

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
UNIVERSITÉ AKLI MOHAND OULHADJ – BOUIRA  
FACULTÉ DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE ET DES SCIENCES DE LA TERRE  
DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE



Réf : ...../UAMOB/F.SNV.ST/DEP.BIO/20

**MEMOIRE DE FIN D'ETUDES**  
**EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOMEMASTER**

**Domaine : SNV    Filière : Sciences Biologiques**  
**Spécialité : Microbiologie Appliquée**

**Présenté par :**

*HANSALI Khalef & BANOUH Slimane*

*Thème*

**Les Bactéries solubilisatrices du phosphate : Avancées et perspectives en agriculture moderne.**

**Soutenu le :** 12 / 09 / 2020

**Devant le jury composé de**

<i>Nom et Prénom</i>	<i>Grade</i>		
<i>BELKACEM Mohamed</i>	<i>MCB</i>	<i>Univ. de Bouira</i>	<i>Président</i>
<i>MEDBOUA Chafia</i>	<i>MCB</i>	<i>Univ. de Bouira</i>	<i>Examineur</i>
<i>RAI Abdelwahab</i>	<i>MCB</i>	<i>Univ. de Bouira</i>	<i>Promoteur</i>

*Année Universitaire : 2019/2020*

# *Remerciements*

## *Remerciements*

*Nous remercions **DIEU** tout puissant de nous avoir donnée la bonne santé, la patience, la volonté et le courage pour réaliser ce modeste travail.*

*Nous tenons à remercier notre promoteur **M. RAI Abdelwahab** de nous avoir encadrés, pour son aide et ces précieux conseils, son suivi rigoureux et même pour sa disponibilité derrière nous jusqu'à la fin de ce travail.*

*Nous tenons à remercier également **M<sup>me</sup>. MADBOUA Chafia** qui nous a enseignés, et d'avoir accepté de présider le jury.*

*Nos remerciements vont aussi à **M<sup>me</sup>. BLKACEM Mohamed** qui a accepté de juger notre travail.*

*Merci infiniment à nos enseignants qu'ont contribués à notre formation durant notre cursus universitaire en particulier : **Mme. SAIT ; Mme. MEDBOUA ; Mr. BENCHIKH ; Mme. TIGHIDET ; Mme. LOUNES ; Mme. MEFTAHI ; Mr. LAMINE ; Mr. DAHMOUNE ; Mme. MESSAD ; M. ZOUGHAGHE ; Mme. LATEUR ; Mme. HAMID et Mr. MOUNI.***

*Nous remercions chaleureusement le secrétariat du département des Sciences Biologiques de notre faculté.*

*En fin nous remercions tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce travail.*

*MERCI BEAUCOUP.*

# *Dédicace*

## *Dédicaces*

*A mes très chers parents qu'ont veillé sur moi le long de mes études, que DIEU me les protégés.*

*A ma très chère sœur Melkhír et son mari et toute la famille Kharoub. A ma chère sœur Hanane et son mari. A mon chère frère MOH.*

*A la mémoire de ma sœur Dr. Kahína dont le destin nous a fait séparer depuis les moments de floraison, à qui je lui prie DIEU de l'accepter avec sa miséricorde en son vaste paradis.*

*A Dr. BOUAKLIN M. qui m'a vraiment aidé à la réalisation de ce travail.*

*A mes chers amis BANOUH Slímane et Ramí Abdelhak que je remercie vraiment pour leur aide et leur soutien, avant, durant et après la réalisation de ce travail.*

*A ma chère Sarah HAMID que je remercie chaleureusement pour son aide et soutien.*

*A ma chère cousine Sarah, et A ma très chère Houyem que je remercie vivement pour leur soutien moral.*

*A toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien tant moral que physique et qui de loin ou de près ont contribué à la réalisation de ce travail*

*Je dédie ce travail*

*Khalef.*

*Je dédie ce mémoire à*

*Ma mère FATIHA, qui a œuvré pour ma réussite, de par son amour, son soutien, ses sacrifices consentis et ses conseils, pour toute son assistance et sa présence dans ma vie, reçois à travers ce travail, l'expression de mes sentiments et de mon éternelle gratitude.*

*Mon père Mohamed, qu'il trouvera ici le résultat de longues années de sacrifices et de privations pour m'aider à avancer. Puisse Dieu faire en sorte que ce travail porte son fruit ; Merci pour les valeurs nobles, l'éducation et le soutien permanent venu de toi.*

*A mes frères Ahmed, Hicham, Abderezak et Noureddine. Merci de m'avoir soutenu, Merci pour votre affection durant tout cetemps. Restons unis et soyons à la hauteur de nos parents. Que Dieu vousbénisse.*

*A mon binôme et ami Khalef avec qui j'ai partagé tous les moments de stress de fatigue, mais aussi de fous rires.*

*A mes amis(es) qui m'ont aidé à réaliser ce travail : Oussama, Yacine.... Merci beaucoup mes amis(es)*

*Slimane.*

# *Liste des Tableaux*

## Liste des tableaux

**Tableau 1.** Quelques acides organiques produits par les PSB..... 17

**Tableau 2.** Quelques Biofertilisants solubilisant le P disponibles sur le marché. .... 24

# *Liste des Figures*

## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Promotion de la croissance des plantes par les PGPR.....	8
<b>Figure 2.</b> Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale. ....	9
<b>Figure 3.</b> Les différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les PGPR.....	13
<b>Figure 4.</b> Mécanismes de solubilisation des phosphates inorganiques et organiques par les microorganismes .....	16
<b>Figure 5.</b> Halo clair autour d'une colonie de PSB sur le milieu Pikovskaya.....	20

# *Sommaire*

**Sommaire**

<b>Remerciements .....</b>	<b>i</b>
<b>Dédicaces.....</b>	<b>ii</b>
<b>Liste des tableaux.....</b>	<b>iv</b>
<b>Liste des figures.....</b>	<b>vi</b>
<b>Sommaire .....</b>	<b>vii</b>
<b>Introduction.....</b>	<b>1</b>
 <b>Chapitre I. Bactéries Promotrices de la Croissance des Plantes</b>	
1. Agriculture et sécurité alimentaire.....	3
2. Défis agricoles globaux.....	4
2.1. Facteurs Biotiques .....	4
2.2. Facteurs Abiotiques .....	5
3. Solutions et alternatives .....	5
3.1. L’irrigation.....	5
3.2. L’utilisation d’engrais et de pesticides .....	6
4. Les Rhizobactéries Promotrices de la Croissance des Plantes.....	7
4.1. Mécanismes d’action des PGPR :.....	7
4.1.1. Production des phytohormones (phytostimulateurs).....	8
a. Les auxines.....	8
b. Les gibbérellines .....	9
c. Les Cytokinines .....	9
d. L’éthylène .....	10
4.1.2. Fixation de l’azote atmosphérique .....	10
4.1.3. Potentiel des PGPR comme agents de lutte biologique .....	11
a. Compétition pour l’espace et les nutriments.....	11
b. Compétition pour le fer et production de sidérophores .....	12
4.1.4. Résistance Systémique Induite (ISR).....	12

4.1.5. La solubilisation du Phosphate.....	14
<b>Chapitre II. Les bactéries Solubilisatrices du Phosphate</b>	
1. Le phosphate dans le sol .....	15
2. Les bactéries solubilisatrices du phosphate .....	15
2.1. Mécanismes .....	15
2.1.1. Solubilisation du phosphate minéral .....	16
a. Par les acides organiques .....	16
b. Par les acides inorganiques .....	18
c. Autres .....	18
2.1.2. La minéralisation du phosphate organique.....	19
a. Par les Phosphatases (phosphohydrolases) .....	19
b. Phytase .....	19
2.2. Isolement et Screening des BSP .....	20
2.2.1. Exemple d'un protocole sur milieu solide.....	20
2.2.2. Exemple d'un protocole sur milieu liquide .....	21
2.2.3. Lecture critique .....	21
2.3. Avancées.....	22
2.4. Contraintes et perspectives .....	25
<b>Conclusion .....</b>	<b>26</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>.....</b>
<b>Résumé .....</b>	<b>.....</b>

# *Introduction*

## Introduction

Selon l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (2017). La production alimentaire mondiale en 2050 doit être augmentée de 50% par rapport à la demande enregistrée en 2012 afin de satisfaire la croissance démographique globale. Cette production est fortement influencée par différents facteurs biotiques et abiotiques tels que les phytopathogènes, la salinité, la sécheresse, les températures extrêmes et la carence d'éléments nutritifs. Ces facteurs limitent considérablement la croissance et la productivité agricole et oblige les scientifiques d'aller à la recherche de nouvelles stratégies pour l'amélioration de la productivité des cultures (Ashraf et al., 2012).

L'amélioration de la fertilité du sol est l'une des stratégies les plus communes pour augmenter la production agricole. Dans ce contexte, le phosphate (P) est un élément important pour la croissance et le développement des plantes. Il joue un rôle vital dans les activités métaboliques végétales tel que le transfert/stockage d'énergie. Il joue également un rôle efficace dans la photosynthèse, la respiration, la formation de la membrane cellulaire, la glycolyse et pratiquement, toutes les activités enzymatiques (Ahmad et al., 2018 ; Billah et al., 2019).

Le phosphate du sol n'est pas facilement accessible pour les plantes en raison de sa complexation rapide avec des métaux tels que le fer (Fe), l'aluminium (Al) et le calcium (Ca). Ainsi, même dans les sols riches, la plupart du phosphate n'est pas assimilable par les plantes, une grande quantité se trouve sous forme insoluble (Hii et al., 2020). En effet, L'ajout périodique d'engrais chimiques phosphatés au sol a constitué, depuis longtemps, la meilleure alternative pour optimiser les taux de cet élément dans les terrains agricoles. Par malheur, l'évolution exponentielle de l'utilisation des engrais chimiques a eu un impact dramatique sur la qualité du sol, mais aussi la santé de l'environnement et des consommateurs (Prabhu et al., 2019).

Les microorganismes du sol jouent un rôle clé dans la dynamique du P du sol et sa disponibilité pour les plantes. Récemment, l'utilisation des bactéries bénéfiques comme biofertilisants en agriculture a connu une ampleur majeure. Ce groupe de bactéries est communément appelé PGPR (de l'anglais : Plant Growth Promoting Rhizobacteria ; signifiant : Rhizobactéries Promotrices de la Croissance des Plantes). Parmi la grande diversité des PGPR, un groupe de bactéries connu sous le nom

PSB (de l'anglais : *phosphate solubilising bacteria* ; signifiant : Bactéries solubilisatrices du phosphate) constitue une alternative prometteuse à l'utilisation massive d'engrais chimiques (Yang et al., 2009 ; Bhattacharyya et Jha, 2011 ; Hii et al., 2020 ; Game et al., 2020). En Algérie, très peu de travaux sur le rôle des PSB en agriculture moderne ont été réalisés (Chibani, 2017 ; Bouras, 2018).

L'objectif initial de ce travail consiste à développer un consortium bactérien capable d'améliorer la qualité d'un sol en matière de son contenu en phosphate. Le travail consistait également à déterminer l'ensemble des paramètres physicochimiques pouvant avoir un rôle dans la distribution des PSB dans les sols agricoles. *Malheureusement, cette année (2019/2020) a été marquée par des conditions de travail particulières. La pandémie due au COVID-19 a fortement influencé l'avancement des travaux pratiques de l'ensemble des étudiants en fin de cycle et a également fait en sorte que ce travail constitue, dans la mesure du possible, une synthèse théorique d'une partie importante des avancées réalisées dans ce domaine de recherche.*

*Chapitre I*

*Bactéries Promotrices de la  
Croissance des Plantes*

En 2019, l'Organisation des Nations Unies a signalé que la croissance démographique a atteint huit milliards d'habitants sur la planète, où la plupart de la population vit dans des environnements arides et semi-arides, caractérisés par des sols à faible rendement agricole (Asie: 60% et Afrique: 16%). En outre, la population mondiale devrait atteindre 8,5 milliards en 2030, 9,7 milliards en 2050 et 10,9 milliards en 2100 (**United Nations, 2019**). Cette population en croissance rapide nécessite une production alimentaire croissante, essentiellement issue de l'agriculture. Selon **Waughray (2011)**, un doublement de la production agricole sera nécessaire dans les quarante prochaines années pour répondre à ces nouvelles exigences.

## 1. Agriculture et sécurité alimentaire

L'agriculture est la principale source de nutrition pour l'humanité. Au fil du temps, elle a pu assurer une augmentation considérable des quantités produites et une dynamique économique mondiale, rendant de plus en plus aisé l'approvisionnement des pays en biens alimentaires (**Dauce, 2003**). De plus l'effet des rendements agricoles nationaux sur les revenus des populations est l'un des plus remarquables, comparé aux autres secteurs socioéconomiques. En 2014, l'agriculture représentait un tiers du produit intérieur brut (PIB) mondial (**Banque Mondiale, 2019**).

Aujourd'hui, le changement climatique et ses effets à grande échelle prennent de plus en plus d'ampleur (**Benoit, 2015**). La hausse des températures, la fréquence accrue des phénomènes climatiques extrêmes, les pénuries d'eau, l'élévation du niveau des mers, l'acidification des océans, la dégradation des terres agricoles, la perturbation des écosystèmes et l'appauvrissement de la biodiversité pourraient gravement compromettre la capacité de l'agriculture à nourrir les populations les plus vulnérables (**Alexandratos et Bruinsma, 2012**).

Selon **Charnet (2013)**, il faudrait une augmentation de 60% dans la production agricole pour répondre à la demande des 9,7 milliards de personnes qui habiteront le globe en 2050. En effet, il est estimé que pour y arriver, environ 80 % de cette amélioration est théoriquement basée sur l'espoir d'arriver à une amélioration des rendements actuels et que 10 % de proviendra de l'augmentation du nombre de campagnes agricoles. Il est donc urgent d'adapter le secteur agricole à la perspective d'un changement rapide des conditions environnementales, mais aussi d'une augmentation rapide de la population (**Hayduk, 2016**).

D'après des statistiques relevées du Ministère Français de l'Agriculture et de l'Alimentation (2016), l'agriculture assure environ 70 % des besoins alimentaires en Algérie. Les principales cultures algériennes sont les céréales (33%), l'arboriculture (6%), les fourrages (6%) et les cultures maraîchères (3%). De plus, l'Algérie est l'un des principaux importateurs de blé. Les exportations agricoles sont essentiellement représentées par les dattes et l'huile d'olive et, depuis peu, par les produits de l'industrie agroalimentaire (FAO, 2015).

Les défis de l'agriculture et de la sécurité alimentaire à l'échelle mondiale sont gigantesques. Sous l'effet de la croissance démographique et de l'augmentation des revenus dans la plupart des pays en développement, synonymes d'une augmentation de la demande de produits agricoles (Alexandratos et Bruinsma, 2012).

## 2. Défis agricoles globaux

Les plantes sont souvent confrontées à des conditions environnementales défavorables qu'on peut dénommer « stress ». Selon Levitt (1980), le terme stress désigne un facteur de l'environnement induisant une contrainte potentiellement néfaste sur un organisme vivant (Dutui et al., 1994). D'après Jones et al., (1989): *"C'est une force ou influence hostile qui tend à empêcher un système normal de fonctionner"*.

Les plantes sont généralement soumises à des stress qui se traduisent par des changements morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui affectent négativement la croissance de la plante et sa productivité (Ben Kaddour, 2014). Dans ce sens, deux grandes catégories de facteurs sont impliquées :

### 2.1. Facteurs Biotiques

Le stress biotique peut être décrit comme des dommages causés aux cultures par un ou plusieurs organismes vivants (champignons, bactéries, virus, nématodes parasites, insectes, mauvaises herbes etc.). La sévérité et les pertes associées dépendent de multiples facteurs tels que les conditions environnementales et la charge des organismes en cause (Fakih, 2015).

Les agents pathogènes tels que les champignons, les bactéries, les nématodes et les virus sont les principaux responsables des maladies des plantes. Entre autres

symptômes, les champignons et les bactéries peuvent provoquer des taches foliaires, des flétrissures vasculaires et des chancres et peuvent impacter divers organes végétaux. Les nématodes absorbent le contenu des cellules végétales et attaquent toutes les parties de la plante. Ils sont aussi capables de faciliter l'entrée d'autres agents pathogènes du sol dans le système racinaire, provoquant une carence en éléments nutritifs et des symptômes tels que le retard de croissance ou le flétrissement. Les virus produisent souvent des lésions locales, entraînant des malformations, des retards de croissance et de la chlorose dans diverses sections de la plante. Les insectes et les acariens, en revanche, causent des dommages aux plantes par la ponte ou l'alimentation. Les insectes piqueurs-suceurs peuvent servir de vecteurs de virus à travers leurs stylets (**Corre-Hellou et al., 2014 ; Fakhri, 2015 ; Farag et al., 2019**).

## **2.2. Facteurs Abiotiques**

Les facteurs abiotiques constituent l'ensemble des paramètres physicochimiques et environnementaux ayant un impact sur le développement d'une plante. Les facteurs abiotiques comprennent la composition du sol, sa salinité, acidité, les températures extrêmes, la sécheresse, son degré de pollution, d'humidité, le vent, la luminosité etc. Le stress causé par des stimulants abiotiques défavorables peut considérablement réduire les rendements des cultures en épuisant leurs réserves énergétiques destinées initialement à produire de la biomasse et donc, un rendement (**Kolb et al., 2016 ; Drobek et al., 2019**).

## **3. Solutions et alternatives**

Pour faire face à ces défis, l'agriculture moderne se sert de nombreuses armes afin d'améliorer les rendements et de restaurer la qualité des sols, de plus en plus en dégradation. Cette dégradation est le résultat des activités agricoles de plus en plus encombrées et excessives, mais aussi de la dégradation anthropogénique et environnementale des terrains agricoles (**Rai et Nabti, 2017**).

### **3.1. L'irrigation**

L'agriculture utilise entre 60% et 90% des ressources disponibles en eau. Ce recours à l'irrigation est fonction du climat et du développement économique de la

région. L'espace mondial consacrée aux cultures irriguées est estimée à 275 millions d'hectares, avec une tendance à la hausse de 1,3% par an. Cela ne représente que 23% des terres agricoles, mais correspond à 45% de la production totale. Il a été estimé que pour satisfaire la nourriture demande en 2050, la production mondiale doit augmenter de 70% (**Muñoz, 2019**). Malheureusement, l'irrigation, de plus en plus, excessive cause des dégâts majeurs aux terrains agricoles. Une salinisation, une acidification, une diminution de la température du sol et de la quantité d'air occupant l'espace intergranulaire et une chute du pouvoir absorbant des racines sont les principaux problèmes associés à l'irrigation excessive, particulièrement dans les environnements arides (**Merchan et al., 2019 ; Escudier et al., 2019**).

### **3.2. L'utilisation d'engrais et de pesticides**

La fertilisation du sol par l'ajout d'engrais joue un rôle important dans l'amélioration des rendements agricoles (**Souri et Hatamian, 2019**).

D'après **El Habib (2011)**, Il existe trois types d'engrais :

- Les engrais chimiques ou minéraux ;
- Les engrais organiques ;
- Les engrais biologiques.

Le terme "pesticides" est une appellation générique entourant toutes les substances capables d'éliminer des organismes nuisibles. Les pesticides à usage agricole peuvent être désignés de différentes façons : (1) produits phytosanitaires pour les firmes qui les fabriquent et les vendent, (2) produits phytopharmaceutiques pour la réglementation européenne et (3) produits agro-pharmaceutiques pour les scientifiques agronomes (**Merhi, 2008 ; Aubertot et al., 2005**).

Les inconvénients majeurs de l'utilisation de certains engrais, notamment chimiques, est leur coût élevé, leur impact négative sur la qualité sanitaire et nutritionnelle des plantes et leur perturbation cumulative des écosystèmes et de la santé humaine. Par conséquent, la qualité des engrais et les pratiques de fertilisation ont eu un rôle inévitable dans l'émergence de nouveaux défis en agriculture (**Souri et Hatamian, 2019**).

Quant aux pesticides chimiques, l'utilisation excessive est responsable d'un déséquilibre écologique énorme. L'apparition continue des résistances aux pesticides dans les populations des pathogènes constitue, elle aussi, un problème majeur de l'agriculture (**Poisson, 2019 ; Hawkins et al., 2019**).

L'utilisation des microorganismes bénéfiques comme biofertilisants en agriculture est une pratique relativement récente. Nous développerons, ci-après, son impact sur les nouvelles stratégies agricoles et les mécanismes associés à ces activités microbiennes.

#### **4. Les Rhizobactéries Promotrices de la Croissance des Plantes**

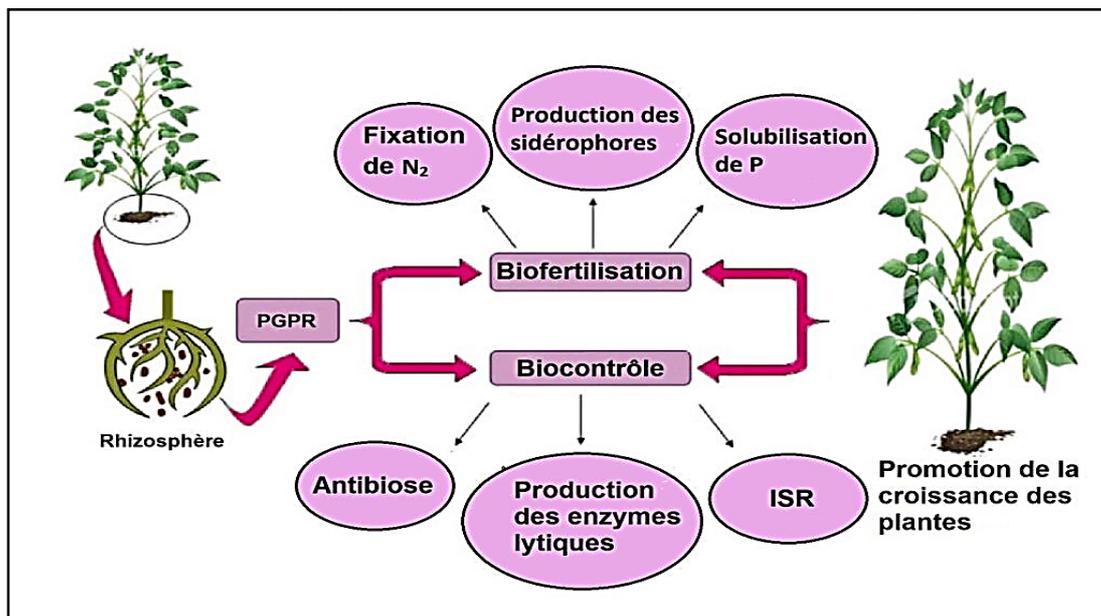
Les rhizobactéries Promotrices de la croissance des plantes sont communément connues sous le terme PGPR ; de l'anglais : *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*. Ce groupe désigne l'ensemble des bactéries ayant un effet bénéfique sur la croissance et le développement des plantes (**Ramjagathesh, 2013**).

Le terme PGPR a été proposé pour la première fois par, Kloepper, en 1980. Ce dernier a utilisé des *Pseudomonas* fluorescents comme stimulateurs de croissance capables de résister aux phytopathogènes. Ce terme s'est métamorphosé pour inclure toute rhizobactérie capable d'améliorer la croissance végétale. Parmi les rôles majeurs attribués à l'action des PGPR, la protection contre les pathogènes, l'augmentation l'absorption des nutriments, l'amélioration des fonctions racinaires, de la germination et de la production des graines sont les plus notables (**Amir et al., 2005 ; Kenneth et al., 2019**).

##### **4.1. Mécanismes d'action des PGPR :**

Au-delà de leur capacité à améliorer la croissance des plantes dans des conditions non stressées, les PGPR sont capables d'établir des interactions symbiotiques et non symbiotiques avec des plantes dans des conditions de stress, participant à la bioremédiation des sols, à la réduction du stress et à la restauration de la croissance des plantes. De plus, leur capacité à fixer l'azote, à solubiliser les formes insolubles de nutriments et à produire d'autres métabolites tels que les sidérophores, les phytohormones, les antibiotiques et les enzymes hydrolytiques en font des alternatives écologiques pour éviter l'utilisation excessive de produits chimiques

inappropriés et rentables en agriculture (**Figure 1**) (**Rai et al., 2018 ; Mazumdar et al., 2019**).



**Figure 1.** Promotion de la croissance des plantes par les PGPR (**Cherif, 2014**).

#### 4.1.1. Production des phytohormones (phytostimulateurs)

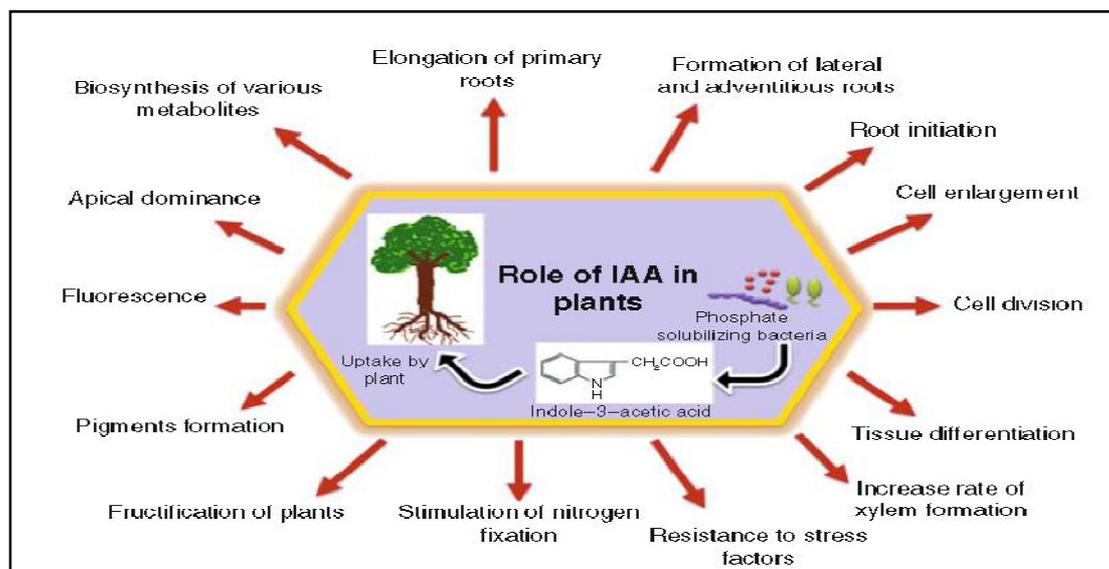
Les phytostimulateurs ou les régulateurs de croissance des plantes sont des substances organiques qui favorisent, inhibent ou modifient la croissance et le développement des plantes à faibles concentrations. La production de ces phytostimulateurs peut être assurée (producteur) ou induite (inducteur) par les PGPR. Des phytohormones microbiennes telles que l'acide indole acétique, les cytokinines, les gibbérellines et l'éthylène peuvent avoir un effet remarquable sur la croissance végétale (**Prasad et al., 2019**).

##### a. Les auxines

Le nom auxin a été donné par Charles Darwin à la première phytohormone découverte en référence au terme « *αυξιν* », un mot grec signifiant croître ou augmenter. Plus tard, les gibbérellines, l'éthylène, la cytokinine et l'acide abscissique ont rejoint les auxines pour être considérées comme « les cinq phytohormones classiques » (**Went et Thimann 1937 ; Kende et Zeevaart, 1997**).

L'acide indole acétique (AIA) est l'auxine la plus couramment étudiée. C'est une molécule essentielle qui régule directement ou indirectement la plupart des processus des plantes. L'AIA des PGPR est impliqué dans l'élargissement des tissus vasculaires,

l'initiation des racines latérales, la stimulation de la division cellulaire et l'allongement des tiges (**Figure 2**) (**Kenneth et al., 2019 ; Spaepen., 2007**).



**Figure 2.** Rôle de l'acide indole acétique dans l'amélioration de la croissance végétale (**Khan et al., 2009**).

### b. Les gibbérellines

Les mécanismes exacts par lesquels PGPR promeut la croissance des plantes à travers la synthèse de l'acide gibbérellique (AG) ne sont pas encore compris. On sait que l'acide gibbérellique intervient au développement du tissu de la tige, à l'allongement radiculaire et latéral et à l'extension des racines. Ce sont des diterpènes tétracycliques qui influencent grandement les processus de germination des graines, d'expansion des feuilles, d'allongement des tiges, du développement et maturation des fruits de floraison (**Van Loom, 2007**).

Il a été également rapporté que l'AG intervient dans la promotion des processus de tolérance aux stresses. L'application exogène de ces hormones ou des organismes qui les produisent peut-être utile dans la restauration des sols pollués et l'amélioration des performances des cultures (**Kenneth et al., 2019 ; Prasad et al., 2019 ; Yamagushi, 2008**).

### c. Les Cytokinines

Les cytokinines représentent un trait important à rechercher pour la sélection de bons PGPR. Ils jouent un rôle crucial dans le contrôle de la division cellulaire végétale, du cycle cellulaire, de la sénescence des feuilles et de la mobilisation des

nutriments, de la formation des méristèmes apicaux des pousses, de la dormance et de la germination des graines, du développement floral, etc. En matière de structure, les cytokinines sont des aminopurines des isoprènes, isoprènes modifiés, ou zéatine et trans-zéatine (Niranjana et Hariprasad, 2014 ; Maheshwari et al., 2015 ; Wong et al., 2015).

#### d. L'éthylène

L'éthylène est une phytohormone unique. Elle est caractérisée par une large gamme d'activités biologiques. Généralement, son rôle bénéfique est mieux enregistré quand elle est produite à de très faibles concentrations. A concentration élevée, généralement secrétée sous un état de stress, l'éthylène entrave certaines propriétés du développement clés comme l'allongement des racines et la superficie foliaire, conduisant à une mauvaise croissance végétale. En effet, la classification de l'éthylène comme hormone de sénescence était due à son rôle inhibiteur de la croissance des plantes dans les conditions du stress (salinité, pollution par les métaux lourds etc.) (Saleem et al., 2007).

Il est important de mentionner que l'éthylène chez les plantes est produit à partir du 1-amino cyclopropane-1-carboxylate (ACC). Heureusement, certains PGPR disposent d'une enzyme, ACC désaminase, cette dernière est fortement liée à la restauration de la croissance des plantes stressées à travers l'élimination du précurseur de l'éthylène (ACC). Autrement dit, l'ACC désaminase bactérienne est capable de privé la plante de sa capacité à produire des concentrations néfastes de cette hormone et participe, par conséquent, à restaurer sa croissance sous conditions de stress (Billah et al., 2019 ; Kenneth et al., 2019).

#### 4.1.2. Fixation de l'azote atmosphérique

La fixation biologique de l'azote atmosphérique est un élément crucial des activités microbiennes dans l'environnement. Ce phénomène participe, carrément, au maintien de la vie sur terre. Ce processus se produit lorsque l'azote atmosphérique est converti en ammoniac par les nitrogénases microbiens (Cherif, 2014).

L'azote représente 78% de l'atmosphère terrestre et c'est l'élément le plus important de la nutrition végétale. Certains PGPR ont la capacité de convertir l'azote

atmosphérique en azote utilisable par les plantes. La fixation de l'azote par les PGPR est soit (1) symbiotique : à travers une relation mutualiste intime entre une bactérie et une plante nodulante, soit (2) non symbiotique par des microorganismes vivant librement dans le sol (les bactéries Diazotrophes) (**Govindasmy et al., 2010**).

Des bactéries appartenant aux genres *Azoarcus*, *Azotobacter*, *Acetobacter*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Diazotrophicus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas* et *Gluconacetobacter* ont été reportées comme des diazotrophes capables de fixer de l'azote atmosphérique toute en menant une vie libre au sol. Par ailleurs, les genres *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* et *Frankiane* sont capables d'assurer la fixation d'azote qu'en formant des nodules au niveau des racines, généralement celles des légumineuses (**Kenneth et al., 2019 ; Prasad et al., 2019**).

#### **4.1.3. Potentiel des PGPR comme agents de lutte biologique**

Certains PGPR influencent bénéfiquement la croissance d'une plante en la protégeant contre les agents phytopathogènes. Parmi les groupes microbiens les plus utilisés comme agents de lutte biologique, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Agrobacterium* sont les plus notables (**Raaijmakers et al., 2002 ; Cherif, 2014**).

Les mécanismes d'action des PGPR comme agents de lutte biologique sont liés à leur capacité de produire une large gamme de molécule à caractère antibiotique (antifongique, insecticide etc.), mais aussi à leur potentiel compétitif par rapport à l'espace et aux nutriments ; permettant ainsi d'écarter les populations des pathogènes (**Kenneth et al., 2019**).

##### **a. Compétition pour l'espace et les nutriments**

La compétition pour l'espace et les nutriments est l'un des mécanismes utilisés par les PGPR pour éliminer les phytopathogènes (**Dommergues, 1976 ; Shameer et Prasad, 2018**). Une réduction de la maladie dans certains cas, peut être associée à une colonisation importante des racines par les bactéries bénéfiques, ce qui réduit le nombre de sites habitables pour les micro-organismes pathogènes et, par conséquent, leur croissance (**Piano et al., 1997**). Mais cette relation entre l'importance de la

population de PGPR sur les racines et la protection observée n'est pas vérifiée et ne peut donc pas être considérée comme une règle générale (Reyes et al., 2004).

Toute fois, La compétition pour les nutriments se produit généralement entre les microorganismes du sol. Les PGPR fixateur du fer, par exemple, inhiberont la croissance des pathogènes d'une part et favoriseront celle des plantes d'une autre part (Haas et Defago, 2005 ; Pal et al., 2006).

### **b. Compétition pour le fer et production de sidérophores**

Le fer est un microélément vital et nécessaire pour toute forme de vie. Certaines bactéries du sol sont capables de produire des chélateurs de Fer communément appelés « Sidérophores » et signifiant « porteur de fer ». Cette propriété confère aux bactéries un potentiel compétiteur remarquable, par leur aptitude à tirer profit du Fer disponible dans un sol et, par conséquence, priver les microorganismes pathogènes de cet élément (Neilands et al., 1987 ; Kenneth et al., 2019 ; Prasad et al., 2019 ; Shukla, 2019).

Les sidérophores sont des biomolécules de faible poids moléculaire, ayant une forte affinité pour les ions  $Fe^{3+}$ . En situation de carence, l'homologie des récepteurs des sidérophores chez les bactéries et les plantes permet à ces dernières de tirer profit de leur rôle chélateur (Saharan et Nehra, 2011).

Des bactéries telles que celles appartenant aux genres *Bacillus*, *Rhodococcus*, *Enterobacter* et *Pseudomonas* sont connues pour leur aptitude à produire des sidérophores (Saharan et Nehra, 2011).

#### **4.1.4. Résistance Systémique Induite (ISR)**

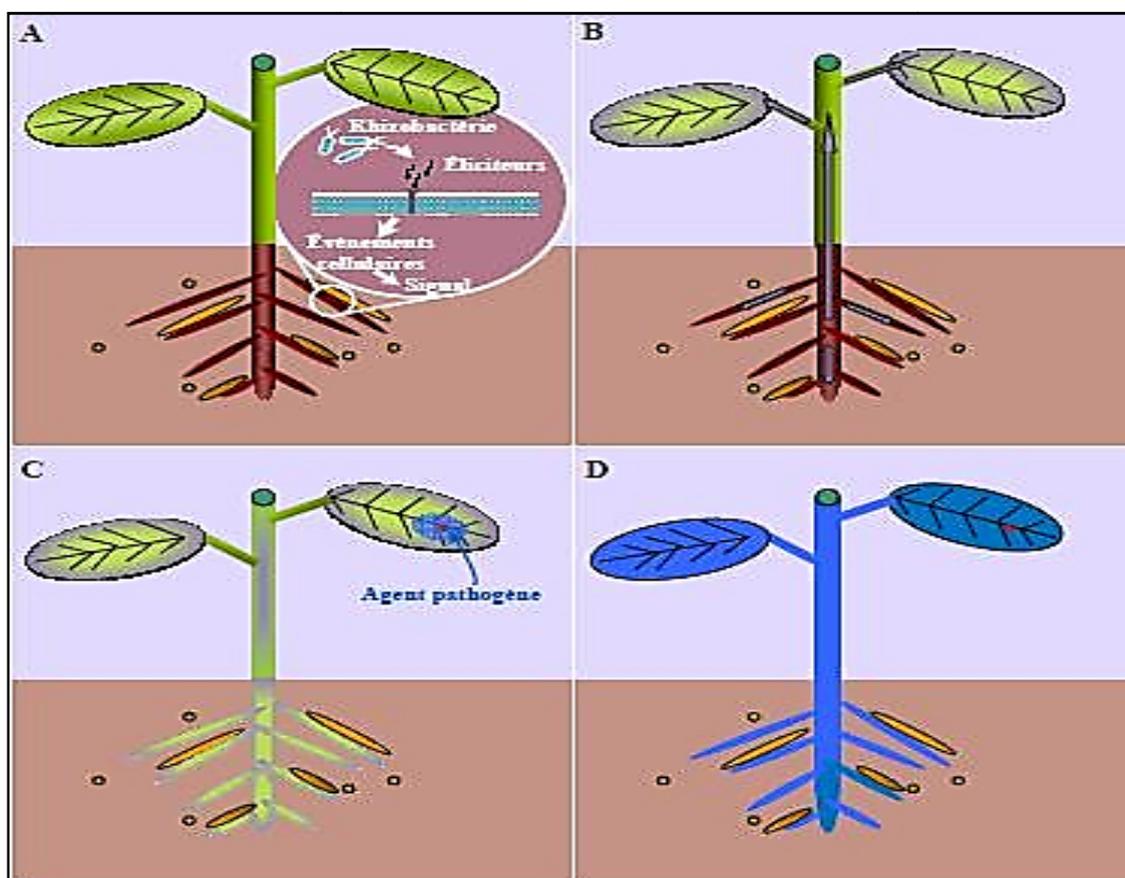
En cas d'infection, certains PGPR sont capables d'induire des modifications de l'état physiologique, hormonal et immunologique générale d'une plante, participant à l'induction d'une résistance systémique à cette infection. Ce phénomène est connu sous le terme ISR (de l'anglais : *Induced systemic resistance* ; signifiant : Résistance Systémique Induite). L'induction de cette « immunité » s'initie suite à la perception par la plante de molécules dites « éliciteurs » produites par le PGPR. La reconnaissance par l'hôte d'éliciteurs permet de propager l'état d'une immunisation induite de manière systémique et stimule l'expression des mécanismes de défense

*sensu stricto* qui permettent de limiter la pénétration du pathogène dans les tissus de la plante (Jungwook *et al.*, 2009 ; Birinchi *et al.*, 2012).

Les signaux éliciteurs produits par les PGPR peuvent être sous forme d'acide salicylique, de sidérophores, de lipopolysaccharides, de flagelles en état d'inducteurs, de molécules de N-acyl homosérine lactone (AHL) et d'antibiotiques. Les mécanismes exactes associés à ce phénomène sont peu connus et des organismes tels que *Bacillus*, *Colletotrichum* et *Pseudomonas* sont connus comme inducteurs de résistance systémique chez un grand nombre de culture agricoles (Govindasmy *et al.*, 2010 ; Kenneth *et al.*, 2019).

L'expression phénotypique du phénomène de l'ISR peut être divisée en quatre étapes principales (Figure 03) :

- Perception par la plante des molécules bactériennes responsables d'élicitation ;
- Transmission du signal nécessaire à la systémisation du phénomène ;
- Mise en alerte de la plante au niveau systémique ;
- Expression du ou des mécanisme(s) de défense.



**Figure 3.** Les différentes phases du phénomène d'induction de la résistance chez les plantes par les PGPR (Cherif, 2014).

#### 4.1.5. La solubilisation du Phosphate

Le phosphore (P) est un macronutriment essentiel pour la croissance et le développement des plantes. En cas de carence, le P devient élément nutritif limitant de la croissance végétale. Même dans les sols riches en phosphate, la plus grande quantité de cet élément n'est pas forcément sous forme assimilable (**Ezawa et al., 2002**).

En agriculture, le manque du phosphate est généralement compensé par l'ajout d'engrais chimiques phosphatés au sol. Cependant, il est rapidement immobilisé et devient donc inutile pour les plantes (**Mara et al., 2014**). De plus, le coût élevé des engrais, l'accumulation des contaminants phosphatés dans le produit agricole, les sous-produits de l'agroalimentaire et l'atmosphère, mais aussi l'accumulation de métaux lourds en trace (présents dans l'engrais) dans le sol ont obligé à rechercher de meilleurs outils pour réduire l'utilisation de tels engrais chimiques (**Song et al., 2008 ; Sharma et al., 2013**). Parmi ces alternatives, l'utilisation de bactéries solubilisatrices du phosphates (PSB) est l'une des options les plus écologiques pour éviter ou minimiser l'utilisation exagérée des produits chimiques en agriculture (**Vijayalakshmi et al., 2016**).

Les PSB constituent un groupe de PGPR capables de transformer les formes de phosphate complexes dans les sols vers des formes assimilables par les végétaux. Cette propriété est largement utilisée comme trait important pour l'isolement et la sélection de PGPR efficaces et ce potentiel peut faire des « PSB » d'excellents agents de biofertilisation (**Vessey, 2003 ; Sharma et al., 2007**).

Le chapitre suivant récapitulera les principales avancées scientifiques dans le domaine d'isolement, de sélection et de valorisation des PSB comme substituants aux engrais chimiques en agriculture.

*Chapitre II*  
*Les bactéries*  
*Solubilisatrices du*  
*Phosphate*

## 1. Le phosphate dans le sol

Les plantes absorbent le P du sol sous forme d'anions orthophosphate, principalement le dihydrogénophosphate ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) et l'hydrogénophosphate ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ). La forme de P inorganique ( $\text{P}_i$ ) existante dans le sol a tendance à changer en fonction du pH. En dessous du pH 6, la plupart des  $\text{P}_i$  seront présents sous forme d'espèces monovalentes  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  qui est facilement assimilable par les plantes. Par contre, à pH entre 6.8 et 7.2 la forme dominante est  $\text{HPO}_4^{2-}$ . Dans les sols de nature alcaline (pH > 7.2), cas de la plupart des terrains agricoles, la forme prédominante est celle de l'ion trivalent  $\text{PO}_4^{3-}$ . Cette forme n'est pratiquement pas assimilable par les végétaux (**Maharajan et al., 2017 ; Billah et al., 2019**).

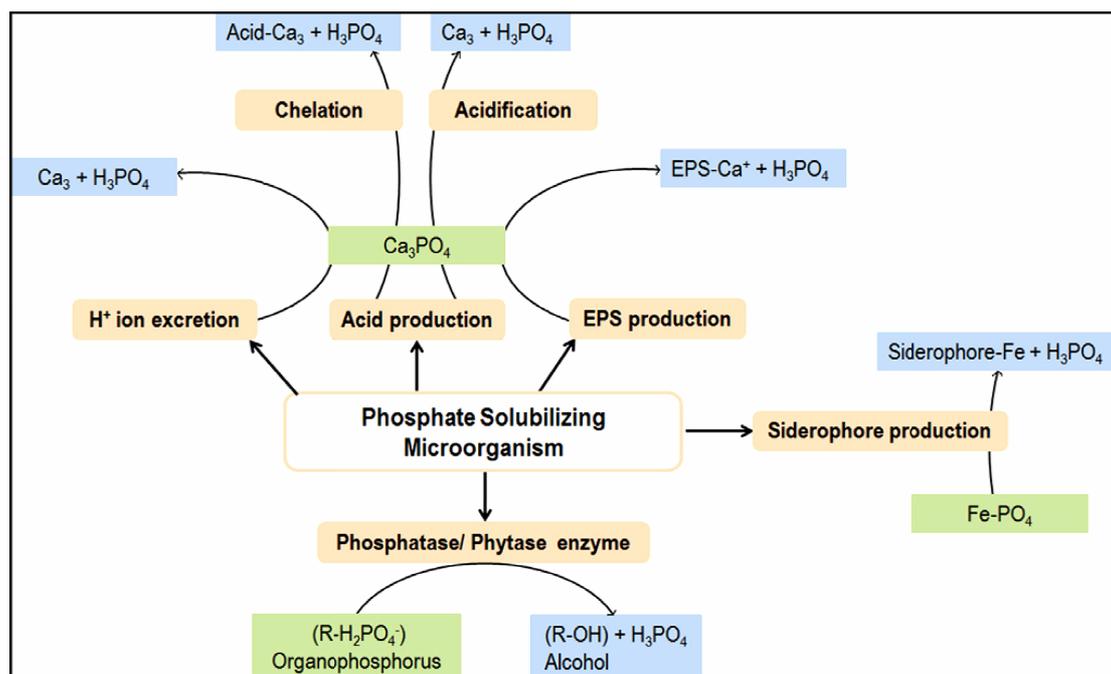
La dynamique du P dans les écosystèmes est représentée par un cycle biogéochimique qui implique des réactions d'adsorption et de désorption, de précipitation et de dissolution, de minéralisation et d'immobilisation. Le cycle biogéochimique du P inclut aussi des flux de P sous forme de prélèvements par les plantes, de pertes par érosion, ruissellement de surface et de profondeur, lessivage et drainage (**Behera et al., 2014**).

Il est à noter que plus de 70 à 90% des engrais phosphatés appliqués se fixent dans le sol. Autrement dit, ils sont immobilisés par des réactions chimiques actives et rapides avec des cations comme le  $\text{Ca}^{2+}$  et le  $\text{Mg}^{2+}$  dans les sols alcalins, tandis que dans les sols acides, le P tend à former des complexes avec l' $\text{Al}^{3+}$  et le  $\text{Fe}^{3+}$ . Ces complexes sont : le phosphate d'aluminium ( $\text{AlPO}_4$ ) et le phosphate ferreux ( $\text{FePO}_4$ ), aboutissant finalement à des faibles concentrations de P assimilable (**Chen et Liu, 2019 ; Kalayu, 2019**).

## 2. Les bactéries solubilisatrices du phosphate

### 2.1. Mécanismes

Les PSB ont la capacité de solubiliser le P organique ou inorganique par l'utilisation de plusieurs mécanismes : abaissement du pH du sol par la production d'acides organiques, la libération de protons et aussi la minéralisation par production de phosphatase acide (**Figure 4**).



**Figure 4.** Mécanismes de solubilisation des phosphates inorganiques et organiques par les microorganismes (Prabhu et al., 2019).

### 2.1.1. Solubilisation du phosphate minéral

#### a. Par les acides organiques

Il est généralement connu que la production des acides organiques par les PSB est considérée comme le principal mécanisme par lequel le P inorganique est solubilisé. La quantité du P soluble libéré dépend de la force et du type d'acide organique produit (Rodríguez et Fraga, 1999). Les acides organiques sont les produits des métabolismes microbiens, principalement par respiration oxydative ou par fermentation de sources comme le glucose (Kumar et al., 2016 ; Gowami et al., 2019).

L'acide gluconique semble être l'agent le plus fréquent de la solubilisation du Pi. Il est considéré comme le principal acide organique produit par les PSB telles que *Pseudomonas* sp., *Erwinia herbicola*, *Pseudomonas cepacia* et *Burkholderia cepacia* (Behera et al., 2014 ; Satyaprakash et al., 2017). L'acide 2-cétogluconique est également produit par des souches PGPR telles que *Rhizobium leguminosarum*, *Rhizobium meliloti* et *Bacillus firmus* (Kim et al., 2003). Des souches de *Bacillus liqueniformis* et *B. amyloliquefaciens* produisent des mélanges d'acides lactique, isovalérique, isobutyrique et acétique (Tableau 1). D'autres acides organiques, tels

que l'acide glycolique, oxalique, malonique, fumarique, tartrique, propionique et succinique, ont également été identifiés (**Kumar et al., 2016**).

**Tableau 1.** Quelques acides organiques produits par les PSB (**Original**).

<b>Acide organique</b>	<b>Bactérie productrice</b>	<b>Références</b>
Acide gluconique	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<b>Oteino et al., 2015</b>
	<i>Pseudomonas cepacia</i> ,	<b>Babu-Khan et al., 1995</b>
	<i>Erwinia herbicola</i> ,	<b>Liu et al., 1992</b>
	<i>Burkholderia cepacia</i>	<b>Zhao et al., 2014</b>
	<i>Enterobacter intermedium</i>	<b>Kim et al., 2002</b>
Acide 2-cétogluconique	<i>Bacillus spp.</i>	<b>Saeid et al., 2018</b>
	<i>Rhizobium leguminosarum</i> ,	<b>Srishty et al., 2019</b>
	<i>Rhizobium meliloti</i> ,	<b>Barman et al., 2019</b>
	<i>Bacillus sp.</i>	<b>Gull et al., 2004</b>
Acide acétique	<i>Enterobacter intermedium</i>	<b>KIM et al., 2003</b>
	<i>Pseudomonas sp.</i>	<b>Rfaki et al., 2020</b>
Acide citrique	<i>Enterobacter sp.</i>	<b>Rfaki et al., 2020</b>
	<i>Pseudomonas sp.</i>	<b>Mohamed et al., 2018</b>
Acide lactique	<i>Serratia marcescens</i>	<b>Mohamed et al., 2018</b>
	<i>Bacillus sp.</i>	<b>Saeid et al., 2018</b>
Acide propionique	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	<b>Kim et al., 2017</b>
	<i>Bacillus megaterium</i>	<b>Gull et al., 2004</b>
Acide isovalérique		<b>Chen et al., 2006</b>
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	<b>Kim et al., 2017</b>
Acide isobutyrique		
	<i>Bacillus liqueniformis</i> ,	<b>Behera et al., 2013</b>
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	

Une fois ces acides organiques produits, ils peuvent solubiliser le P par plusieurs actions possibles : chélation, acidification, concurrence pour les sites d'adsorption etc.

- **Acidification**

La production d'acides organiques diminue le pH et aide à la transformation des formes divalentes et trivalentes inassimilables du phosphate aux formes monovalentes assimilables (**Rodríguez et Fraga, 1999 ; Khan et al., 2009 ; Kalayu, 2019**).

- **Chélation**

La chélation par définition est un processus physico-chimique au cours duquel est formé un complexe, le chélate : « chélateur-cation (ou atome) ». Il est à noter que les acides organiques (acide humique, acide fulvique etc.) fonctionnent comme des chélateurs à travers leurs groupements hydroxyle (-OH) et carboxyle (-COOH). Ces groupements détachent les cations ( $Al^+$ ,  $Fe^{++}$ ,  $Ca^{++}$ ) qui sont liés au P, conduisant à la libération de formes assimilables du phosphate (**Kalayy, 2019 ; Prabhu et al., 2019**).

**b. Par les acides inorganiques**

Les acides inorganiques tels que l'acide sulfurique, nitrique et carbonique peuvent également participer à l'abaissement du pH et donc à la solubilisation du phosphate dans le sol. Certaines espèces bactériennes sont capables d'en produire, mais leur efficacité et leur contribution à la libération du P assimilable dans les sols semble inférieure et moins efficace (**Rodríguez et Fraga, 1999 ; Kumar et al., 2016**).

**c. Autres**

Une souche de *Pseudomonas* s'est montrée incapable de produire aucun acide organique malgré son caractère PSB. Cependant, il a été hypothétisé que sa capacité à solubiliser le P est due à la libération accrue de proton «  $H^+$  » provenant de l'assimilation d'ammonium «  $NH_4^+$  » comme source d'azote. L'acidification par libération de proton  $H^+$  dans le milieu est considérée comme un mécanisme alternatif de solubilisation du  $P_i$ . Il est crucial de signaler que la souche *Pseudomonas* en question provoque une acidification significativement plus élevée en utilisant l' $NH_4^+$ , comme seule source d'azote inorganique, comparée à d'autres sources (**Kumar et al., 2016 ; Prabhu et al., 2019**).

### 2.1.2. La minéralisation du phosphate organique

Le P organique peut constituer de 4 à 90% du P total du sol, sa solubilisation est également appelée : minéralisation. La dégradabilité des composés organiques du P dépend principalement de la physicochimie et du potentiel biochimique d'un sol. A titre d'exemple, les acides nucléiques, les phospholipides, et les phosphates de sucre se décomposent facilement. Cependant, l'acide phytique, les polyphosphates et les phosphonates se décomposent plus lentement (**Rodríguez et Fraga, 1999 ; Maharajan et al., 2017**).

Selon **Behera et al. (2014)**, le P peut être libéré des composés organiques du sol par trois groupes d'enzymes: (1) les Phosphatases (phosphohydrolases), qui effectuent la déphosphorylation des liaisons phospho-ester ou phosphoanhydride liés aux matières organiques, (2) les phytases, qui provoquent spécifiquement la libération de P de l'acide phytique, et (3) les phosphonatases et le C-P Lyases, enzymes qui effectuent le clivage de la liaison C-P dans les organophosphonates.

#### a. Par les Phosphatases (phosphohydrolases)

D'après **Khan et al., (2009)** de nombreux PSB tels que *Emericella rugulosa*, *Serratia marcescens*, *Chaetomium globosum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Proteus mirabilis*, *Burkholderia cepacia*, *Enterobacter aerogenes* et *Citrobacter freundii* ont développé une enzyme libératrice du Pi à partir des complexes organophosphorés, cette enzyme est appelée phosphatase. En fonction de leurs pH optimaux d'activité, ces enzymes sont classées en phosphatases alcalines (pH > 7) ou acides (pH < 6). Cette enzyme catalyse l'hydrolyse du phosphate à partir de nombreuses macromolécules (alcools primaires, secondaires et cycliques, phénols et amines). Plusieurs gènes de phosphatase acide des bactéries Gram négatives ont été isolés et caractérisés.

#### b. Phytase

Les phytases des PSB permettent la libération du P assimilable à partir des phytates, principales formes organiques du P dans le sol (**Behera et al., 2014 ; Satyaprakash et al., 2017; Billah et al., 2019**)

## 2.2. Isolement et Screening des BSP

En pratique microbiologique et depuis le rapport de Pikovskaya (1948), plusieurs milieux ont été utilisés pour étudier la solubilisation du phosphate par les bactéries du sol. Y compris la gélose de Pikovskaya (PVK), le milieu *Luria–Bertani* (LB), *National Botanical Research Institutes' growth medium* (NBRIP), etc. (Gupta et al., 1994 ; Behera et al., 2014 ; Billah et al., 2019 ; Prabhu et al., 2019 ; Jiang et al., 2018 ; Lee et al., 2019 ; Hii et al., 2020).

### 2.2.1. Exemple d'un protocole sur milieu solide

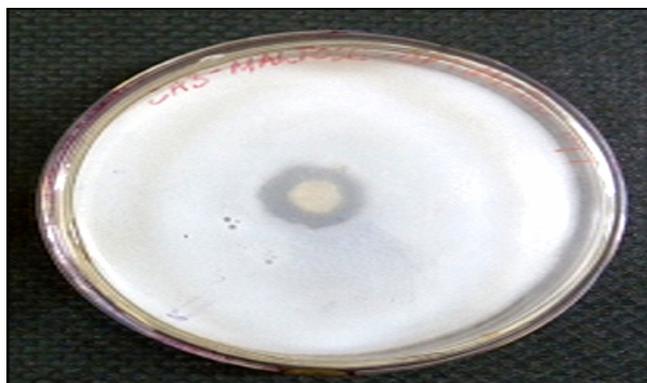
Afin d'isoler des PSB sur milieu solide, le milieu Pikovskaya (PVK) s'est avéré le plus efficace en matière de probabilité de culture positive d'un plus grand nombre de PSB dans un échantillon du sol (Ndiaye et al., 2020).

- **Composition du milieu (pour 1L d'eau)**

Glucose (10 g) ;  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  (5 g) ;  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  (0,5 g) ; (0,2 g) de NaCl ;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (0,1 g) ; KCl (0,2 g) ; extrait de levure (0,5 g) ;  $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  (0,002 g) ;  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (0,002 g) ; agar (15 g). La particularité de ce milieu est que son seul contenu phosphaté (le phosphate tricalcique) est insoluble (Yu et al., 2019 ; Ndiaye et al., 2020).

- **Isolement**

L'isolement se fait à partir des échantillons du sol en suspensions préparées à plusieurs dilutions. Seules les souches solubilisatrices du phosphate produisent des colonies entourées d'un halo clair dû la solubilisation du phosphate tricalcique [ $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ] dans le milieu (Figure 5).



**Figure 5.** Halo clair autour d'une colonie de PSB sur le milieu Pikovskaya (Prabhu et al., 2019).

Un indice de solubilisation (IS) est, à la fin, déterminé selon la formule suivante (Ndiaye *et al.*, 2020) :

$$IS = (\text{Diamètre de la colonie} + \text{Diamètre de la zone claire}) / \text{Diamètre de la colonie}.$$

### 2.2.2. Exemple d'un protocole sur milieu liquide

C'est une évaluation quantitative sur liquide PVK sans agar. Le milieu liquide estensemencé par 100µL d'une culture jeune puis incubé (30°C/4jours). Les cultures sont ensuite centrifugées (3000 rpm/15 min) et la quantité de phosphate soluble est mesurée par la méthode colorimétrique d'Olsen. Pour ceci, 1mL du surnageant sont ajoutés à 10mL d'acide chloromolybdique (12mM) et 1mL de chlorure d'étain SnCl<sub>2</sub> (5mM). Ce volume est ajusté à 50 ml avec de l'eau distillée. La présence d'une couleur bleue indique la production de phosphates solubles. La concentration du phosphate est déterminée par mesure de la Densité Optique à 610nm (Cherif, 2014).

### 2.2.3. Lecture critique

Malgré l'obtention de bons résultats par la méthode qualitative, d'autres chercheurs ont montré que plusieurs microorganismes incapables de produire des zones claires autour de leurs colonies peuvent solubiliser les phosphates inorganiques en milieu liquide.

Abd El-Azeem *et al.*, (2007) ont testé la capacité de 81 souches de rhizobactéries à solubiliser le P tricalcique sur milieu solide (méthode qualitative) et liquide (méthode quantitative). 53 des souches testées ont été capables de solubiliser le Ca<sub>3</sub> (PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> sur milieu solide. Cependant, l'estimation quantitative a montré que 100% des souches en sont capables. Par conséquent, l'isolement des souches PSB, basé sur la formation d'une zone clair autour d'une n'est pas une technique infallible. Les résultats obtenus peuvent être liés au taux de diffusion variable des différents acides organiques sécrétés par les PSB.

Des résultats similaires ont été obtenus par Gupta *et al.* (1994), mettant en cause la composition des milieux, le caractère diffusible des composés impliqués dans la solubilisation et les conditions optimales de la croissance bactérienne.

### 2.3. Avancées

L'utilisation des PSB afin d'améliorer le rendement agricole augmente de jour en jour, visant à réduire l'utilisation des produits chimiques pour protéger la santé des plantes et réduire les coûts de production. Plusieurs recherches ont été faites à la recherche de souches nouvelles et efficaces comme substituant aux engrais chimiques (**Kragoz et Dursun, 2019**).

Pour étudier l'effet de l'utilisation des PSB sur l'absorption du P dans la canne à sucre (variété CP57–614), une expérience en pot sous serre a été menée par **Safirzadeh et al., (2019)**. Des traitements à trois taux de P : 0, 50 et 100% (~ 40 mg kg<sup>-1</sup>) sous forme de triple superphosphate, et à deux PSB (*Enterobacter cloacae* R13 et *E. cloacae* R33) ont été utilisés à différentes combinaisons. Les caractéristiques morphologiques de la plante et certains de ses paramètres biochimiques ont été mesurés à trois moments de récolte: 60, 95 et 140 jours après la plantation (JAP).

Les résultats ont montré qu'à P0, la souche R33 a amélioré l'absorption du P avec le temps. Par contre, l'absorption du P a diminué dans le traitement non inoculé au fil du temps. L'activité des PSB dans la rhizosphère, en particulier la souche R33, a empêché la chute brutale de l'afflux en P après 95 JAP, en comparaison au témoin. En outre, la souche R33 a amélioré l'efficacité de l'absorption du P dans la canne à sucre en augmentant la longueur racinaire et facilitant, par conséquent, le phénomène d'absorption.

**Kaur et Reddy (2015)** ont fait une étude comparative entre l'effet de l'engrais chimique (DAP) : Diammonium phosphate et celui de l'inoculation par deux PSB : *Pantoe acypripedii* (PSB-3) et *Pseudomonas plecoglossicida* (PSB-5), seules ou en combinaison avec le phosphate rocheux comme fertilisant (RP : *Rock phosphate*) sur les rendements du maïs et du blé. Les résultats ont montré que les contenus totaux respectives du P dans la graine, la pousse et la racine ont été améliorés de 18, 12 et 29% pour le maïs et de 9, 7 et 31% pour le blé sous DAP. Par contre, l'inoculation bactérienne avec les deux souches sous RP a augmenté les mêmes paramètres de 54, 37 et 76% pour le maïs et de 53, 186 et 91% pour le blé.

Ces résultats sont étayés par ceux de **Kumar et al., (2001)** qui ont rapporté que l'application d'une BSP (*Azotobacter chroococcum*) seule ou avec des engrais

chimiques, a significativement amélioré le rendement et la biomasse racinaire de trois variétés de blé. Les mêmes résultats ont été rapportés par **Selvakumar et al., (2009)** en utilisant une souche de PSB appartenant à l'espèce *Pseudomonas fragion* sur plante de blé.

D'autres études sur le blé et le maïs ont été faites par **Leggett et al., (2015)** et **Yazdani et al., (2009)** respectivement, selon lesquelles, un meilleur rendement du blé en champ est obtenu lorsque des PSB (*Serratia liquefaciens*, *Serratia marcescens* et *Bacillus thuringiensis*) ont été appliqués comme des biofertilisants. De même, des BSP comme *Azotobacter*, *Serratia marcescens*, *Pseudomonas putida*, *Azotobacter chroococcum*, *Azospirillum brasilense*, *Bacillus lentus* améliorent significativement le rendement du maïs sous serre et en champ.

De plus, plusieurs recherches ont démontré l'efficacité des BSP telles que *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Pantoea*, *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Planococcus* et *Serratia* dans la promotion de l'assimilation du phosphate et l'amélioration de la croissance du blé sous différentes conditions (**Kumar et Narula, 1999 ; Afzal et al., 2005 ; Afzal et Bano, 2008 ; Schoebitz et al., 2013 ; Rajput et al., 2013 ; Sarker et al., 2014 ; Kaur et Reddy, 2015**).

Parmi les PGPR notables possédant une activité solubilisatrice du P, *Achromobacter xylosoxidans* (**Ma et al., 2009**), *Bacillus polymyxa* (**Nautiyal, 1999**), *Pseudomonas putida* (**Malboobi et al., 2009**), *Acetobacter diazotrophicus* (**Sashidhar et Podile, 2010**), *Agrobacterium radiobacter* (**Leyval et Berthelin, 1989**), *Bradyrhizobium mediterraneum* (**Peix et al., 2001**), *Enterobacter aerogenes*, *Pantoea agglomerans* (**Chung et al., 2005**) et *Gluconacetobacter diazotrophicus* (**Crespo et al., 2011**) ont été rapportés.

**Malboobi et al., (2009)** ont évalué les performances des trois PSB : *P. agglomerans* P5, *Microbacterium laevaniformans* souche P7 et *P. putida* souche P13 dans la rhizosphère de la pomme de terre. Les 3 isolats entrent ont prouvés une compétence colonisatrice remarquable dans la rhizosphère de la pomme de terre. Les combinaisons des souches P5 + P13 et P7 + P13 ont conduit à une augmentation de la biomasse et des tubercules de pomme de terre sous serre et dans les essais champ.

Wu *et al.*, (2019) ont testé les effets des deux souches de PSB, *Bacillus aryabhatai* (JX285) et *Pseudomonas auricularis* (HN38), séparément et ensemble, sur la croissance de *Camellia oleifera* ; un arbuste originaire de Chine et appartenant à la famille de *Theaceae* (famille du thé et des camélias). L'inoculation bactérienne a significativement amélioré la teneur en NP des feuilles de la plante et a également augmenté le contenu du sol en NPK. De plus, la coinoculation des deux souches présente un effet synergique remarquable en matière d'effet sur la croissance végétale et la qualité du sol. Des PSB comme *B. aryabhatai* et *P. auricularis* pourraient être utilisés comme agents biologiques substituants aux engrais chimiques pour la production agricole afin de réduire la pollution de l'environnement et augmenter aussi le rendement des cultures.

Selon Prabhu *et al.*, (2019), les travaux sur la formulation de biofertilisants ont évolué au cours des années. Actuellement, plusieurs biofertilisants sont disponibles dans le marché (Tableau 2).

Les PSB peuvent donc constituer une meilleure alternative au problème du P dans les terrains agricoles. C'est une technologie agricole écologique et rentable. D'autres avancées biotechnologiques sont indispensables afin d'affirmer le rôle des PSB comme alternatives à l'utilisation d'engrais chimiques.

**Tableau 2.** Quelques Biofertilisants solubilisant le P disponibles sur le marché (Prabhu *et al.*, 2019).

Nom Commercial	PSB	Culture cible
Bio-Phospho	<i>Bacillus subtilis</i>	NS
Phospho MAX	<i>Bacillus megaterium</i>	Céréales
P-Sol	<i>Bacillus megaterium</i>	Céréales, légumineuses, oléagineux, coton, jute, banane, curcuma
Bio Star	<i>Bacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp.	NS
Dr. Bacto's	<i>Bacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp.	NS
Flor-PSB	<i>Pseudomonas putida</i> , <i>Bacillus megaterium</i>	NS
AG Phosbase	<i>Bacillus megaterium</i> , <i>Bacillus polymyxa</i>	NS
Phosbac	<i>Bacillus megaterium</i>	Céréales, légumineuses, oléagineux, coton et jute

#### 2.4. Contraintes et perspectives

Les bactéries promotrices de la croissance des plantes, quelques soient leurs mécanismes d'action, doivent être compétentes ; capables de survivre et de coloniser le sol rhizosphérique. Malheureusement, l'interaction PGPR-plantes peut être instable dans l'espace-temps de son application et cet aspect est souvent mal étudié.

Les bons résultats obtenus *in vitro* ou sous serre ne peuvent pas toujours être reproduits de manière fiable dans des conditions sur champ. La variabilité des performances du PGPR peut être due à divers facteurs environnementaux qui peuvent affecter leur croissance et exercer leur effet sur la plante. Les facteurs environnementaux comprennent le climat, les conditions météorologiques, les caractéristiques du sol et la composition et l'activité de la flore microbienne indigène.

Pour obtenir une croissance optimale, l'interaction PGPR-plants doit être favoriser. Pour cela, il est important de comprendre les signaux moléculaires clés de ces interactions dans leur complexité. Cependant, à nos jours, les modalités fines de ces phénomènes ne sont pas entièrement élucidées.

Il serait intéressant d'approfondir les données scientifiques sur les PSB, leurs mécanismes d'action, mais aussi leurs effets à long terme sur l'environnement et la plante inoculée. Également, l'étude de la sécurité des PSB sur la santé humaine doit être incluse dans les travaux de screening au futur.

L'accumulation des données sur les mécanismes clés de l'interaction plante-PSB et les avancements biotechnologiques en matière de stockage, transport et livraison de ces bactéries permettront probablement au futur de faire prospérer ce champ d'activité de plus en plus imposante.

# *Conclusion*

## Conclusion

Après l'azote, Le phosphate est le nutriment le plus important pour le métabolisme des plantes. Récemment, l'agriculture, fatiguée de l'utilisation excessive des engrais phosphatés de nature chimiques, fait de plus en plus recours aux bactéries solubilisatrices du phosphate (BSP). Ces dernières jouent un rôle très important dans les cycles biogéochimiques des éléments de base de la photosynthèse tels que le carbone, l'azote et le phosphate. Les BSP produisent des enzymes et des acides organiques étroitement liés aux mécanismes de solubilisation des phosphates organiques et/ou inorganiques dans le sol, participant à l'augmentation des concentrations du phosphate assimilable par les plantes. L'avantage de ces microorganismes biofertilisants c'est leur aptitude durable, mais aussi leur sécurité à long terme pour l'homme et l'environnement.

Cet état de l'art constituera, sans doute, une référence importante à l'ensemble de la communauté scientifique qui s'intéresse à la biofertilisation en général et aux bactéries solubilisatrices du phosphate en particulier. Il permettra également aux chercheurs d'avoir accès aux dernières avancées scientifiques sur les PSB. Cependant, il est crucial de signaler que ce domaine englobe beaucoup de mystères à résoudre. Une compréhension des mécanismes d'action établis par les PGPR en générale et, les PSB en particulier, pour la promotion de la croissance des plantes est nécessaire pour une meilleure application de ces microorganismes sur terrain. En effet, d'autres efforts sont nécessaires afin de déterminer les molécules clés de signalisation bactérie-plante, la stabilité d'un inoculum dans un nouvel environnement et son effet à long terme sur la plante, la microflore, le sol et la santé humaine avant tout.

Les informations de cette synthèse sur la dynamique de la solubilisation de phosphate et l'importance de l'utilisation des PSB telles que *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Burkholderia*, *Micrococcus*, *Flavobacterium*, *Serratia* et *Rhizobium* afin de surmonter l'un des problèmes majeurs de l'agriculture moderne se résume dans l'immense potentiel métabolique que possèdent ces microorganismes. Ceci permettra probablement de passer vers une agriculture plus saine, basée sur une compréhension profonde des interactions plante-bactérie au niveau de la rhizosphère.

*Références*  
*Bibliographiques*

### Références bibliographiques

- Abd El-Azeem, S. A. M., Mehana, T.A., Shabayek, A. A.** 2007. Some plant growth promoting traits of rhizobacteria isolated from Suez Canal region, Egypt. African Crop Science Conference Proceedings, El-Minia, Egypt. 8, 1517-1525.
- Afzal, A. F. T. A. B., Ashraf, M., Asad, S. A., Farooq, M.** 2005. Effect of phosphate solubilizing microorganisms on phosphorus uptake, yield and yield traits of wheat (*Triticum aestivum* L.) in rainfed area. Int. J. Agric. Biol, 7(2), 207-209.
- Afzal, A., Asghari, B.** 2008. Rhizobium and phosphate solubilizing bacteria improve the yield and phosphorus uptake in wheat (*Triticum aestivum* L.).Int. J. Agric. Biol. 10(1), 85-88
- Ahmad, M., Ahmad, M., El-Naggar, A. H., Usman, A. R., Abduljabbar, A., Vithanage, M., Elfaki, J., Abdulelah, A. F., Al-Wabel, M. I.** 2018. Aging effects of organic and inorganic fertilizers on phosphorus fractionation in a calcareous sandy loam soil. Pedosphere, 28(6), 873–883.
- Alexandratos, N., Bruinsma, J.** 2012. World agriculture towards 2030/2050 : The 2012 revision. Rome: FAO. 147p.
- Amir, H. G., Shamsuddin, Z., Halimi, M., Marziah, M., Ramlan, M. F.** 2005. Enhancement in nutrient accumulation and growth of oil palm seedlings caused by PGPR under field nursery conditions. Commun Soil Sci Plant Anal, 36(15-16), 2059–2066.
- Ashraf, M., Ahmad, M. S. A., Öztürk, M., Aksoy, A.** 2012. Crop Improvement Through Different Means: Challenges and Prospects, in: Ashraf, M., Öztürk, M., Ahmad, M. S. A., & Aksoy, A. (Eds.), Crop production for agricultural improvement. Springer Science & Business Media, pp. 1–15.
- Aubertot, J. N., Barbier, J. M., Carpentier, A., Gril, J. J., Guichard, L., Lucas, P., Voltz, M.** 2005. Pesticides, agriculture et environnement : Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. France : Expertise scientifique collective INRA - Cemagref, 64p.

- Babu-Khan, S., Yeo, T. C., Martin, W. L., Duron, M. R., Rogers, R. D., Goldstein, A. H.** 1995. Cloning of a mineral phosphate-solubilizing gene from *Pseudomonas cepacia*. *Applied and environmental microbiology*, 61(3), 972-978.
- Banque Mondiale**, 2019. Agriculture et Alimentation. [En ligne]. Consulté le 06/12/2019. <https://www.banquemondiale.org/fr/topic/agriculture/overview>.
- Barman, S., Das, S., Bhattacharya, S. S.** 2019. The prospects of bio-fertilizer technology for productive and sustainable agricultural growth. In: Yadav, A. N., Verma, P., Kumar, V., Sangwan, P., Mishra, S., Panjiar, N., Saxena, A. K. (Ed.), *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*. Elsevier, pp. 233-253.
- Behera, B. C., Singdevsachan, S. K., Mishra, R. R., Dutta, S. K., Thatoi, H. N.** 2014. Diversity, mechanism and biotechnology of phosphate solubilising microorganism in mangrove—A review. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 3(2), 97–110.
- Ben Kaddour, M.**, 2014. Modifications physiologiques chez des plantes de blé (*Triticum durum* Desf) exposées à un stress salin. Thèse de doctorat : Biologie végétale et environnement. Faculté des sciences : Université Badji Mokhtar Annaba, 108p.
- BENOIT, F. D.**, 2015. Changement climatique : un défi de plus pour l’agriculture en Afrique. *FARM*. (8), 1-12.
- Bhattacharyya, P. N., Jha, D. K.** 2011. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(4), 1327–1350.
- Billah, M., Khan, M., Bano, A., Hassan, T. U., Munir, A., Gurmani, A. R.** 2019. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture. *Geomicrobiology Journal*, 36(10), 904-916.
- Birinchi, K. S., Sudheer, K.Y., Dhananjaya, P. S., Harikesh, B. S.** 2012. Rhizobacteria Mediated Induced Systemic Tolerance in Plants: Prospects for Abiotic Stress Management. In: Maheshwari, D.K., (Ed.). *Bacteria in*

- Agrobiologie: Stress Management. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, pp. 225-238.
- Bouras, F.** 2018. Isolement et caractérisation des microorganismes stimulateurs de la croissance de lentille (*lens culinaris*). Thèse de doctorat : Microorganismes producteurs de métabolites secondaires et enzymes, département de biologie : université de Sidi Bel Abesse, 129p.
- Charvet, J. P.** 2013. Atlas de l'agriculture: Comment nourrir le monde en 2050?. France: Autrement. 100p.
- Chen, Q., Liu, S.** 2019. Identification and Characterization of the Phosphate-Solubilizing Bacterium *Pantoea sp. S32* in Reclamation Soil in Shanxi, China. *Frontiers in Microbiology*, 10,doi: 10.3389/fmicb.2019.02171.
- Chen, Y. P., Rekha, P. D., Arun, A. B., Shen, F. T., Lai, W. A., Young, C. C.** 2006. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Applied Soil Ecology*, 34(1), 33–41.
- Cherif, H.** 2014. Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus sp* et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de doctorat : Microbiologie. Département de microbiologie : Université Ferhat Abbas Sétif 1, 177P.
- Chibani, H. R.** 2017. Sélection et caractérisation des bactéries solubilisant le phosphate isolées du sol salin dans l'ouest Algérien: effet sur la promotion de la croissance du blé (*Triticum sp.*), Doctoral dissertation, Université de Mostaganem-Abdelhamid Ibn Badis. 169p.
- Chung, H., Park, M., Madhaiyan, M., Seshadri, S., Song, J., Cho, H., Sa, T.** 2005. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of crop plants of Korea. *Soil Biol Biochem*, 37(10), 1970–1974.
- Corre-Hellou, G., Baranger, A., Bedoussac, L., Cassagne, N., Cannavacciuolo, M., Joëlle, J., Pelzer, E., Piva, G.** 2014. Interactions entre facteurs biotiques et fonctionnement des associations végétales. *Innovations Agronomiques*, (40), 25-42.

- Crespo, J., Boiardi, J., Luna, M.** 2011. Mineral phosphate solubilization activity of gluconacetobacter diazotrophicus under P-limitation and plant root environment. *Agric Sci*, 2(1), 16–22.
- Dauce, P.**, 2003. Agriculture et monde agricole. Paris, les études de la documentation française, « Etudes De La Df, numéro 5412 ». 159P.
- Dommergues, Y.** 1976. Mycorrhizes et fixation d'azote. *An. Edafol. Robiologia*, 35, 1039-1056.
- Drobek, M., Fraç, M., Cybulska, J.** 2019. Plant Biostimulants: Importance of the Quality and Yield of Horticultural Crops and the Improvement of Plant Tolerance to Abiotic Stress—A Review. *Agronomy*, 9(6), DOI: 10.3390/agronomy9060335.
- Dutuit, P., Pourrat, Y., Dutuit, J. M.** 1994. La notion de stress de la cellule à l'écosystème. *Science et changement planétaires / Sécheresse*, 5(1), 23-31.
- El Habib, C. M.** 2011. *Vicia faba* L., un engrais pour la réhabilitation des zones marginalisées (zones arides et semi-arides) algériennes. Thèse Doctorat : Biologie. Oran : Université d'Oran, 156p.
- Escudier, J. L., Gillery, B., Ojeda, H., Etchebarne, F.** 2019. Maitrise de la salinité des eaux d'irrigation pour la viticulture. In: *BIO Web of Conferences*, (Ed.),EDP Sciences. 12, <https://doi.org/10.1051/bioconf/20191201010>.
- Ezawa, T., Smith, S. E., Smith, F. A.** 2002. P metabolism and transport in AM fungi. *Plant Soil*, 244(1-2). 221–230.
- Fakih, Z.** 2015. Analyse protéomique nucléaire comparative chez Arabidopsis lors de la réponse au chitosane. Thèse de Doctoral : Biologie cellulaire et moléculaire, Canada : Université du Québec à Trois-Rivières. 82p.
- FAO**, 2015. Profil de pays-Algérie. [En ligne]. Consulté le 28/11/2019. <http://www.fao.org/documents/card/en/c/I9861FR>.
- Game. B. C., Ilhe, B. M., Pawar, V. S., Khandagale. P. P.** 2020. Effect of Azotobacter, Phosphate Solubilising Bacteria and Potash Mobilizing Bacteria

- Inoculants on Productivity of Wheat (*Triticum aestivum* L.). Int.J. Curr. Microbiol. App. Sci. 9(3):2800-2807.
- Govindasamy, V., Senthilkumar, M., Magheshwaran, V., Kumar, U., Bose, P., Sharma, V., Annapurna, K.** 2010. *Bacillus* and *Paenibacillus spp.*: potential PGPR for sustainable agriculture. In: Maheshwari, D.K. (Ed.), Plant growth and health promoting bacteria. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 333-364.
- Gowami, S. P., Maurya, B. R., Dubey, A. N.** 2019. Role of phosphorus solubilizing microorganisms and dissolution of insoluble phosphorus in soil. International Journal of Chemical Studies, (7), 3905-3913.
- Gull, M., Hafeez, F. Y., Saleem, M., Malik, K. A.** 2004. Phosphorus uptake and growth promotion of chickpea by co-inoculation of mineral phosphate solubilising bacteria and a mixed rhizobial culture. Australian Journal of Experimental Agriculture, 44(6), 623-628.
- Gupta, R., Singal, R., Shankar, A., Kuhad, R. C., Saxena, R. K.** 1994. A modified plate assay for screening phosphate solubilizing microorganisms. The Journal of General and Applied Microbiology, 40(3), 255–260.
- Haas, D., Defago, G.** 2005. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. Nature reviews microbiology, 3(4), 307-319.
- Hawkins, N. J., Bass, C., Dixon, A., Neve, P.** 2019. The evolutionary origins of pesticide resistance. Biological Reviews, 94(1), 135-155.
- Hayduk, D.** 2016. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture : Changement climatique, Agriculture et sécurité Alimentaire. Rome: FAO. 191p.
- Hii, Y. S., Yen San, C., Lau, S. W., Danquah, M. K.** 2020. Isolation and characterisation of phosphate solubilizing microorganisms from peat. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 26, 101643. doi:10.1016/j.bcab.2020.101643.
- Jiang, H., Qi, P., Wang, T., Chi, X., Wang, M., Chen, M., Pan, L.** 2018. Role of halotolerant phosphate-solubilising bacteria on growth promotion of peanut

- (*Arachis hypogaea*) under saline soil. *Annals of Applied Biology*. 174(1), 20-30.
- Jones, R. J., Jones, R. M.** 1989. Gain de poids vif des pâturages pâturés en rotation et en continu de *Naroksetaria* et de Samford rhodesgrass fertilisés avec de l'azote dans le sud-est du Queensland. *Trop. Grassl*, 23(3), 135-142.
- Jungwook, Y., Joseph, W., Choong-Min, R.** 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 14 (1). 1-4.
- Kalayu, G.** 2019. Phosphate Solubilizing Microorganisms: Promising Approach as Biofertilizers. *International Journal of Agronomy*, 1-7, <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>.
- Karagoz, F. P., Dursun, A.** 2019. Assessment of Different PGPR Formulations as a Biological Fertilizer in Cultivation of Poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*). *Frontiers in Environmental Microbiology*, 5(2), 48-59.
- Kaur, G., Reddy, M. S.** 2015. Effects of Phosphate-Solubilizing Bacteria, Rock Phosphate and Chemical Fertilizers on Maize-Wheat Cropping Cycle and Economics. *Pedosphere*. 25(3), 428-437.
- Kende, H., Zeevaart, J.** 1997. The Five "Classical" Plant Hormones. *The Plant Cell*, (9), 1197-1210.
- Kenneth, O. C., Nwadike, E. C., Kalu, A. U., Unah, U. V.** 2019. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Novel Agent for Sustainable Food Production. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 14(1), 35-54.
- Khan, A. A., Jilani, G., Akhtar, M. S., Naqvi, S. M. S., Rasheed, M.** 2009. Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *J Agric Biol Sci*, (1). 48-58.
- Kim, K. Y., Hwangbo, H., Kim, Y. W., Kim, H. J., Park, K. H., Kim, Y. C., Seoung, K. Y.** 2002. Organic acid production and phosphate solubilization by *Enterobacter intermedium* 60-2G. *Korean J Soil Sci Fert*, 35, 59-67.

- Kim, K. Y., Hwangbo, H., Park, R. D., Kim, Y. W., Rim, Y. S., Park, K. H., Suh, J. S.** 2003. 2-Ketogluconic Acid Production and Phosphate Solubilization by *Enterobacter intermedium*. *Current Microbiology*, 47(2), 87-92.
- Kim, M. J., Radhakrishnan, R., Kang, S. M., You, Y. H., Jeong, E. J., Kim, J. G., Lee, I. J.** 2017. Plant growth promoting effect of *Bacillus amyloliquefaciens* H-2-5 on crop plants and influence on physiological changes in soybean under soil salinity. *Physiology and molecular biology of plants*, 23(3), 571-580.
- Kolb, T. E., Fettig, C. J., Bentz, B. J., Stewart, J. E., Weed, A. S., Hicke, J. A., Ayres, M. P.** 2016. Réponses des insectes forestiers et des pathogènes fongiques à la sécheresse [Chapitre 6]. In: VOSE, J.M., CLARK, J.S., LUCE, C.H., PATEL-WEYNARD, T., (Eds). Effets de la sécheresse sur les forêts et les parcours aux États-Unis: une synthèse scientifique complète. Gen. Tech. Rép. WO-93b. Washington, DC: US Department of Agriculture, Forest Service, Washington Office, pp. 113-133.
- Kumar, V., Narula, N.** 1999. Solubilization of inorganic phosphates and growth emergence of wheat as affected by *Azotobacter chroococcum* mutants. *Biol. Fertil. Soils*. 28, 301-305.
- Kumar, A., Baby, K., Mallick, M.** 2016. phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as biofertilizers, *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*, (8), 37-40.
- Kumar, V., Behl, R. K., Narula, N.** 2001. Establishment of phosphate-solubilizing strains of *Azotobacter chroococcum* in the rhizosphere and their effect on wheat cultivars under green house conditions. *Microbiological research*, 156(1), 87-93.
- Lee, K. E., Adhikari, A., Kang, S. M., You, Y. H., Joo, G. J., Kim, J. H., Lee, I. J.** 2019. Isolation and Characterization of the High Silicate and Phosphate Solubilizing Novel Strain *Enterobacter ludwigii* GAK2 that Promotes Growth in Rice Plants. *Agronomy*, 9(3), <https://doi.org/10.3390/agronomy9030144>.
- Leggett, M., Newlands, N. K., Greenshields, D., West, L., Inman, S., Koivunen, M. E.** 2014. Maize yield response to a phosphorus-solubilizing microbial

- inoculant in field trials. *The Journal of Agricultural Science*, 153(08), 1464–1478.
- LEVITT, J.** 1980. Responses of plants to environmental stresses. New York : Academic Press. 497p.
- Leyval, C., Berthelin, J.** 1989. Interaction between *Laccaria laccata*, *Agrobacterium agrobacter* and beech roots: influence on P, K, Mg and Fe mobilization from minerals and plant growth. *Plant Soil*, 117, 103–110.
- Liu, S. T., Lee, L. Y., Tai, C. Y., Hung, C. H., Chang, Y. S., Wolfram, J. H., Goldstein, A. H.** 1992. Cloning of an *Erwinia herbicola* gene necessary for gluconic acid production and enhanced mineral phosphate solubilization in *Escherichia coli* HB101: nucleotide sequence and probable involvement in biosynthesis of the coenzyme pyrroloquinoline quinone. *Journal of Bacteriology*, 174(18), 5814-5819.
- Maharajan, T., Ceasar, S. A., Ajeesh Krishna, T. P., Ramakrishnan, M., Duraipandiyan, V., Naif Abdulla, A. D., Ignacimuthu, S.** 2017. Utilization of molecular markers for improving the phosphorus efficiency in crop plants. *Plant Breeding*, 137(1), 10–26.
- Maheshwari, D. K, Dheeman, S., Agarwal, M.** 2015. Phytohormone-Producing PGPR for sustainable agriculture, in: Maheshwari, D.K.,(Ed.), *Bacterial metabolites in sustainable agroecosystem, sustainable development and biodiversity*, 12th ed., Springer International Publishing, Switzerland, pp. 159-182.
- Malboobi, M. A., Owlia, P., Behbahani, M., Sarokhani, E., Moradi, S., Yakhchali, B., Heravi, K. M.** 2009. Solubilization of organic and inorganic phosphates by three highly efficient soil bacterial isolates. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 25(8), 1471-1477.
- Malboobi, M., Behbahani, M., Madani, H., Owlia, P., Deljou, A., Yakhchali, B., Moradi, M., Hassanabadi, H.** 2009. Performance evaluation of potent phosphate solubilizing bacteria in potato rhizosphere. *World J Microbiol Biotechnol* 25, 1479–1484.

- Ma, Y., Rajkumar, M., Freitas, H.** 2009. Inoculation of plant growth promoting bacterium *Achromobacter xylosoxidans* strain Ax10 for the improvement of copper phytoextraction by *Brassica juncea*. *J Environ Manage*, 90, 831–837.
- Mara, P. R., Isabel, C. M. C. J., Luiz, C. R. S., Marcos, A. S., Flvia, D. P., Edson, L. S., Fabiano, G. S.** 2014. Phosphate solubilization and phytohormone production by endophytic and rhizosphere *Trichoderma* isolates of guanandi (*Calophyllum brasiliense* Cambess). *African Journal of Microbiology Research*, 8(27), 2616–2623. doi:10.5897/ajmr2014.6633.
- Mazumdar, D., Saha, S. P., Ghosh, S.** 2020. Isolation, screening and application of a potent PGPR for enhancing growth of Chickpea as affected by nitrogen level. *International Journal of Vegetable Science*, 26(4), 333-350.
- Merchán, D., Sanz, L., Alfaro, A., Pérez, I., Goñi, M., Solsona, F., Casalí, J.** 2019. Irrigation implementation promotes increases in salinity and nitrate concentration in the lower reaches of the Cidacos River (Navarre, Spain). *Science of The Total Environment*, 107, doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.135701.
- Merhi, M.** 2008. Etude de l'impact de l'exposition à des mélanges de pesticides à faibles doses: caractérisation des effets sur des lignées cellulaires humaines et sur le système hématopoïétique murin. Thèse de doctorat : Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition, Toulouse : Université de Toulouse, 140p.
- Ministère Français de l'Agriculture et de l'Alimentation.** Les politiques agricoles à travers le monde. In: quelques exemples [En Ligne].(18/07/2016). Disponible sur : <https://agriculture.gouv.fr/algerie>.
- Mohamed, E. A., Farag, A. G., Youssef, S. A.** 2018. Phosphate solubilization by *Bacillus subtilis* and *Serratia marcescens* isolated from tomato plant rhizosphere. *Journal of Environmental Protection*, 9(03), DOI: 10.4236/jep.2018.93018.
- Moustafa-Farag, M., Almoneafy, A., Mahmoud, A., Elkelish, A., Arnao, M. B., Li, L., Ai, S.** 2019. Melatonin and Its Protective Role against Biotic Stress Impacts on Plants. *Biomolecules*, 10(1), 54; <https://doi.org/10.3390/biom10010054>.

- Nautial, C. S.** 1999. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiol Lett*, 170, 265–270
- Ndiaye, S. O., Diouf, A., Ndoye, F., Diop, I., Toure, O., Ndiaye, M., Diop, T. A.** 2020. Isolement et caractérisation physiologique de rhizobactéries d'oignon cultivé dans la zone vallée Fleuve Sénégal. *Afrique SCIENCE*, 16(1), 300-306.
- Neilands, J. B., Konopka, K., Schwyn, B., Coy, M., Francis, R. T., Paw, B. H.** 1987. Comparative biochemistry of microbial iron assimilation. In: Van Der Helm, D., Neilands, J.B., (Eds), *Iron Transport in Microbes, Plants and Animals*. WINKELMANN, Weinheim: VCH-Verlagsgesellschaft, pp. 3-33.
- Niranjana, S. R., Hariprasad, P.** 2014. Understanding the mechanism involved in PGPR-Mediated growth promotion and suppression of biotic and abiotic stress in plants, in: A. Goyal, C. Manoharachary (Eds.), *Future challenges in crop protection against fungal pathogens, fungal biology*, Springer Science+Business Media, New York, pp. 59-108.
- Organization, F. A. A.** 2017. The Future of Food and Agriculture - Trends and Challenges. In: Hii, Y. S., Yen San, C., Lau, S. W., Danquah, M. K., (Eds), *Isolation and characterisation of phosphate solubilizing microorganisms from peat. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, doi.Org/10.1016/j.bcab.2020.101643.
- Oteino, N., Lally, R. D., Kiwanuka, S., Lloyd, A., Ryan, D., Germaine, K. J., Dowling, D. N.** 2015. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Frontiers in Microbiology*, (6), <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00745>.
- Pal, K. K., Gardener, B. M.** 2006. Biological control of plant pathogens, 5, DOI: 10.1094/PHI-A-2006-1117-02.
- Peix, A., Rivas-Boyer, A. A., Mateos, P. F., Rodriguez-Barrueco, C., Martinez-Molina, E., Velazquez, E.** 2001. Growth promotion of chickpea and barley by a phosphate solubilizing strain of *Mesorhizobium mediterraneum* under growth chamber conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(1), 103-110.

- Piano, S., Neyrotti, V., Migheli, Q., Gullino, M. L.** 1997. Biocontrol capability of *Metschnikowia pulcherrima* against Botrytis postharvest rot of apple. *Postharvest Biol. Technol.* 11(3). 131-140.
- Poisson, M. C.** 2019. Effets des pesticides agricoles sur la performance de reproduction d'un insectivore aérien en déclin. maître ès sciences (M. Sc.): Biologie, Québec : Université De Sherbrooke, 146p.
- Prabhu, N., Borkar, S., Garg, S.** 2019. Phosphate solubilization by microorganisms. *Advances in Biological Science Research*, 161–176, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817497-5.00011-2>.
- Prasad, M., Srinivasan, R., Chaudhary, M., Choudhary, M., Jat, L. K.** 2019. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) for Sustainable Agriculture. In: Amit, K.S., Ajay, K. Pawan, K.S., (Eds.), *PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture*, pp. 129–157.
- Raaijmakers, J. M., Vlami, M., De Souza, J. T.** 2002. Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81, 537-547.
- Rai, A., Cherif, A., Cristina, C. R. U. Z., Nabti, E.** 2018. Extracts from Marine macroalgae and *Opuntia ficus-indica* cladodes enhance halotolerance and enzymatic potential of diazotrophic rhizobacteria and their impact on wheat germination under salt stress. *Pedosphere*, 28(2), 241-254.
- Rai, A., Nabti, E.** 2017. Plant growth-promoting bacteria: importance in vegetable production. In: Zaidi, A., Khan, M. S., (Eds.), *Microbial strategies for vegetable production*. Springer, Berlin, pp. 23-48.
- Rajput, L. U. B. N. A., Imran, A., Mubeen, F., Hafeez, F. Y.** 2013. Salt-tolerant PGPR strain *Planococcus rifietoensis* promotes the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum L.*) cultivated in saline soil. *Pak. J. Bot.* 45(6), 1955-1962.
- Ramjgathesh, R., Samiyappan, R., Raguchander, T., Prabakar, K., Saravanakumar, D.** 2013. Plant–PGPR interactions for pest and disease resistance in sustainable agriculture. In *Bacteria in Agrobiolgy: Disease Management*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 293-320.

- Reyes, M. E. Q., Rohrbach, K. G., Paull, R. E.** 2004. Microbial antagonists control postharvest black rot of pineapple fruit. *Postharvest biology and technology*, 33(2), 193-203.
- Rfaki, A., Zennouhi, O., Aliyat, F. Z., Nassiri, L., Ibjibijen, J.** 2020. Isolation, selection and characterization of root-associated rock phosphate solubilizing bacteria in moroccan wheat (*Triticum aestivum L.*). *Geomicrobiology Journal*, 37(3), 230-241.
- Rodríguez, H., Fraga, R.** 1999. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17(4-5), 319-339.
- Roussary, A., Salles, D., Dumont, A., Carpy-Goulard, F.** 2013. Pratiques phytosanitaires en agriculture et environnement. Des tensions irréductibles?, *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, (333), 67-80.
- Saeid, A., Prochownik, E., Dobrowolska-Iwanek, J.** 2018. Phosphorus solubilization by *Bacillus* species. *Molecules*, 23(11), <https://doi.org/10.3390/molecules23112897>.
- Safirzadeh, S., Chorom, M., Enayatizamir, N.** 2019. Effect of phosphate solubilising bacteria (*Enterobacter cloacae*) on phosphorus uptake efficiency in sugarcane (*Saccharum officinarum L.*), *soil research*, 57(4), 333-341.
- Saharan, B. S., Nehra, V.** 2011. Plant Growth Promoting Rhizobacteria: A Critical Review. *Life Sciences and Medicine Research*, 21, 1-30.
- Saleem, M., Arshad, M., Hussain, S., Bhatti, A. S.** 2007. Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. *Journal of industrial microbiology & biotechnology*, 34(10), 635-648.
- Sarker, A., Talukder, N. M., Islam, M. T.** 2014. Phosphate solubilizing bacteria promote growth and enhance nutrient uptake by wheat. *Plant Sci. Today*. 1(2), 86-93.

- Sashidhar, B., Podile, A. R.** 2010. Mineral phosphate solubilization by rhizosphere bacteria and scope for manipulation of the direct oxidation pathway involving glucose dehydrogenase. *J Appl Microbiol*, 109(1), 1–12.
- Satyaprakash, M., Nikitha, T., Reddi, E. U. B., Sadhana, B., Satya Vani, S.** 2017. A Review on Phosphorous and Phosphate Solubilising Bacteria and Their Role in Plant Nutrition. *Int.J.Curr.Microbiol.App.Sci.* 6(4), 2133-2144.
- Schoebitz, M., Ceballos, C. Ciampi, L.** 2013. Effect of immobilized phosphate-solubilizing bacteria on wheat growth and phosphate uptake. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 13(1), 1-10.
- Selvakumar, G., Joshi, P., Nazim, S., Mishra, P., Bisht, J., Gupta, H.** 2009. Phosphate solubilization and growth promotion by *Pseudomonas fragi CS11RH1(MTCC 8984)*, a psychrotolerant bacterium isolated from a high altitude Himalayan rhizosphere. *Biologia*, 64(2), 239-245.
- Shameer, S., Prasad, T. N. V. K. V.** 2018. Plant growth promoting rhizobacteria for sustainable agricultural practices with special reference to biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, 84(3), 603-615.
- Sharma, K., Dak, G., Agrawal, A., Bhatnagar, M., Sharma, R.** 2007. Effect of phosphate solubilizing bacteria on the germination of *Cicer arietinum* seeds and seedling growth. *Journal of Herbal Medicine and Toxicology*, 1(1), 61-63.
- Sharma, S. B., Sayyed, R. Z., Trivedi, M. H., Gobi, T. A.** 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils, SpringerPlus. 2(1), <https://doi:10.1186/2193-1801-2-587>.
- Shukla, A. K.** 2019. Ecology and Diversity of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Landscape. In: Bharti, N., Barnawal, D., (Eds.), *PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture*, Woodhead Publishing, pp. 1-15.
- Song, O. R., Lee, S. J., Lee, Y. S., Lee, S. C., Kim, K. K., Choi, Y. L.** 2008. Solubilization of insoluble inorganic phosphate by *Burkholderia cepacia* DA23 isolated from cultivated soil. *Brazilian Journal of Microbiology*, 39(1), 151-156.

- Souri, M. K., Hatamian, M.** 2019. Aminochelates in plant nutrition: a review. *Journal of Plant Nutrition*, 42(1), 67-78.
- Spaepen, S., Vanderleyden, J., Remans, R.** 2007. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*, 31(4), 425–448.
- Srishty, A. S. C., Kaur, P.** 2019. Phosphate Solubilisation Potential of Screened Nitrogen Fixing *Rhizobium leguminosarum* Strains Isolated from Nodules of Pea Plant. *Ind. J. Pure App. Biosci.*, 7(5), 360-363.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division.** 2019. World Population Prospects 2019: Highlights 2019, ST/ESA/SER.A/423.
- Van Loon, L. C.** 2007. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. In: Bakker, P. A., Raaijmakers, J. M., Bloemberg, G., Höfte, M., Lemanceau, P., Cooke, B. M. (Eds.), *New perspectives and approaches in plant growth-promoting Rhizobacteria research*, Springer, Dordrecht, pp. 243-254.
- Velasco-Munoz, J. F., Aznar-Sánchez, J. A., Batlles-Delafuente, A., Fidelibus, M. D.** 2019. Sustainable Irrigation in Agriculture: An Analysis of Global Research. *Water*, 11(9), <https://doi.org/10.3390/w11091758>.
- Vessey, J. K.** 2003. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil*, 255, 571–586.
- Vijayalkshmi, R. K. Kairunnisa, S. Natarajan.** 2016. Phosphate solubilization by rhizosphere Bacteria isolated from Rose garden soils of Satkhol, India, *J. Acad. Ind. Res.* 4(11), 243-245.
- Waughary, D.** 2011. *Water security: the water-food-energy-climate nexus: The World Economic Forum water initiative*, Washington: Island Press, 39p.
- Went, F. W., Thimann, K. V.** 1937. *Phytohormones*. New York: The Macmillan Company, <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5695>.
- Wong, W. S., Tan, S. N., Ge, L., Chen, X., Yong, J. W. H.** 2015. The importance of phytohormones and microbes in biofertilizers. In: Maheshwari, D.K., (Ed.),

Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem, Sustainable Development and Biodiversity, Springer International Publishing, Switzerland, pp. 105-158.

**Wu, F., Li, J., Chen, Y., Zhang, L., Zhang, Y., Wang, S., Liang, J.** 2019. Effects of Phosphate Solubilizing Bacteria on the Growth, Photosynthesis, and Nutrient Uptake of *Camellia oleifera* Abel. *Forests*, 10(4), doi:10.3390/f10040348

**Yamaguchi, S.** 2008. Gibberellin Metabolism and its Regulation. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1), 225–251.

**Yang, J., Kloepper, J. W., Ryu, C. M.** 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 14(1), 1–4.

**Yazdani, M., Bahmanyar, M. A., Pirdashti, H., Esmaili, M. A.** 2009. Effect of phosphate solubilization microorganisms (PSM) and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield and yield components of corn (*Zea mays L.*). *World Academy of Science, Engineering and Technology*, 49, 90-92.

**Yu, L.-Y., Huang, H.-B., Wang, X.-H., Li, S., Feng, N.-X., Zhao, H.-M., Mo, C.-H.** 2019. Novel phosphate-solubilising bacteria isolated from sewage sludge and the mechanism of phosphate solubilisation. *Science of The Total Environment*, 658, 474–484.

**Zhao, K., Penttinen, P., Zhang, X., Ao, X., Liu, M., Yu, X., Chen, Q.** 2014. Maize rhizosphere in Sichuan, China, hosts plant growth promoting *Burkholderia cepacia* with phosphate solubilizing and antifungal abilities. *Microbiological Research*, 169(1), 76-82.

# *Résumé*

## Résumé

Le phosphate (P) est un élément nutritif vital pour les végétaux. Il n'est souvent pas disponible sous sa forme assimilable pour les plantes car il est rapidement converti à des formes insolubles et fixé par le fer (Fe) et l'aluminium (Al) dans les sols acides et par le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) dans sols calcaires. Les bactéries solubilisatrices du phosphate (PSB) transforment le phosphate insoluble et donc, inassimilable, en formes assimilable par les plantes grâce à leurs potentiels solubilisateur et minéralisateur. Ces microorganismes peuvent donc être utiles comme biofertilisants substitutifs d'engrais chimiques à coûts élevés, à effets non durables et à caractères néfastes pour l'équilibre écologique. Ce travail représente une synthèse des travaux scientifiques dans le domaine de la recherche des bactéries promotrices de la croissance de plantes, particulièrement les PSB.

**Mots-clés :** Agriculture, Fertilisation, Engrais Biologiques, Bactérie du sol.

## Abstract

Phosphate (P) is a vital element for plant nutrition. In soil, it is often not available under assimilable form to plants as it is quickly converted to insoluble forms and fixed by iron (Fe) and aluminum (Al) in acidic soils, and by calcium (Ca) and magnesium (Mg) in calcareous ones. The phosphate solubilizing bacteria (PSB) transform the insoluble and, therefore, unassimilable phosphate into easily assimilable forms through their solubilizing- and mineralizing potentials. These ecofriendly microorganisms can therefore be useful as substitutes to chemical fertilizers that are cost effective and harmful for both human health and ecological balance. Herein, we synthesize the most relevant scientific works in the of research field of Plant Growth Promoting Bacteria, particularly PSB.

**Keywords:** Agriculture, Fertilization, Biological Fertilizers, Soil bacteria.

## ملخص

الفوسفات عنصر هام لتغذية النباتات في التربة، غالبا ما يتوفر في شكل غير قابل للاستيعاب عن طريق النباتات حيث يتم تحويله بسرعة إلى أشكال غير قابلة للذوبان و يثبت عن طريق الحديد و الألمنيوم في التربة الحمضية و عن طريق الكالسيوم و المغنيسيوم في التربة الجيرية . تقوم البكتيريا المذوبة للفوسفات بتحويل المادة الغير قابلة للذوبان و بالتالي الفوسفات الغير قابل الاستيعاب إلى أشكال سهلة الاستيعاب عن طريق إمكانيات الذوبان و التمدن الخاصة بها . لذلك يمكن أن تكون هذه الكائنات الحية الدقيقة الصديقة للبيئة مفيدة كبديل للأسمدة الكيماوية التي تعتبر فعالة من حيث التكلفة و ضارة لكل من صحة الإنسان و التوازن البيئي. هنا ، نقوم بتجميع الأعمال العلمية الأكثر صلة في مجال البحث عن البكتيريا المعززة لنمو النبات ، وخاصة البكتيريا المذوبة للفوسفات .

**الكلمات المفتاحية :** الزراعة ، التسميد ، الأسمدة البيولوجية ، بكتيريا التربة