, l'oomycine A, le phénazine, le pyoluteorine, le pyrrolnitrine, la tensine, la tropolone, et les lipopeptides cycliques (**De Souza et al., 2003**).

La sélection des souches rhizobactériennes performantes pour la production des antibiotiques doit prendre en considération l'influence du stade de développement de la plante à inoculer et les conditions environnementales de sa rhizosphère. Il est recommandé donc d'utiliser une gamme de souches sélectionnées pour des conditions différentes afin d'augmenter l'efficacité de la lutte contre plusieurs agents phytopathogènes dans des conditions rhizosphériques variables (**Petterson et Baath, 2004**).

II.9.2. Production au cyanure d'hydrogène (HCN) Rôle dans la croissance des plantes cyanide:

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire qui fait partie des cyanides. Il peut être produit directement de la glycine ou des glycosides cyanogènes (**Bakker et Schippers, 1987**). La glycine est un acide aminé considéré comme le meilleur précurseur de la production des cyanides chez les microorganismes (**Askeland et Morrison, 1983**). Le HCN produit par les PGPR assure un rôle bénéfique pour la plante par son effet antagoniste contre les maladies des racines (**Defago et Haas , 1990**)

Cette production est largement variable selon les conditions environnementales dans lesquelles les rhizobactéries évoluent, notamment la composition des acides aminés dans la rhizosphère et les exsudats racinaires, les pratiques culturales, la disponibilité du fer ferrique dans le sol et la présence des sidérophores (**Knowles et Bunch, 1986**). Les travaux de **Voisard et al. (1989)** ont démontré l'efficacité des cyanides produits par des souches de *Pseudomonas fluorescens* dans la suppression des agents telluriques phyto pathogènes

II.9.3. Composés volatiles:

Les rhizobactéries peuvent produire des substances organiques volatiles qui inhibent la croissance des agents phytopathogènes telluriques tels que les champignons (**Wheatley, 2002**). Parmi ces composés organiques volatiles figurent des terpénoides, des phénylpropanoïdes et des dérivés des acides gras (**Piechulla et Pou, 2003**). Selon **Ping et Boland (2004)**, certains de ces composés volatiles sont impliqués dans l'induction de la résistance systémique induite des plantes. D'autres, découverts chez *Arabidopsis thaliana* peuvent stimuler à la fois la croissance et la résistance systémique induite (**Ryu et al ., 2004**).

Montealegre et al., (2003) ont démontré l'efficacité des métabolites volatiles produits par des rhizobactéries à l'égard de *Rhizoctonia solani*.

II.9.4. Induction de la résistance systémique:

PGPR peut déclencher chez la plante un phénomène connue sous le nom d'induction de la résistance systémique qui est phénotypiquement similaire à la résistance systémique acquise qui se produit lorsque la plante active ses mécanismes de défense en réponse à une infection par un agent pathogène (corné et al., 2009). Les plantes inoculé avec des PGPR peuvent également fournir une résistance systémique contre un large éventail de pathogènes végétaux. Les maladies d'origine fongique, bactérienne et virale et, dans certains cas, même les dommages causés par les insectes et les nématodes peuvent être réduits après l'application de PGPR (Naznin et al, 2012).

II.10. les différentes formes des PGPR et leur action sur les mécanismes de la croissance des plantes:

Tableau (3): les différentes formes des PGPR et leur action. *Martínez-Viveros et al. (2010)*

Les formes des	Définition	Mécanismes d'action	Références
Bio fertilisant	Une substance qui contient des microorganismes vivants, lorsqu'elle est appliquée sur la surface de la plante des semences ou le sol, colonisent la rhizosphère et promeuvent la croissance des plantes en augmentant le nombre des éléments fertilisants primaires de la plante hôte	- La fixation biologique d'azote. - Utilisation du phosphore insoluble.	(Vessey, 2003) (Somers et al., 2004)
Phytobénéfique	Micro-organisme, capable de produire des phytohormones indole tels que l'action acétiques, l'acide gibbérellique les cytokinines et de l'éthylène.	Production des phytohormones	(Lugtenberg et al., 2002) (Somers et al., 2004) (Vessey, 2003)
Bio pesticides	Les micro-organismes qui favorisent la croissance des plantes en contrôlant les agents phytopathogènes	Production d'antibiotiques, sidérophores, d'enzymes, hydrolytiques acquis et systémique induite la résistance	(Somers et al., 2004) (Chandler et al., 2008)

CHAPITRE III:

SOLUBILISATION DU

PHOSPHATES PAR

PGPR AU

BÉNÉFIQUE DES

Bien que le contenu en P total (inorganique et organique) des sols ne dépasse généralement pas les 0.12%, seulement 0.1% de ce P total existe sous la forme inorganique soluble facilement assimilable par les plantes (Goldstein, 1994). Quant au P organique, sa contribution au P total, peut dépasser les 50% dans certains sols. Il peut exister sous plusieurs formes comme les phytates et poly phosphates faiblement bio disponibles et formant des complexes avec des cations, à l'origine de certaines limitations en minéraux importants pour la nutrition des plantes (Dalal, 1977). Dans cette partie nous nous intéresserons à détailler les différents procédés induits de transformation des phosphates comme la désagrégation, la solubilisation, la minéralisation et l'immobilisation.

III.1. Cycle du phosphore et ses différentes formes:

Le phosphore est un élément nutritif indispensable pour le monde vivant, c'est un élément prélevé en plus faible quantité par les plantes en comparaison avec l'azote et le potassium, par contre il est d'une extrême importance pour la nutrition des plantes et la production de biomasse. (Holford, 1997). La disponibilité du phosphore influe fortement le processus par lequel les organismes photosynthétiques fixent le carbone inorganique au niveau de la biomasse cellulaire. Par conséquent, la connaissance du cycle du P est très importante pour la compréhension du bilan global du carbone ainsi que les différents cycles biogéochimiques. La flore microbienne du sol a un rôle essentiel dans le cycle du P, car elle établit un lien entre le réservoir de P dans l'environnement vivant et non vivant. (Holford, 1997). Certains microorganismes facilitent, en effet, l'altération, la minéralisation, et la solubilisation des différentes formes de P, rendant l'ortho phosphate à la disposition des communautés microbiennes et végétales. Le mécanisme de participation microbienne dans ces processus varie d'un mécanisme passif à un mécanisme très actif. Le cycle du P englobe de nombreux réservoirs environnementaux vivants ou non vivants ainsi que différentes voies de transport. En suivant le mouvement du P dans l'environnement, l'interaction entre le processus physique et biologique devient apparente. En effet, en plus d'agir comme des réservoirs de P dans l'environnement, les microorganismes contribuent à la transformation du P dans les autres réservoirs, comme dans le sol ou dans les environnements aquatiques environnants. (Holford, 1997).

III.2. Mobilisation du phosphore dans le sol:

La déficience en P soluble limite la productivité végétale de plusieurs sols agricoles de manière universelle (Arcand et Schneider, 2006). Cependant la protection de l'environnement exige l'utilisation de pratiques durables de gestion, faisant usage de peu d'intrants chimiques. Par ailleurs, l'application de fertilisants s'effectue toujours sans tenir compte des mycorhizes et de la microflore présente au niveau de la mycorhizosphère, ce qui conduit à des applications excessives et souvent néfastes. Ainsi, une énorme quantité de P est immobilisée dans les sols, ce qui présente un risque potentiel pour l'environnement si ce sol est transféré par érosion dans les cours d'eau.

III.2.1. La désagrégation:

Dans la nature, certaines roches phosphatées s'altèrent suite à de nombreux processus écologiques. Les processus d'altération sont classés en deux principales catégories: la désagrégation mécanique et chimique. Dans la désagrégation mécanique, des procédés

physiques (incluant l'expansion thermique, la pression, l'action hydraulique, la formation decristaux de sel, le gel et le dégel...) peuvent causer une détérioration ou encore une fragmentation du matériel rocheux sans modifier sa composition chimique. En revanche, la désagrégation chimique (incluant divers produits chimiques) cause l'altération de la roche phosphatée en modifiant la structure chimique des minéraux à partir des quels la roche phosphatée est faite. Le processus de l'altération chimique comprend la dissolution, l'hydrolyse, l'hydratation et l'oxydoréduction, (Mackey et Paytan, 2009).

III.2.2. La Solubilisation du phosphate:

Après l'azote, le phosphore est l'élément le plus limitant pour les plantes qui sont capables seulement d'absorber ses formes solubles mono- et dibasiques (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}) est présent sous forme de composés métalliques liés au fer, à l'aluminium, ou au silicium dans les sols acides ou avec le carbonate de calcium dans les sols alcalins. Les composés phosphatés insolubles peuvent être solubilisés par des acides organiques et une grande variété des enzymes phosphatases produites par des plantes et des micro-organismes. Parmi les bactéries possédant cette activité, les actinomycètes occupe une place de choix. La solubilisation microbienne du phosphate joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certains microorganismes du sol sont impliqués dans la solubilisation des phosphates insolubles. Ces microorganismes bénéficient directement du P bio disponible nécessaire pour leur croissance. De même, d'autres organismes sont en mesure de profiter du P solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Notons que ces microorganismes produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (mono et dibasiques), (Mackey et Paytan, 2009)

III.2.3. La minéralisation:

Dans le sol, les plantes et les détritux animaux constituent un énorme réservoir de P organique qui est généralement indisponible pour la plupart des organismes vivants. Pour devenir bio disponible, le P contenu dans la matière organique doit tout d'abord être minéralisé en phosphate. Le processus de minéralisation, au cours duquel les complexes de P organique sont convertis en minéraux phosphatés, est un processus modulé grâce à l'activité de certaines enzymes microbiennes, notamment les phosphatases qui sont classées en fonction du type des groupements carbonés liés aux phosphates qu'elles clivent. Les phosphatases ont des exigences spécifiques vis-à-vis de certains substrats. Les catégories les plus courantes des phosphatases microbiennes contribuant à la minéralisation du P comprennent les phosphomono estérases, les phosphodiesterases, les nucléases, et les nucléotidases, ainsi que les phytases, (Mackey et Paytan, 2009).

III.2.4. L'immobilisation:

Lors du processus de l'immobilisation, le P labile est séquestré et retiré de l'environnement pour une période de temps. Les procédés d'immobilisation peuvent être regroupés en deux catégories : La première catégorie, l'immobilisation transitoire ou l'assimilation cellulaire, comprend tous les processus de séquestration du P dans les cellules vivantes microbiennes et est rapidement réversible à la mort cellulaire. La deuxième catégorie appelée la formation de minéraux phosphatés, englobe les processus de minéralisation influencé par l'activité

microbienne qui génèrent des minéraux contenant du P : il s'agit de la phosphorées (**Mackey et Paytan, 2009**).

III.3. Mécanismes de solubilisation du phosphore:

La solubilisation du phosphore est un processus complexe, qui est influencé par divers facteurs tels que la richesse nutritionnelle du sol, l'état physiologique et la croissance de la bactérie du sol (**Reyes et al.,1999**). Un certain nombre de théories ont été proposées pour expliquer le mécanisme de la solubilisation du phosphore inorganique par rhizobium, et les plus importantes d'entre elles sont la théorie de la production d'acides organiques et de la théorie des enzymes. Selon la production d'acides, le processus de solubilisation du phosphate par les bactéries solubilisant le phosphore (BSP) est due à la production d'acides organiques à faible poids moléculaire qui a été accompagnée par l'acidification du milieu, (**Goldstein, 1995**) et ces acides organiques peuvent chélater les cations avec leur groupes carboxyle et hydroxyle (**Kpombekou et Tabatabai, 1994**). L'analyse des filtrats a montré la présence de nombreux composés organiques tels que l'acide malique, glyoxylique, succinique, fumarique, tartrique, acide butyrique céto alpha, oxalique, citrique, l'acide 2- céto gluconique et gluconique (**Kim et al.,1997**). (**Gerretsen 1948**) ont montré que les rhizobia pourraient augmenter la nutrition phosphorique des plantes par l'augmentation de la solubilité de phosphates. Leur solubilité augmente avec une diminution du pH du sol. La solubilisation du phosphate calcique est le résultat de l'effet combiné de la diminution du pH et de la production biologique des acides (**Fankemetal., 2006**).

III.4. Microorganismes solubilisant le phosphate:

Pour satisfaire les besoins nutritionnel des cultures agricole en phosphate ,ce dernier est généralement ajouté au sol comme engrais chimique, mais la synthèse des engrais à base de phosphore est processus à forte intensité d'énergie (**Sharma et al,2007**). **cette pratique a généralement un impact négatif à long terme sur l'environnement en terme d'eutrophisation ,de réduction de la fertilité des sols d'empreintes de carbone .en outre ,les plantes peuvent utiliser seulement une petite quantité du phosphore alors que 75 à 90% de phosphore ajouter est précipité par des cation de complexe métallique et devient rapidement fixé dans le sol.ces préoccupations environnementales ont conduit les scientifiques à la recherche d'une alternative plus respectueuse de l'environnement et d'une manière durable pour la nutrition des culture agricoles (Sharma et al.,2013).**

Dans ce contexte ,les microorganismes solubilisant le phosphate (MSP) ont été considérés comme les meilleurs candidats écologique pour la nutrition des plantes par phosphore (**Sharma et al.,2007**). Ces organismes possèdent une capacité de solubilisation du phosphates et peuvent également convertir les composez phosphates insolubles présent dans le sol à des formes solubles et les rendre disponibles pour les plantes (**Prathan et Sukla ,2006**).

Les bactéries solubilisant les phosphates (BSP)appartiennent au groupe hétérogène de PGPB(Plant GrowthPromotingBacteria) .elles sont caractérisées par leur capacité à solubiliser facilement et efficacement des forme minérales et phosphore inorganique (**anand et al.,2016**).

Le rôle des organismes rhizosphériques dans la solubilisation du phosphate minérale était connu dès 1903 (Khan et al., 2007). depuis cette année, de nombreuses études ont été réalisées sur la solubilisation du phosphate minéral par les microorganismes naturellement abondants dans la rhizosphère. un nombre important d'espèces microbiennes ayant la capacité de solubilisation du phosphate a été isolé et identifié ; celles-ci comprennent des bactéries, des champignons, des actinomycètes et même des algues microscopiques. En plus *Pseudomonas* et de *Bacillus*, d'autres bactéries se sont identifiées comme solubilisant le phosphate, il s'agit de : *Rhodococcus*, *Arthrobacter*, *Serratia*, *Chryseobacterium*, *Gordonia*, *Phylobacterium*, *Delftia* sp. (Wani et al., 2005; Chen et al., 2006), *Azotobacter* (Kumaret al., 2001), *Xanthomonas* (De Freitas et al., 1997), *Enterobacter*, *Pantoea*, et *Klebsiella* (Chung et al., 2005). Alors que la flore fongique solubilisant le phosphate, est représentée essentiellement par les genres *Aspergillus* et *Penicillium* (Seshadri et al., 2004).

III.5. Mécanisme de solubilisation du phosphate par les MSP:

Les principaux mécanismes de solubilisation du phosphate employés par les microorganismes du sol comprennent : (1) la libération des complexants ou composés dissolvant les minéraux par exemple des anions d'acide organique, des sidérophores, des protons, des ions hydroxyle et le CO₂; (2) la libération d'enzymes extracellulaires (minéralisation biochimique du P) et (3) la libération de phosphore lors de la dégradation du substrat (minéralisation biologique du P) (McGill et Cole., 1981).

III.5.1. Solubilisation du phosphore organique (minéralisation) :

La solubilisation du phosphore organique et également appelée la minéralisation du phosphore organique. la minéralisation du phosphore organique du sol (Po) joue un rôle essentiel dans le cycle du phosphore dans un système d'exploitation agricole et il peut constituer de 4 à 90% du phosphore total du sol (Khan et al., 2009). Ce phosphore peut être libéré à partir de composés organiques dans le sol par des enzymes de phosphatases suivantes:

(i)-**Phosphatases acides non spécifiques (NSAP)**, qui déphosphorylent les liaisons phospho-ester ou phosphonahydrate de la matière organique (Sharma et al., 2013).

Parmi la variété de classes d'enzymes de phosphatase libérées par MSP, les phosphomonoestérases (souvent appelées phosphatases). Elles sont plus abondantes et les mieux étudiées (Nannipieri et al., 2011). En fonction de leur pH optimal, ces enzymes sont divisées en phosphomonotérase acides et alcalines et les deux peuvent être produites par le MSP en fonction des conditions extérieures (Jorquera et al., 2008). Certains éléments de preuve indiquent que les phosphatases d'origine microbienne possèdent une plus grande affinité pour les composés de phosphore organique que ceux qui sont dérivés à partir de racines de plantes (Tarafdar et al., 2001).

(ii)-**phytases**, qui provoquent spécifiquement la libération de phosphore de la dégradation des phytates. dans sa forme base, la phytate est la principale source de l'inositol et la principale forme de phosphore stockée dans les graines et le pollen de plantes, et elle est une composante majeure de phosphore organique dans le sol (Richardson, 1994).

Par conséquent, les microorganismes sont en fait un facteur clé dans la régulation de la minéralisation des phytates dans le sol et leur présence dans la rhizosphère peut compenser une incapacité des plantes à acquérir autrement le phosphore directement à partir de phytate (Richardson et Simpson, 2011).

III.5.2. les phosphatases du phosphore inorganique :

La solubilisation du phosphore inorganique par des microorganismes se fait principalement par la production d'acides organiques, soit par : (i) l'abaissement du pH, ou (ii) en augmentation la chélation des cations liés au phosphore (iii) en concurrence avec le phosphore pour les sites d'absorption sur le sol (iv) en formant des complexes solubles avec les ions métalliques associés aux phosphore insolubles (Ca, Al, Fe) et donc le phosphore est libéré (Sharma et al., 2013).

CONCLUSION

CONCLUSION

De nombreux microorganismes, bactéries ou champignons, naturellement présents dans le sol ou bien appliqués au niveau du système racinaire vont contribuer à la croissance des plantes environnantes. On parlera sur les PGPR ou Plant Growth-Promoting Rhizobacteria. Ces microorganismes agissent via différents modes d'action

Certains d'entre eux, comme les bactéries du genre *Azotobacter*, peuvent produire des phytohormones (auxine, gibbérelline, cytokinine, ...), des acides aminés ou des vitamines favorables à la croissance de la plante.

Des bactéries, libres dans la rhizosphère, sont capables de fixer l'azote de l'air et de le restituer sous forme d'ammonium disponible pour la plante (c'est notamment le cas des bactéries du genre *Azotobacter* ou *Azospirillum*).

Il existe aussi des bactéries symbiotiques comme celles appartenant au genre *Rhizobium*. Contrairement à *Azotobacter* ou *Azospirillum*, ces bactéries se développent dans les nodosités de certaines plantes comme les légumineuses et permettent également de fixer l'azote de l'air et de le restituer sous une autre forme assimilable par la plante. Ainsi, intégrer des légumineuses dans une rotation culturale permettra, notamment, d'améliorer la quantité d'azote biodisponible pour la culture suivante. Enfin, certaines bactéries, comme des *Bacillus* sp. ou *Pseudomonas* sp., ont une action de solubilisation de certains éléments nutritifs, à l'instar du potassium ou du phosphore. Une fois solubilisés, ces éléments sont biodisponibles et assimilables par la plante. Ces différents modes d'actions contribuent tous potentiellement à un meilleur développement de la plante et pourront conduire à un meilleur rendement.

BIBLIOGRAPHIQUE

Bibliographique

- [1]. **ANOUA, B., Jaillard, B., RUIZ, J., Bénet, J. C., et Cousin, B. 1997.** Couplage entre transfert de matière et réactions chimiques dans un sol. Partie 2: Application à la modélisation des transferts de matière dans la rhizosphère. *Entropie*, 33(207).
- [2]. **Anton Hartmann, Michael Rothballer et Michael Schmid, 2008.** « Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizospheremicrobialecolony and soilbacteriologyresearch », *Plant and Soil*, vol. 312, no 1-2, novembre.
- [3]. **Arcand et Schneider 2006**Arcand MM, Schneider KD (2006) Plant- and microbialbased mechanisms to improve the agronomic effectiveness of phosphate rock: are view. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*.
- [4]. **Arora NK, Tewari S, Singh R ,2013.**Multifaceted Plant-Associated Microbes and TheirMechanismsDiminish the Concept of Direct and Indirect PGPRs. In: Arora NK (ed.) *Plant Microbe Symbiosis: Fundamentals and Advances*. Springer.
- [5]. **Askeland, R.A., Morrison, S.M., 1983.** Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas a eruginosa*. *Applied and EnvironmentalMicrobiology* ,Bacterial volatiles inducesystemicresistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*.
- [6]. **BACA B.E. and Elmerich C (2007).**Chapter 6: Microbial Production of Plant Hormones.C.Elmerich and W.E.Newton(eds).Associative and Endophytic Nitrogen-fixing Bacteria and Cyanobacterial Associations.
- [7]. **Bakker, A.W., Schippers, B., 1987.**Microbialcyanides production in the rhizosphere in relation to potatoyieldreduction and *Pseudomonas* spp. mediated plant growth stimulation .*Soil Biology and Biochemistry*.
- [8]. **Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K. (2005)**Linkingaboveground and belowgroundcommunities: a temporal approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 20.
- [9]. **Brooks, P.D., Williams, M.W. & Schmidt, S.K. (1998)**Inorganicnitrogen and microbialbiomassdynamicsbefore and duringspringsnowmelt. *Biogeochemistry*.
- [10]. **Brencic, A. &Winans, S.C. (2005)**Detection of and Response to SignalsInvolved in Host Microbe Interactions by Plant-Associated Bacteria. *Microbiology and MolecularBiologyReviews*.

- [11]. **Cherif Hafsa ,2014.** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus* sp. et *Pantoea* agglomerans isolées de sols arides. Thèse de doctorat. Laboratoire de Microbiologie Appliquée. Université Ferhat Abbas Sétif 1
- [12]. **Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clement, C., Barka, E.A., 2005.** Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. Strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology*.
- [13]. **Curl EA ,1982.** The rhizosphere: relation to pathogen behaviour and root disease. *Plant Dis.*
- [14]. **Curtis, T.P., Sloan, W.T. & Scannell, J.W. (2002).** Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 6(99).
- [15]. **Dalal ,1977** Dalal RC (1977) Soil organic phosphorus. In: Brady NC (ed) *Advances in agronomy*, vol 29. Academic Press, Inc., New York.
- [16]. **Decaëns, T. (2010)** Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*.
- [17]. **De Souza, J.T., Mazzola, M., Raaijmakers, J.M., 2003.** Conservation of the response regulator *genE* in *Pseudomonas* species. *Environmental Microbiology* 5.
- [18]. **Defago, G., Haas, D., 1990.** *Pseudomonads* as antagonists of soilborne plant pathogens: mode of action and genetic analysis. *Soil Biochemistry*.
- [19]. **Dommergues, Y. Mangenot, F, 1970. ecologie microbienne du sol .Masson et Cie, 2013.** *Microbacterium* avec l'uranium. Th doctorat : Microbiologie : Université d'AixMarseille,. Paris.
- [20]. **Eparvier, A., Lemanceau, P. & Alabouvette, C. (1991)** Population dynamics of nonpathogenic *Fusarium* and fluorescent *Pseudomonas* strains in rockwool, a substratum for soilless culture. *FEMS Microbiology Ecology*, 86.
- [21]. **Foster RC, Rovira AD ,1978.** The ultrastructure of the rhizosphere of *Trifolium subterraneum* L. In: *Microbial ecology* (MW Loutit, JAR Miles, eds) Springer-Verlag, Berlin.
- [22]. **Gibson, F., and Magrath, D. J, 1969.** *Biochim. Biophys. Acta* 192.
- [23]. **Glick B.R., 2012.** *Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and applications* Hindawi Publishing Corporation, Scientifica
- [24]. **Glick BR, Todorovic B, Czarny J, Cheng Z, Duan J, et al, 2007.** Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit Rev Plant Sci*.

- [25]. **Goldstein, 1994** Goldstein AH (1994) Involvement of the quinoprotein glucosedehydrogenase in the solubilization of exogenous phosphates by Gram-negative bacteria. In: In: A.Torriani-GoriniEYaSS, Editors, Phosphate in Microorganisms Cellular and Molecular Biology (ed). ASM Press, Washington D.C.
- [26]. **Govind Gupta, Shailendra Singh Parihar, Narendra Kumar Ahirwar, Sunil Kumar Snehi and Vinod Singh ,2015.** Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): Current and Future Prospects for Development of Sustainable Agriculture, MicrobBiochemTechnol.
- [27]. **Holford, 1997** Holford JCR (1997) Soil phosphorus: its measurement, and Its uptake by plants. Aust J SoilRes 35.
- [28]. **Kang, H -F., Zong, X-X., Guang, J-P., Youg, T., sun, X-L, Ma,Y., Redden, R.(2012).** Genetic diversity and relationship of global fababean (*vicia faba* L.) germplasm revealed by ISSR markers. Theor APPL Genet. 124.
- [29]. **Kennedy Ivan R., Lily L. Pereg-Grek, Graig Wood, Rosalind Deaker, Kate Glichrist and Sunietha Katupitiya (1997).** Biological nitrogen fixation in non-leguminous field crops: facilitating the evolution of an effective association between *Azospirillum* and wheat. SUN Fix Centre for Nitrogen Fixation, Departement of Agricultural Chemistry and soil Science, University of Sydney, NSW, Australia.
- [30]. **Knowles, C.J., Bunch, A.W., 1986.** Microbial cyanide etabolism. Advances in Microbial Physiology.
- [31]. **Khan MS, Zaidi A, Ahemad M, Oves M, Wani PA ,2010.** Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi - current perspective. ArchAgronSoilSci.
- [32]. **Khan, M.S., Zaidi, A., Wani, P.A., Oves, M., 2009.** Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils. Environ. Chem. Lett.
- [33]. **Kim J, D.C, 1994.** Rees Nitrogenase and biological nitrogen fixation Biochemistry, 33.
- [34]. **Kowa Ichuk, G.A. & Stephen, J.R.** (2001). Ammonia-oxidizing bacteria: a model for molecular microbial ecology. *Ann. Rev. Microbiol.*
- [35]. **Krafczyk, I., Trolldenier, G., et Beringer, H. 1984.** Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. Soil Biology and Biochemistry.
- [36]. **Kuffner M, Puschenreiter M, Wieshammer G, Gorfer M, Sessitsch A ,2008.** Rhizosphere bacteria affect growth and metal uptake of heavy metal accumulating willows. Plant Soil.

- [37]. **Kumar P, Dubey RC ,2012.**Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Biocontrol of Phytopathogens and Yield Enhancement of Phaseolus vulgaris. J CurrPersApplMicrobiol.
- [38]. **Larpent J. P. et Sanglier J. J, 1989.**Biotechnologie des antibiotiques. Masson. Paris.
- [39]. **Lemanceau P, 1992.**Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des Pseudomonas spp fluorescents. Agronomie, EDP Sciences.
- [40]. **Lombi. E, 2001.**Trace Elements in the Rhizosphere. CRC Press. Cité dans Microbial Health of the Rhizosphere
- [41]. **Mackey and Paytan 2009** Mackey KRM, Paytan A (2009) Phosphorus cycle. Encyclopedia of Microbiology. Moselio Schaechter (ed.), Oxford.
- [42]. **Malek F ,2015.**interaction microbienne cours assuré aux Master II microbiologie et Magistère Maîtrise de la qualité et du développement microbien. Université de Tlemcen.
- [43]. **Maurhofer, M., Keel, C., Schnider, U., Voisard, C., Hass, D., Defago, G., 1992.** Influence of enhanced antibiotic production in Pseudomonas fluorescens strain CHAO on its disease suppressive capacity. Phytopathology.
- [44]. **Mazzola, M., Cook, R.J., Thomashow, L.S., Weller, D. M., Pierson, L.S., 1992.** Contribution of phenazine antibiotic biosynthesis to the ecological competence of fluorescent pseudomonads in soil habitats. Applied and Environmental
- [45]. **Mench M ,1985 .** Influence des exsudats racinaires solubles sur la dynamique des métaux dans la rhizosphère du maïs (Zeamays L). Thèse de Doctorat INPL, Univ Nancy.
- [46]. **MuneesAhemad,MulugetaKibret , 2013 .**Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective, Journal of King Saud University – Science, January Volume 26, Issue 1.
- [47]. **Naznin HA, Kimura M, Miyazawa M, Hyakumachi M,2012.** Analysis of
- [48].
- [49]. volatile organic compounds emitted by plant growth promoting fungus phomasp. GS8- 3 for growth promotion effects on tobacco. Microbe Environ.
- [50]. **Neilands, J.B., 1995.**Siderophores structure and function of microbial iron transport compounds. J. Biol. Chem. 270.
- [51]. **Normanly, J., and Bartel, B,1999.** Redundancy as a way of life-IAA metabolism. Curr. Opin. Plant Biol., 2.
- [52]. **Parmar P, Sindhu SS ,2013.** Potassium Solubilization by Rhizosphere Bacteria: Influence of Nutritional and Environmental Conditions. J Microbiol Res 3.

- [53]. **Petterson, M., Baath, E., 2004.** Effects of the properties of the bacterial community on pH adaptation during recolonization of a humus soil. *Soil Biology and Biochemistry* 36.
- [54]. **Rogers J.R., Bennett, P.C. and Choi, W.J., 1998,** Feldspars as a source of nutrients for microorganisms. *American Mineralogy*, 83.
- [55]. **Salma Taktek ,2015.** Dissolution biologique des phosphates : Interaction bactéries – mycorhizes. Thèse de doctorat . université LAVAL québec canada
- [56]. **Schroth MN, Hancock JG ,1981.** Selected topics in biological control. *Annu Rev Microbiol* 34, 453-476
Schroth MN, Hancock JG ,1982. Disease suppressive soil and root colonizing bacteria. *Science* 2016.
- [57]. **Schroth MN, Hildenbrand DC ,1964 .** Influence of plant exudates on root-infecting fungi. *Annu Rev Phytopathol* 2.
- [58]. **Shilev S ,2013.** Soil Rhizobacteria Regulating the Uptake of Nutrients and Undesirable Elements by Plants. Chappitre 5 plant microbe symbiosis fundamentals and advance Naveen kumar arora editor.
- [59]. **Sharma H.C., Sharma K.K., Seetharama N.N. et Ortiz R. (2001).** Genetic transformations of crop plants: risk and opportunities for the rural poor. *Curr Sci.* 80.
- [60]. **Tarafdar, J.C., Rao, A.V. (2001).** Contribution of *Aspergillus* strains to acquisition of phosphorus by wheat (*Triticum aestivum* L.) and chick pea (*Cicer arietinum* L.) grown in a loamy sand soil. *Applied Soil Ecology* 3.
- [61]. **van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D. & van Straalen, N.M. (2008)** The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11.
- [62]. **Voisard, C., Keel, C., Haas, D., Defago, G., 1989.** Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of tobacco under gnotobiotic conditions. *EMBO Journal* 8.
- [63]. **Wani, S.P. & Lee, K.K. (2005).** Role of biofertilisers in upland crop production. In H.L.S. Tandon, ed. *Fertilisers, organic manures, recyclable wastes and biofertilisers.*

