N° d'ordre :.....

République Algérienne Démocratique Et Populaire

Ministère De L'enseignement Supérieur Et De La Recherche Scientifique

Université Dr : Yahia Fares De Médéa

Faculté Des Sciences

Présenté pour l'obtention du diplôme de Master académique

En : Sciences de la nature et de la vie

Spécialité : Microbiologie appliquée

Préparé par :

HAMZAOUI Hind *BELAZZOUZ Ahlem Aida* *HEBIB Noura*

THEME

Effet promouvoir d'une bactérie « PGPR » (*Paenibacillus polymyxa*) sur la croissance et le rendement

Soutenu publiquement le :18 / 06 / 2023, devant le jury composé de:

M[r] Licir M.	MAA	A l'U.Y.F.M	Président.
M[r] Chami B.	MAA	A l'U.Y.F.M	Promoteur.
M[r] Kaaboub E.	MCB	A l'U.Y.F.M	Examinateur.

2022 / 2023

Remerciements

Nous voulons remercier Dieu qui nous a permis d'atteindre ce moment, et nous à donne la patience, le courage et la volonté pour accomplir ce travail.

Nous voulons remercier notre superviseur M CHAMI Bouazza, pour son temps, ses efforts et sa patience avec nous.
Nous remercions les membres du jury d'avoir accepté d'examiner ce modeste travail et d'être parmi le jury.

Nous tenons à remercier tous les professeurs du département des sciences de la nature et de la vie.

Et enfin tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.



Dédicaces

A mes chers parents omar et lyakout, qui m'ont accompagné à chaque étape de mon parcours académique,

à mes chers frères abd el rrahman, abd el aziz, abd el ghani, nourdin et abd slem, mon soutien dans la vie,

à ma sœur unique warda, ma seconde âme, à ses quatre petites princesses : yasmine, mayar, maram et mesk darren,

et à mes deux neveux préférés ichrak et shams el din, qui sont ici pour partager ma joie.

Merci d'être toujours là pour moi.

BELAZZOUZ Ahlem Aida



Dédicaces

{وَقَضَى رَبُّكَ أَلاَّ تَعْبُدُواْ إِلاَّ إِيَّاهُ وَبِالْوَالِدَيْنِ إِحْسَاناً إِمَّا يَبْلُغَنَّ عِندَكَ الْكِبَرَ أَحَدُهُمَا أَوْكِلاَهُمَا فَلاَ تَقُل لَّهُمَآ أُفٍّ وَلاَ تَنْهَرْهُمَا وَقُل لَّهُمَا قَوْلاً كَرِيماً* وَاخْفِضْ لَهُمَا جَنَاحَ الذُّلِّ مِنَ الرَّحْمَةِ وَقُل رَّبِّ ارْحَمْهُمَا كَمَا رَبَّيَانِى صَغِيراً* رَّبُّكُمْ أَعْلَمُ بِمَا فِي نُفُوسِكُمْ إِن تَكُونُواْ صَالِحِينَ فَإِنَّهُ كَانَ لِلأَوَّابِينَ غَفُوراً} (23-25).

In memory of my loving dad.

In honor of my precious mom.

To my dear sister louiza for their constant encouragement and moral support.

With love and brotherhood to my brother "Mahdi "and "Abd el ghani".

HEBIB Noura



Dédicaces

A la lumière de ma vie, à MON PERE, à la source de générosité, celui qui a consacré sa vie pour je réussi dans tout ce que j'entreprends.

A la plus belle créature que Dieu a créée sur terre, mon adorable MERE la source de tendresse, patience et mon bonheur.

Merci d'être……. Mes parant.

A mes chers frères : Ridha, Abd el Kader et surtout Mohamed Djebril.

A mes chères sœurs : Zahra, Nour el Hoda, Hala, et Manar.

A mes yeux et ma joie : Moayad, Aroua, Sadja et Abrar.

A tout ma famille surtout ma cousine Amina.

A mes meilleures amies : Ahlem et Noura, avec qui j'ai passé de très bons moments.

A tous ceux qui, par un mot, m'ont donné la force de continuer …

HAMZAOUI Hind

Résumé :

Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) sont reconnues pour améliorer la productivité des cultures et la protection des végétaux. L'application de la PGPR peut réduire les besoins en engrais chimiques et en pesticides et est donc considérée comme essentielle à la promotion d'une agriculture durable.

La bactérie *Paenibacillus polymyxa* se trouve naturellement dans diverses niches. Les analyses du microbiome ont révélé un enrichissement du genre *Paenibacillus* dans les sols sous différentes conditions défavorables, qui s'accompagne souvent d'une amélioration des conditions de croissance des plantes résidentes. De plus, *Paenibacillus* est un membre du microbiome central de plusieurs cultures importantes sur le plan agricole, ce qui fait de son association étroite avec les plantes un sujet de recherche intéressant. Cette revue couvre les multiples possibilités d'interaction de *P. polymyxa* avec les plantes et son applicabilité dans l'industrie et l'agriculture. Grâce à son éventail de composés et de traits produits, *P. polymyxa* est probablement une bactérie efficace favorisant la croissance des plantes, avec un potentiel de biofertilisation, de lutte biologique et de protection contre les stress abiotiques. En revanche, des cas de phytotoxicité de *P. polymyxa* ont également été décrits, dans lesquels les conditions de croissance semblent jouer un rôle clé. En raison de son caractère modulable, nous proposons cette espèce bactérienne comme un modèle exceptionnel pour les futures études sur les communications hôte-microbe et sur la manière dont l'environnement peut influencer ces interactions.

Mots clés : *Paenibacillus polymyxa* ; PGPR ; biofertilisation

Abstract :

Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) are known for enhancing crop productivity as well as plant protection. The application of PGPR can decrease the requirement of chemical fertilizers and pesticides and there foreis considered vital for promoting sustainable agriculture.

The bacterium *Paenibacillus polymyxa* is foundnaturally in diverse niches. Microbiome analyses have revealed enrichment in the genus *Paenibacillus* in soils under different adverse conditions, which is often accompanied by improved growth conditions for residing plants. Fur ther more, *Paenibacillus* is a member of the coremicrobiome of several agriculturally important crops, making its close association with plants an interesting research topic. This review covers the versatile interaction possibilities of *P. polymyxa* with plants and its applicability in industry and agriculture. Thanks to itsarray of produced compounds and traits, *P. polymyxa* is likely an efficient plant growth-promoting-bacterium, with the potential of biofertilization, biocontrol and protection againstabiotic stresses. By contrast, cases of phytotoxicity of *P. polymyxa* have been described as well, in whichgrowth conditions seem to playa key role. Because of its adjustable character, we propose this bacterial species as an out standing model for future studies on host–microbe communications and on the manner how the environment can influence these interactions.

Key words : *Paenibacillus polymyxa* ; PGPR ; biofertilisation

الملخص:

تشتهر بكتيريا الجذور التي تعزز نمو النباتات PGPR بتعزيز إنتاجية المحاصيل وكذلك حماية النباتات. يمكن أن يؤدي تطبيق PGPR إلى تقليل الاحتياجات من الأسمدة الكيميائية ومبيدات الآفات، وبالتالي يعتبر أمرًا حيويًا لتعزيز الزراعة المستدامة.

يحدث بشكل طبيعي في مختلف المنافذ. كشفت تحليلات الميكروبيوم عن إثراء جنس Paenibacillus في التربة في ظل ظروف معاكسة مختلفة، غالبًا ما يكون مصحوبًا بظروف نمو محسنة للنباتات المقيمة. بالإضافة إلى ذلك، Paenibacillus هو عضو في الميكروبيوم المركزي للعديد من المحاصيل الزراعية، مما يجعل ارتباطه الوثيق بالنباتات موضوعًا بحثيًا مثيرًا للاهتمام. يغطي هذا الاستعراض الإمكانيات المتعددة لتفاعلP. polymyxa مع النباتات وقابليتها للتطبيق في الصناعة والزراعة. بفضل مجموعة المركبات والصفات المنتجة، ربما تكون P. polymyxaisبكتيريا فعالة تعزز نمو النبات، مع إمكانية التخصيب الحيوي والمكافحة البيولوجية والحماية من الإجهاد اللاأحيائي. في المقابل، تم وصف حالات السمية النباتية لـP. polymyxa ، حيث يبدو أن الظروف المتنامية تلعب دورًا رئيسيًا. نظرًا لإمكانية توسعها، نقترح هذه الأنواع البكتيرية كنموذج استثنائي للدراسات المستقبلية حول اتصالات الميكروب المضيف وكيف يمكن للبيئة التأثير على هذه التفاعلات.

الكلمات المفتاحية: التسميد الحيوي Paenibacillus polymyxa , PGPR.

Liste des abréviations :

[AT]-PKS : Trans-Acetyltransferase-Polyketide Synthase.

[NRPS] : Cluster Non-Ribosomal Peptide Synthetase .

[T1PKS] : Type I Polyketide Synthase .

ADN : Acide Désoxyribonucléique**.**

ARA : Test De Réduction De L'acétylène.

ARN : Acide Ribonucléique.

ARNr : Acide Ribonucléique Ribosomique.

Bgla :B-Glucosidases A.

Bglb : B-Glucosidases B.

CMA : Champignons Endomycorhiziens Arbusculaie.

CO_2 : Dioxyde De Carbone.

EPS : Les Exopolysaccharides.

IAA : D'acide Indole -3- Acétique.

LCO: Lipo Chito Oligosaccharides).

MA : Mycorhizes Arbusculaires.

NCBI: National Center For Biotechnology Information .

P : Le Phosphore.

PGPR : Plant Growth-Promoting Rhizobacteria.

PPA : Pre Penetration Apparatus.

PSB : Les Bactéries Solubilisant Le Phosphate.

RP : Rhizoplan.

SNR : Sol Non Rhizosphérique.

SR : Sol Rhizosphérique.

Liste des figures

Liste des figures :

N°	Titre	Page
01	*Serratia spp.*	05
02	Aspect d'un ectomycorhize .	06
03	Aspect d'un endomycorhize.	07
04	Mycorhize à arbuscule.	08
05	Classification des CMA selon Schüßler.	10
06	Structure d'une endomycorhize à arbuscule.	11
07	Cycle de développement du genre *Glomus*.	12
08	Les différentes phases d'établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire adapté.	14
09	Hyphes fongiques reliant deux agrégats de sol séparés par un espace représentant la porosité du sol - K. Ritz.	15
10	La structure générale d'un virus.	19
11	Différentes parties de la rhizosphère.	20
12	Observations microscopiques (microscope électronique à balayage, microscope optique) et macroscopique de *P. Polymyxa*.	26
13	La carte génétique de genre *Paenibacillus sp*.	27
14	La carte génétique de *Paenibacillus polymyxa A18*.	28
15	Formule chimique d'acide -3- indole acétique (C10H9NO2) .	33
16	*P. Polymyxa* envahit les racines des plantes et forme des biofilms.	35
17	L'espèce *P. Polumyxa* sous microscope électronique.	40
18	Fixation de N_2 par l'endophyte *P. Polymyxa* SK1.	46
19	Fixation d'azote de la souche *Pseudomonas aeruginosa* Ld-08.	47
20	Fixation d'azote de la souche *Bacillusvelezensis* Lle-9.	48
21	*P.polymyxa* CR1 se dégrade et utilise la hemi-cellulose, la lignine et la cellulose comme seules sources de carbone.	49
22	Activités antifongiques *in vitro* de l'endophyte *P. Polymyxa* SK1 contre quatre pathogènes fongiques.	53
23	Activités antifongiques in vitro de la souche bactérienne endophyte isolée Lle-9 de Lilium leucanthum contre quatre pathogènes fongiques.	56
24	Effet de l'inoculation *polymyxa* SK1 sur la croissance de la variété Tresor.	59
25	Effet de l'inoculation*pseudomonas aeruginosa* Ld-08sur la croissance de la variété Tresor.	61
26	Plants de maïs inoculés par trempage des graines avec *P. Polymyxa* CR1 en référence à une rhizobactérie établie favorisant la croissance, Gluconacetobacter azotocaptans DS1	62

Liste des tableaux

Liste des tableaux :

N°	*Titre*	*Page*
I.	Morphologie des différents groupes des protozoaires.	17
II.	Paramètres de croissance et du rendement étudiés.	41
III.	Indices de solubilisation de phosphore inorganique par différents isolats.	44
IV.	Capacité lytique de la matière organique de *P. Polymyxa* et *Bacillus* sp *in vitro*.	49
V.	Production d'iaa par *p.polymyxa* SK1.	50
VI.	Production d'iaa des isolats bacteriennes *in vitro*.	50
VII.	Production d'EPS par *Paenibacillus spp*.	52
VIII.	Pourcentage de zones d'inhibition des pathogènes fongiques testés sur les milieux PDA inoculés avec P. Polymyxa.	54
IX.	Pourcentage d'inhibition de la croissance des quatre mycètes tests en présence de *P. Polymyxa* SGK2 après 7 jours d'incubation à 28°C.	54
X.	Pourcentage de zones d'inhibition des pathogènes fongiques testés sur les milieux PDA inoculés avec*bacillus velezensis Lle-9*	55
XI.	La production des siderophores par trois souches bactériennes .	57
XII.	Analyse des paramètres de croissance de la variété Tresor après inoculation de *P. Polymyxa* SK1.	59
XIII.	Analyse des paramètres de croissance de la variété Tresor après inoculation de *Pseudomonas aeruginosa* Ld-08.	60
XIV.	Effet de l'inoculation des plants de maïs sur le rendement en poids.	61

Sommaire

Sommaire :

1. Introduction 01

2. Micro-organismes telluriques

2.1 -Les bactéries saprophytes 05

2.2- Les mycorhizes 05

2.3. Les champignons 14

2.4. Les protozoaires 16

2.5. Les virus 18

3.Interaction : sol - plantes –microorganismes

3.1-Définition de la rhizosphère 19

3.2. Différentes parties de la rhizosphère 20

3.3-La rhizodéposition 20

3.4 –Localisation 22

3.5. Interaction :sol - plantes –microorganismes 22

4.La rhizobactérie *P. polymyxa*

4.1-Création du genre 23

4.2. Evolution récente du genre 23

4.3. Description du genre 25

4.4. L'espèce *P. polymyxa* 27

4.4.1-Description de l'espèce 27

4.4.2.Classification 28

4.4.3. Propriétés des *P. Polymyxa* 29

a. La solubilisation du phosphore 29

b. Fixation d'azote 29

c. L'activité hydrolytique 29

d. Production des phytohormones 32

e. Effet de la production d'exopolysaccharides 33

f. La lutte biologique 35

g.La production des lectines 36

4.4.4. Abondance relative de la population de *P. polymyxa* parmi les peuplements des bactéries telluriques 36

4.4.5. *P. polymyxa* outil en biotechnologie 37

5. Méthodologie

5.1. Plan de l'étude 40

5.2. Sources de données 40

5.3. Matériel biologique 40

5.4. Paramètres étudiés 41

6. Résultats et Discussion

6.1. Paramètres étudiés 43

6.1.1. Paramètres physico-chimiques 43

a. La solubilisation du phosphore 43

b. Fixation d'azote 45

c. Biodégradation de la matière organique 48

d. Production des phytohormones 50

e. Effet de la production d'exopolysaccharides 51

6.1.2. Paramètres biologiques 52

6.1.2.1. Effet sur la croissance des plantes 52

a. Effets indirects 52

a.1.la lutte biologique 52

a.2. Production des sédirophores 56

a.3. Production des lectines 57

a.4.Production des antibiotiques 58

b. Effet direct sur la croissance 58

6.1.2.2. Effet sur le rendement des plantes 61

7. Conclusion générale 63

8. Références bibliographiques 66

Introduction

1. Introduction :

L'amélioration rapide des outils biotechnologiques pour étudier les microbiomes nous donne l'opportunité d'avoir une vision très précise de la diversité microbienne qui habite différentes niches, telles que les sols et les tissus végétaux. De nombreuses recherches se sont concentrées sur le microbiome de tissus végétaux spécifiques, tels que les racines et la zone étroite du sol qui les entoure, la rhizosphère (**Lebeis, 2014**). Les études, y compris diverses espèces végétales et sols, ont révélé que les microbiomes de base sont constitués d'espèces bactériennes adaptées pour coloniser la surface et l'intérieur de diverses racines de plantes. Un tel microbiome de base peut être transmis d'une génération à l'autre via les graines (**Shade et *al.*, 2017**), mais est principalement recruté du sol environnant dans les racines (**Bulgarelli et *al.*, 2012** ; **Edwards et *al.*, 2015 ; Beirinckx et *al.*, 2020**). Le fait que des espèces bactériennes spécifiques soient recrutées dans le sol par la plante ou transférées comme de véritables endophytes via les graines pourrait laisser entrevoir leur nature bénéfique envers leur hôte.

Paenibacillus est l'un de ces genres bactériens régulièrement identifiés dans les microbiomes du sol et enrichis au voisinage proche de la plante. Ici, nous nous concentrerons sur l'espèce *P. polymyxa* qui est surtout connue pour son potentiel de promotion de la croissance des plantes, ce qui en fait un agent de **lutte biologique** et de **biofertilisation** important et prometteur. Néanmoins, le caractère polyvalent de cette espèce bactérienne permet de l'étudier sous différents angles. Compte tenu du large éventail de composés et de traits qu'il utilise pour survivre et prospérer dans diverses niches écologiques, il s'agit également d'un organisme intéressant pour une gamme d'autres applications biotechnologiques. Nous donnerons un aperçu de ce que l'on sait de *P. polymyxa* et de son interaction avec les plantes et de ce qu'il reste à étudier plus en détail pour répondre à la question de savoir si cet organisme peut jouer un rôle de premier plan dans une agriculture plus durable.

Dans ce contexte, ce travail comprendra deux parties :

- **La première** théorique est concernée à une étude bibliographique sur les micro-organismes du sol en général, et la bactérie PGPR : *P. polymyxa*en paticulier.

- **La deuxième partie**, concernant les résultats et leurs discussions. En fin, une conclusion générale résumera les différents résultats obtenus sur l'effet de l'association PGPR-Plante.

Synthèse Bibliographique

2. Micro-organismes telluriques :

2.1 -Les bactéries saprophytes :

Les bactéries saprophytes sont des micro-organismes vivants, présent sur notre peau dès la naissance, dans notre corps, mais aussi dans l'environnement. Elles se nourrissent des déchets présents dans les intestins, dans la flore vaginale de la femme et sur la peau. C'est donc graçe à ces déchets que les bactéries saprophytes vont survivre, et sont normalement inoffensives pour l'homme, elles ne sont pas néfastes au contraire elles nous débarrassent des toxines et de tout ce qu'on élimine. Une bactérie saprophytes peut devenir pathogène, on dit alors qu'elle est saprophyte opportuniste.



Fig01 : *Serratia spp.***(*)**

2.2- Les mycorhizes :

Mycorhize : organe composite issue de la symbiose entre un champignon mycorhizien et les racines d'une plante hôte.

Les mycorhizes résultent d'une union durable basée sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Elles constituent des composantes essentielles dans la relation sol-plantes-microorganismes. En effet, certaines espèces végétales ne peuvent croître normalement sans s'associer à un partenaire fongique (**Janos, 1980 ; Gobat et *al.*, 2003)**. La diversité végétale est entre 220 000 et 420 000 espèces de plantes terrestres (**Scotland et *al.*, 2003).**D'après l'examen de plus de 10 000 espèces, en majorité des angiospermes, des structures mycorhiziennes ont été observées chez 86 % d'entre elles (**Brundrett, 2009 ; Tedersoo et *al.*, 2010**).

2.2.1. Les différents types de mycorhizes:

En se basant sur des critères morphologiques et anatomiques, Scannerini et ses collaborateurs (**1982**) ont classé les mycorhizes en trois grands groupes :

-Les ectomycorhizes ; -Les endomycorhizes ; -Les ectendomycorhizes.

2.2.1.1. Les ectomycorhizes:

Les champignons ectomycorhiziens sont les plus souvent des Basidiomycètes et des Ascomycètes et rarement des Zygomycètes (**Strullu, 1982**). Elles sont visibles à l'œil nu et se distinguent par leurs formes courtes et ramifiées très ramifiés dans le cas des Gymnospermes ou non ramifiés dans le cas des Angiospermes (**Bonneau et Souchier, 1994**).

Les ectomycorhizes se présentent comme une gaine mycélienne entourant une racine modifiées, cette gaine ou manteau atteint 40 micromètre d'épaisseur et constitue jusqu'à 40 % du poids de la radicelle de cette gaine, des filaments pénétrant entre les cellules du rhizodème et les premières assises corticales ou ils forment le réseau de hartig (**Gobat. et *al.*, 1998**), ce réseau représente le site d'échanges entre les champignons et les cellules corticales de la racine. A partir de ce manteau aussi, des filaments mycéliens progressent dans le sol pour former le réseau extra matriciel (**Strullu, 1991**), pour assurer la nutrition minérale à la plante hôte (**Duhoux et Nicole,2004**).

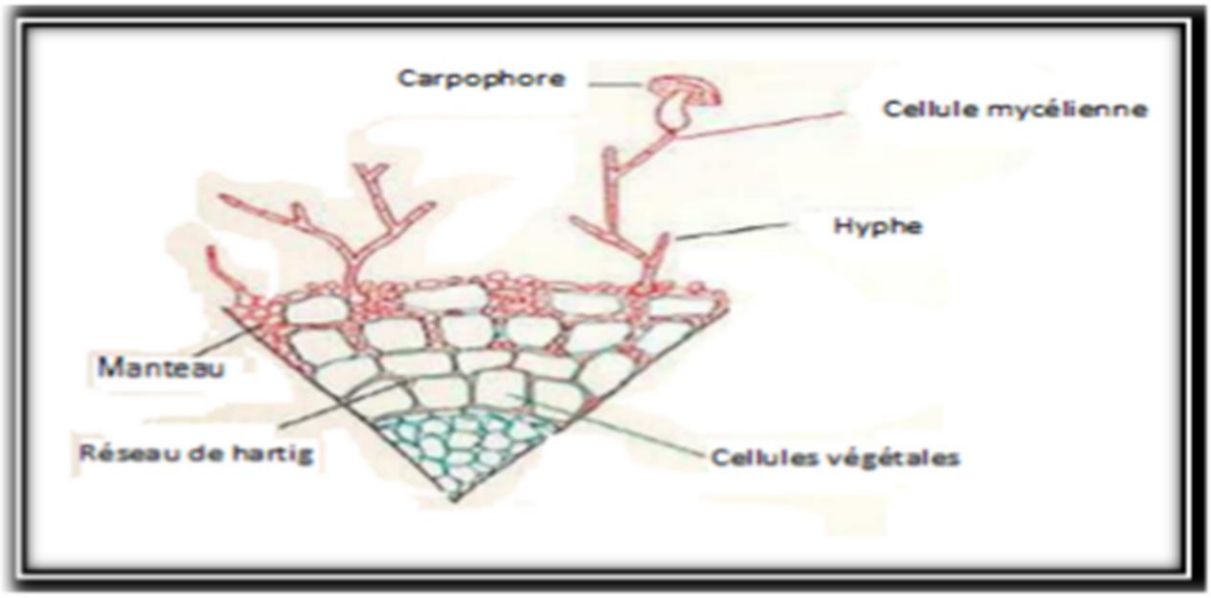


Fig 02: Aspect d'un ectomycorhize .

2.2.1.2. Les endomycorhizes:

A l'inverse des ectomycorhizes, les racines endomycorhizées ne présentent pas de modifications externes permettant de les reconnaitre facilement (**Allen et *al.*, 1980**). Le champignon endomycorhizien ne forme pas de manchon mycélien externe mais se développe intensément dans le complexe radiculaire puis pénètre toujours dans les cellules corticales d'où le nom d'endomycorhizes (**Girard et *al.*, 2005**). Dans ces derniers, le mycélium pourra émettre des « arbuscules » et des «vésicules », ce développement n'à lieu que dans les cellules périphériques du cortex dites hébergeantes mais n'atteint jamais l'endoderme, la progression est arrêtée au niveau profond des cellules du cortex dites cellules phagocytaires (**Launier et *al.* 1996**) (**fig 03**).

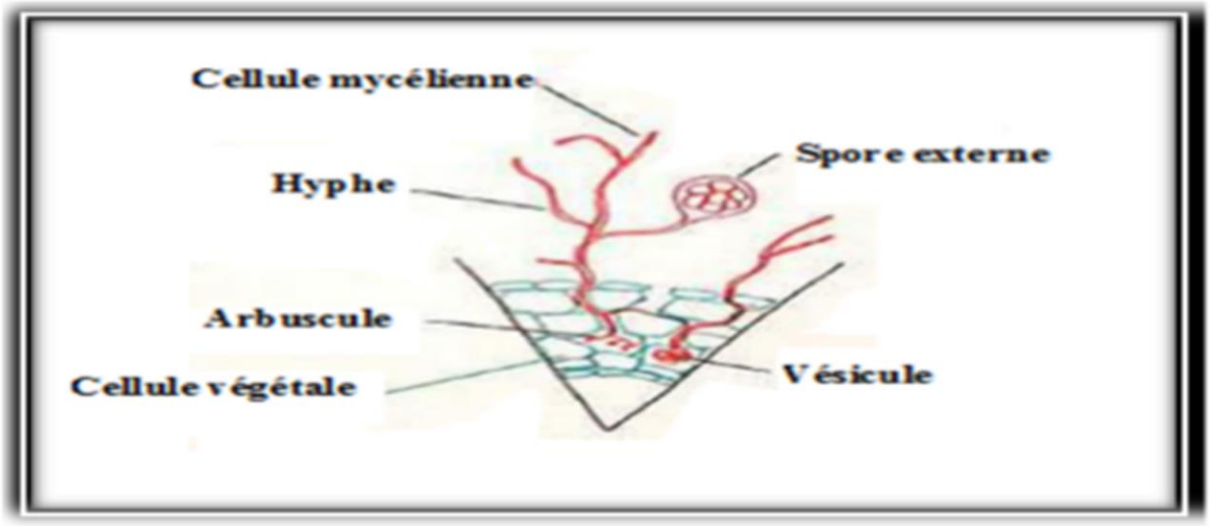


Fig 03: Aspect d'unendomycorhize.

Suivant les caractères des champignons, les endomycorhizes se subdivisent en plusieurs groupes :

a. Les endomycorhizes à vésicules et arbuscules :

Les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules intéressent de nombreuses plantes de grandes importances économiques, de nombreuses études ont été faite concernant le soja, le tréfle, la luzerne, le pois, les rosacées ainsi que les graminées tel que le blé, orge, mais, ray-grass, et la fétuque (**Strullu, 1992**).

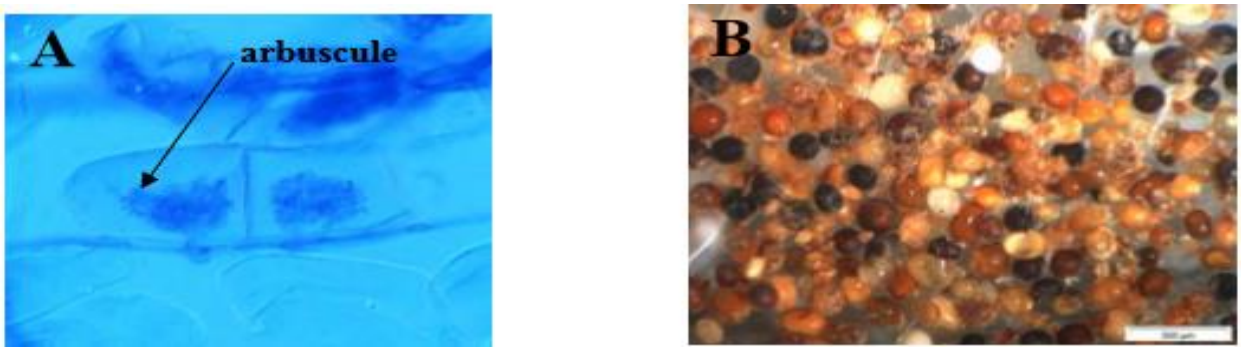


Fig 04: mycorhize à arbuscule **A**:arbuscules. **B**: spores.

Les champignons impliqués dans ce type de mycorhization sont des Zygomycètes, de l'ordre des Glomales (**Davet, 1996**). Une fois qu'il a pénétré dans la racine, le champignon différencie des filaments qui produisent des vésicules intra ou intercellulaire, dans les couches périphériques (**Duhoux et Nicole, 2004**).

Ces champignons comprennent un mycélium intercellulaire qui engendre :

- **Des vésicules intra et intercellulaires** : Les vésicules sont formées en général dans les couches superficielles de la racine (**Duhoux et Nicole, 2004**), sont des formations globuleuses de grande taille, multi nucléés, riche en lipides et en calcium (**Strullu, 1991**). Et elles ont des parois épaisses de formes variées caractéristiques de l'espèce fongique (**Duhoux et Nicole, 2004**), elles joueraient probablement un rôle dans le stockage des réserves et dans la propagation du champignon.
- **Des arbuscules intracellulaires** : Les arbuscules sont des structures fongiques très ramifiés qui résultent de dichotomies répétées, la croissance intracellulaire de l'arbuscule est généralement importante alors que les cellules de la plante-hôte apparaissent hypertrophiées (**Duhoux et Nicole, 2004**).

Ils ont le rôle d'assurer les échanges nutritifs entre les cellules végétales et le champignon (**Gobat et *al.*, 1998**).

2.2.2.Classification classique des champignons endomycorhiziens:

En **1974, Gerdman et Trappe** ont résumé la diversité de ces champignons endomycorhiziens en évoquant une première classification basée essentiellement sur la similitude des phénotypes de leurs spores. Ainsi, 5 genres ont été définis : Endogone, Glomus, Sclerosystis, Acaulospora et Gigaspora. Après révision de la

famille des Endogonacées par les mêmes auteurs, 44 espèces au sein de 7 genres ont été caractérisées dont beaucoup de taxons ont été redéfinis, 2 genres (Acaulospora, Gigaspora) et 12 nouvelles espèces ont été décrites. En 1987, Schenck et Perezcomptaient plus de 150 espèces décrites. **Morton et Benny (1990)** ont ensuite subdivisé l'ordre des Glomales en deux sous-ordres :

Les Glomineae et **les Gigasporineae**. Ces derniers comportent trois familles et six genres séparés selon des critères morphologiques tels que :

• La présence des vésicules attribuée au sous-ordre des Glomineae ;

• la formation des sporocarpes séparant les Glomaceae des Gigasporaceae et des Acaulosporaceae ;

• la forme d'hyphe d'attachement, allongé chez les Glomaceae, conique et non persistant après maturation chez les Acaulosporaceae et conique mais plus arrondis chez les Gigasporaceae.

2.2.3. Taxonomie actuelle:

Les concepts utilisés dans la systématique des champignons endomycorhiziens arbusculaie sont basés essentiellement sur la morphologie de la spore (**Rosendahl et *al.*, 1994 ; Morton et Benny, 1990**), mais cette identification reste très difficile puisqu'elle permet d'obtenir peu des données sur la diversité de ces champignons (**Giovanetti et Gianinazzi Pearson, 1994**). Actuellement, et grâce à l'outil de biologie moléculaire, toute la classification des CMA a été revue. Ces champignons sont maintenant classés dans le phylum des Glomeromycota (**Schüssler et *al.* 2001**) avec quatre ordres, dix familles et approximativement 200 espèces décrites (**Raab et Redecker, 2006**) (**fig 05**).

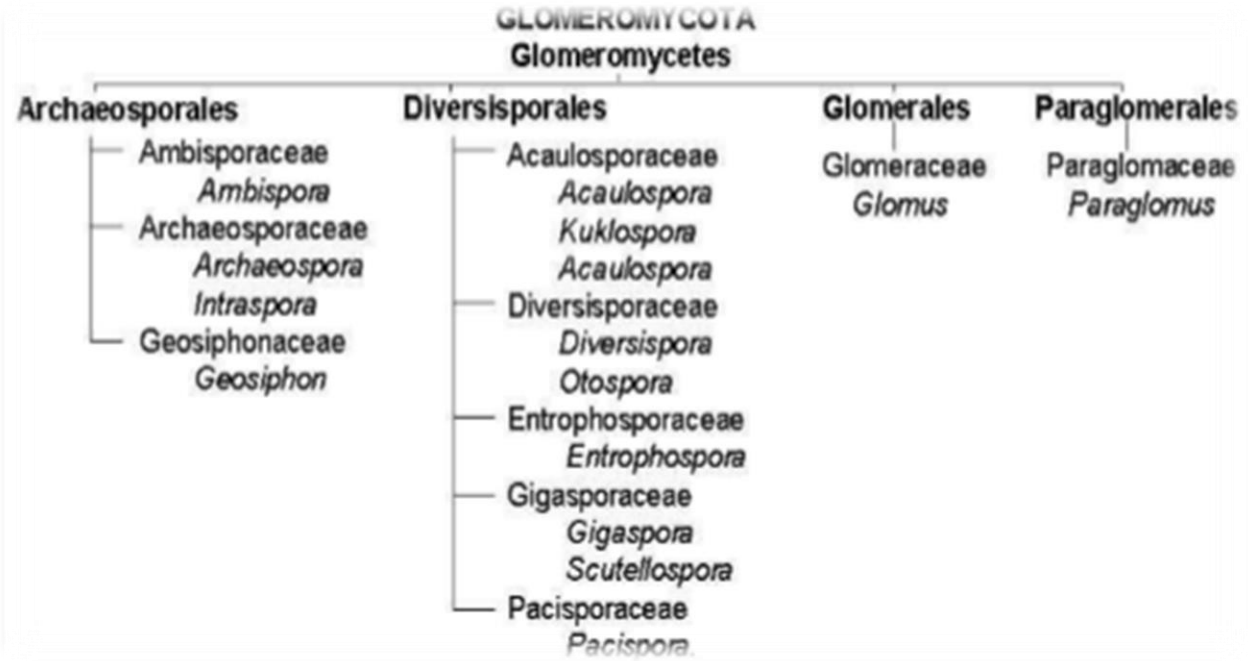


Fig 05: Classification des CMA selon **Schüßler et *al.* (2001)**.

2.2.4. Structure des mycorhizes arbusculaires :

En général, dans un mycorhize actif, il existe :

❖**Une partie extraracinaire** qui inclut le mycélium externe du champignon développé dans le sol, les spores et dans quelques cas, les cellules auxiliaires ;

❖**Une partie intraracinaire** qui inclut les hyphes intracellulaires (mycorhizes Paristype) et fréquemment intercellulaires (Arum-type);

❖**Des arbuscules** qui se forment par division dichotomique répétée des hyphes et occasionnellement des vésicules. Ces structures sont entourées d'une membrane plasmique péri-arbusculaire séparant le champignon du cytoplasme végétal et assurant les échanges entre le champignon et la plante grâce à des transporteurs spécifiques **(Paszkowski,2006 ; Bonfante et Genre, 2010).**

Il est important de signaler que la colonisation racinaire par les champignons formant les MA ne produit pas de modifications morphologiques de la racine appréciables à l'œil nu et par simple observation macroscopique. Le champignon colonise seulement l'épiderme et le parenchyme cortical des racines, sans pour autant

atteindre le cylindre central ni les zones méristématiques **(Fig 06)** (**Bonfante-Fasolo, 1984**).

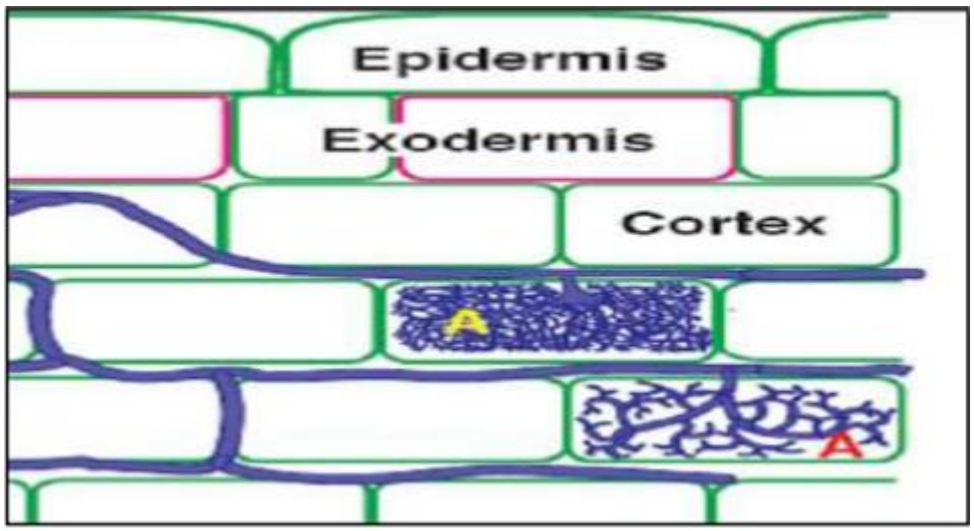


Fig 06: Structure d'une endomycorhize à arbuscule.

2.2.5. Processus d'infection par les champignons mycorhiziens à arbuscules:

L'établissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules peut être initiée par le contact entre une racine compatible avec plusieurs propagules germinatives (spores, fragments racinaires mycorhizés, hyphes présents dans le sol ou même des vésicules isolées) (**Declerck et *al.*,1998 ; Fortin et *al.*, 2002**).

La figure 7, représente les différents stades du cycle de vie du genre Glomus décrits comme suit :

Stade 1 : Germination des spores et émergence d'un mycélium primaire ou pro mycélium.

Stade 2 : Contact racinaire et développement d'un hyphopode.

Stade 3: Pénétration du CMA dans la racine et mise en place de la forme intraracinaire du champignon. Le mycélium pénètre à l'intérieur du système racinaire, se renfle en vésicules et forme des arbuscules.

Stade 4: Le mycorhize ainsi formée produit un réseau extra-racinaire à partir du quel sont différenciées de nouvelles spores.

Stade 5 : Après leur maturation, ces spores seront à l'origine du pro mycélium de départ (stade 1).

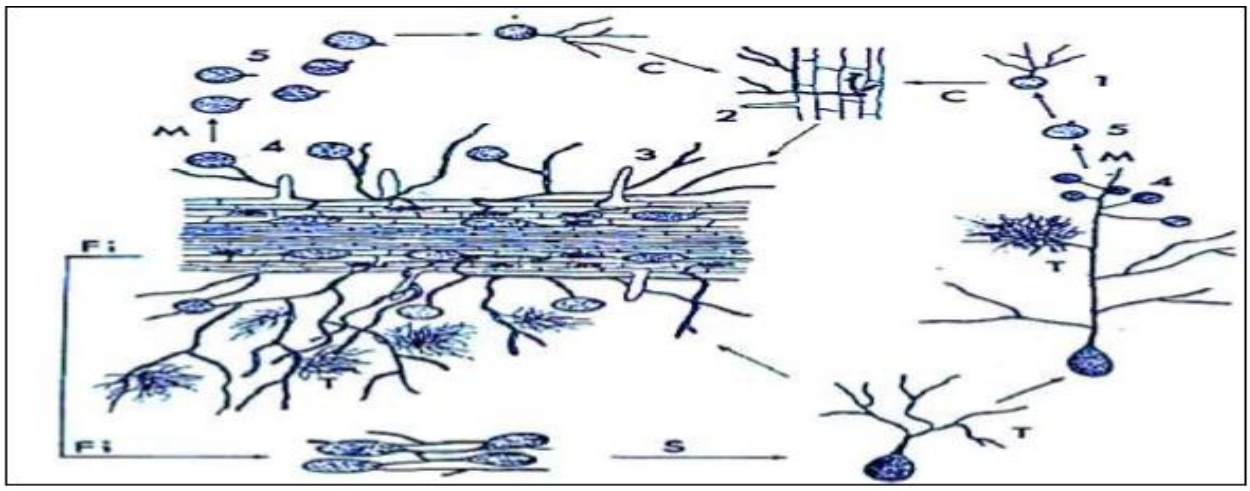


Fig 07 : Cycle de développement du genre *Glomus* (**Strullu et *al.*, 1997**).

1 : Germination des spores ; **2** : Colonisation des cellules corticales de la racine ; **3** : Formation des arbuscules et des vésicules ; **4** : Infection des racines néoformées ; **5** : Développement des spores. **C** : Contact racinaire **Fi**: Forme intra racinaire **M** : Maturation sporale ; S: Phase saprophytique.

2.2.6. Établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire:

La formation d'un mycorhize arbusculaire s'installe grâce à la succession des interactions entre le champignon du sol et la plante-hôte. Ceci est dû à l'établissement d'un "dialogue" moléculaire continu entre les deux symbiotes (Vierheilig et Piché, 2002). Ces interactions conduisent à une intégration morphologique et fonctionnelle des deux symbiotes (**Gianinazzi-Pearson et *al.*, 1996**).

La colonisation des racines par ces champignons suit une série de trois phases (**Fig 05**):

2.2.6.1. Phase asymbiotique:

Pendant cette phase il y a germination de la spore et ramification de l'hyphe germinative; dans des conditions favorables, les spores peuvent germer spontanément et produire un hyphe germinatif et quelques ramifications primaires sans stimulus exogène (**Requena et *al.*, 2007**).

2.2.6.2. Phase pré-symbiotique:

Il s'agit là du dialogue entre une plante et un champignon mycorhizien. Avant le premier contact physique, les deux partenaires de la symbiose émettent des signaux dans le sol qui leur permet d'être informés de leur présence respective (**Bonfanteet Genre, 2010**).

a. Signaux émis par les végétaux:

Les plantes produisent des exsudats racinaires capables de stimuler la germination, d'induire une ramification des hyphes et de modifier l'activité métabolique du CMA (**Giovannetti et *al.*, 1998; Buée et *al.*, 2000; Nagahashi et Douds, 2000**). Dénommées« branching factors », ces molécules ont été identifiées comme étant des strigolactones qui provoquent chez le champignon l'oxydation des acides gras et la production d'ATP. Ces réponses sont dépendantes d'une NADH déshydrogénase et d'une oxydase alternative dans la chaîne respiratoire (**Besserer et *al.*, 2008**). Aussi, différents flavonoïdes ou polyamines ont montré un effet sur la germination des spores ou la ramification des hyphes. Toute fois, leurs effets sur l'établissement de la symbiose sont contrastés, montrant des effets positifs dans certains cas et des effets négatifs dans d'autres cas (**Steinkellner et *al.*, 2007; Scervino et *al.*,2007; Hassan et Mathesius, 2012; Cheng et *al.*, 2012**).

b. Signaux émis par le CMA:

De même que pour les signaux« Nodfactors» émis par les Rhizobiums, les CMA produisent des molécules diffuses qui leur permettent d'être reconnus par les plantes. Ces molécules appelées « **Myc factors** » induisent l'activation de gènes chez la plante hôte relatifs à l'établissement de la symbiose (**Paszkowski, 2006; Bonfante et Requena, 2011**).

Parmi les molécules sécrétées par le champignon, les Myc-LCO (LCO: lipo chito oligosaccharides) ont été récemment décrites comme jouant un rôle dans la préparation de la plante à la colonisation mycorhizienne arbusculaire. Ces composés favorisent la mycorhization des plantes lorsqu'ils sont ajoutés de manière exogène, et induisent également la formation des racines latérales. Une fois ces premiers signaux échangés, les deux partenaires mettent en place une régulation génique propre à l'établissement de la symbiose (**Maillet et *al.*, 2011**).

2.2.6.3. Phase symbiotique:

Il s'agit de la colonisation des racines de l'hôte ;le champignon forme une structure renflée au contact de l'épiderme appelée hyphopode. Les cellules végétales réorganisent leur cytosquelette et forment un système membranaire de pré-pénétration (PPA)« pre penetration apparatus », qui va permettre au champignon d'entrer dans la racine et d'atteindre la zone corticale de la racine pour y développer des structures hyper-ramifiées appelées arbuscules (**Fig 08**) (**Genre et *al.*, 2005, 2008**). De manière concomitante au développement dans la racine, le champignon va se développer dans le sol, le mycélium extra-racinaire s'organise en un réseau très dense d'hyphes, qui peut former jusqu'à plusieurs mètres d'hyphes par cm^3 de sol (**Miller et *al.*, 1995**).Ces structures vont puiser eau et sels minéraux puis les transporter vers la racine. C'est aussi à ce moment-là que le champignon va former de nouvellesspores, structures de reproduction et de dissémination des CMA, complétant ainsi son cycle de vie.

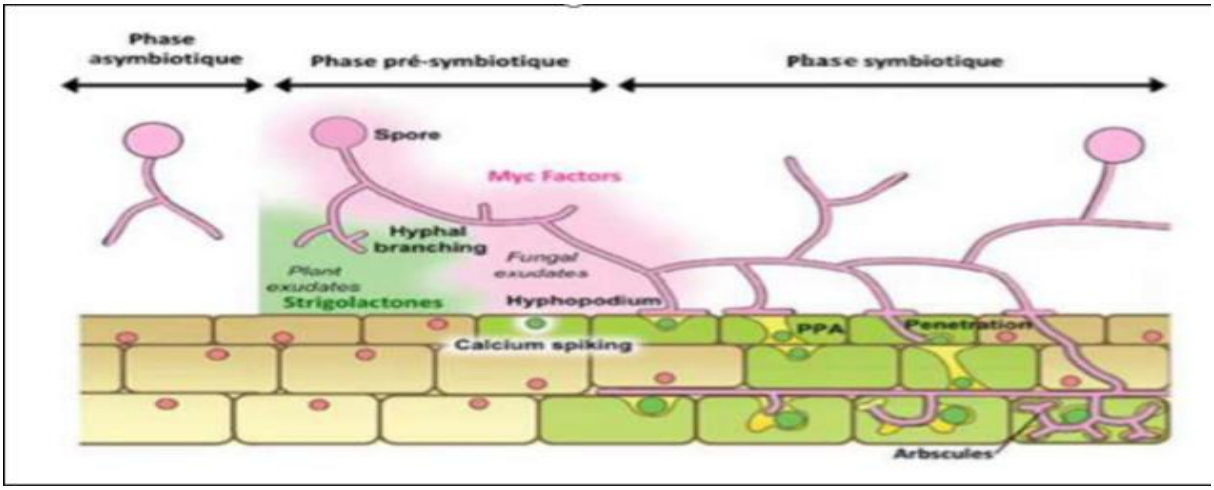


Fig 08: Les différentes phases d'établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire adapté d'après **Bonfante (2010).**

2.3. Les champignons

Champignons = Fungi = mycètes (mukes = champignon), Les champignons représentent l'un des plus importants groupes d'organismes sur terre et jouent un rôle clé dans un grand nombre d'écosystèmes **(Mueller et Schmit, 2007)**. Des organismes eucaryotes unicellulaire ou pluricellulaire à mode de reproduction sexuée ou asexuée. Leur mode de nutrition de type osmotrophe se fait par absorption en

libérant dans un premier temps des enzymes hydrolytiques dans le milieu extérieur (digestion des aliments à l'extérieur de la cellule, c'est- à-dire que les nutriments pénètrent sous forme soluble). Ces organismes sont dépourvus de chlorophylle et sont tous hétérotrophes (**Carlile et Watkinson, 1994 ; Redecker, 2002).** Ils ne peuvent pas faire de photosynthèse, Ces organismes sont très importants et vivent en relation avec d'autres organismes, selon plusieurs manières.

- **Saprophytes** : ils prélèvent leurs nutriments à partir de matières organiques en décomposition. Ils sont très importants en tant que décomposeurs et recycleurs de matières mortes.

Les champignons saprophytes, bien qu'ils ne représentent qu'une mince fraction de la biomasse du sol, sont les premiers dégradeurs de la matière organique avec les bactéries. En se nourrissant de matière végétale et animale en décomposition, ils participent à l'équilibre biologique des sols où **ilstransforment la matière organique en matière minérale**, renouvelant ainsi l'humus.

Ces champignons jouent donc **un rôle essentiel de décomposeurs**, mais ils sont également une source importante d'alimentation pour certains autres organismes du sol et peuvent être associés à d'autres fonctions biologiques, notamment en s'associant au système racinaire des plantes (mycorhizes, voir section suivante : symbiose).

Les vastes réseaux formés par leurs hyphes jouent également **un rôle fondamental dans le maintien de la microstructure des sols** et notamment dans la stabilité des agrégats, la circulation et la mise à disposition de nombreux éléments minéraux ou organiques (hormones, antibiotiques etc...).

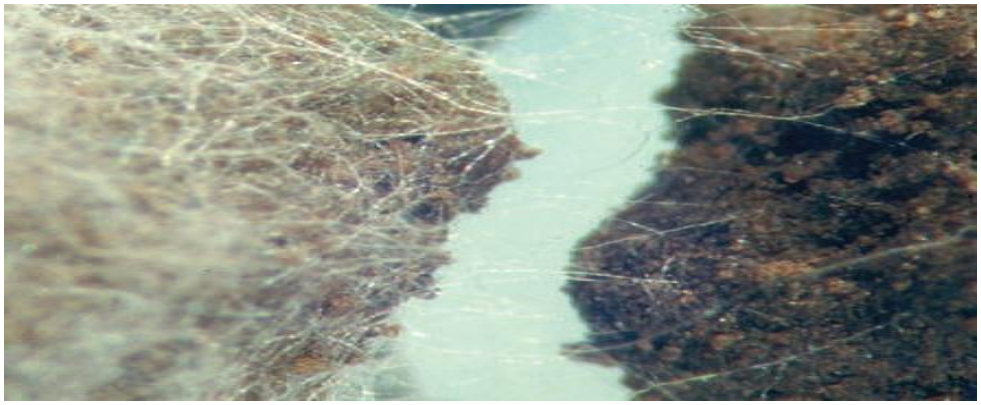


Fig 09 : Hyphes fongiques reliant deux agrégats de sol séparés par un espace représentant la porosité du sol - K. Ritz ; European atlas of soil biodiversity.

- **Parasites** : leurs nutriments proviennent de la matière vivante trouve sous forme de mycoses chez les animaux ou, représentent des maladies fongiques chez les végétaux (phytopathogène) par la fabrication de mycotoxines ;
- **Symbiotes :** ces mycètes obtiennent leurs nutriments grâce à un autre organisme, leur procurant en retour certains bénéfices. Ce type d'association est essentiel pour les végétaux, 90% des plantes seraient en symbiose avec ces champignons. D'autres mycètes vivent en relation avec une algue. Ils ne peuvent survivre l'un sans l'autre. Ce sont les **lichens.**

2.4. Les protozoaires :

Etres vivants microscopiques unicellulaires, eucaryotes, hétérotrophes inclus dans le règne de protistes. Ils sont très sensibles à la teneur en oxygène, aux variations de pH, de tension superficielle, à la dessiccation et aux agents chimiques détergents. Certains (amibes, flagellé intestinaux) peuvent s'immobiliser, épaissir leur paroi pour se transformer en kyste de résistances dans le milieu extérieur (**Moulinier, 2002**).

2.4.1. Morphologie :

La cellule unique des protozoaires est plus complexe que la cellule animale : pour une taille moyenne de 1 à 600 micromètres (0,6 mm), elle doit à elle seule assumer toutes les fonctions qu'assure un organisme pluricellulaire. Elle possède donc des structures spécialisées (appelées les "organelles") qui remplissent des fonctions similaires aux organes et aux tissus présents chez les pluricellulaires.

La classification des protozoaires à l'intérieur du règne est complexe et sujette à discussion, on distingue notamment, sur la base du type de locomotion et d'organelles, 3 types de protozoaires libres présents dans le sol.

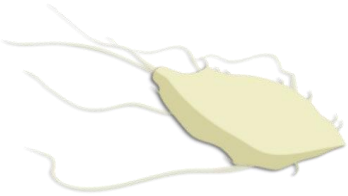
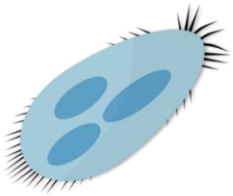
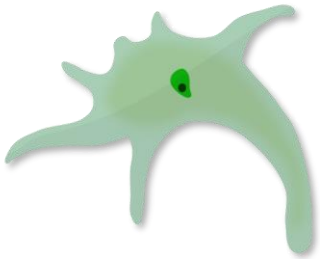
2.4.2.Classification :

Dans les classifications les plus récentes, **les protozoaires forment un règne** (au même titre que les animaux, les plantes ou les champignons par exemple). On a décrit 20 000 espèces fossiles et 18 000 espèces vivantes mais on estime les espèces existantes à plus de 60 000. Comme les animaux, **ils sont mobiles et se nourrissent d'autres organismes** (ils sont hétérotrophes). Par contre, à l'inverse des animaux, **ils ne sont composés que d'une seule cellule à noyau** (ils sont eucaryotes)

On distingue 4 groupes :

- **Rhizopodes ou amibes** : mobilité assurée par des pseudopodes cytoplasmiques comme *Entamoeba histolytica*.
- **Flagellés** : mobilité assurée par une ciliature périphérique comme *Trichomonas vaginalis*
- **Ciliés :** mobilité assurée par une ciliature périphérique comme *Balantidium coli*
- **Sporozoaires** : immobiles, et de ce fait, occupent chez l'hôte une citation obligatoirement intracellulaire Exemple : *Plasmodium falciparum* (**Moulinier, 2002**).

Tableau I : Morphologie des différents groupes des protozoaires.

Groupe de protozoaire	Morphologie
Les flagellés	
Les ciliés	
Les amibes	

2.4.3. Localisations :

Ils vivent exclusivement dans l'eau, **dans les sols humides** (formes libres) ou à l'intérieur d'un autre organisme (formes parasites). Lorsque les conditions sont défavorables, ils possèdent la capacité à s'enkyster, c'est-à-dire à prendre une forme de stase résistante : ils sont capables de se réactiver ultérieurement lorsque les conditions redeviennent favorables.

2.5. Les virus :

Les virus sont des micro-organismes qui peuvent déclencher des maladies virales plus ou moins graves et toujours contagieuses. Ils peuvent se transmettre très rapidement, donner lieu à une épidémie.

C'est au 19éme siècle que les virus sont découverts, grâce aux travaux d'Adolf Mayer sur la mosaïque du tabac. Seules les bactéries étaient alors connues, mais l'agent infectieux responsable de cette maladie était bien plus petit qu'une bactérie car non retenu par le filtre de Chamberland. Le virus de la mosaïque du tabac (VMT) a finalement été identifié en 1935 par Wendell Stanley. "*Les* **virus** *sont des* **structures biologiques,** *ce qui signifie qu'ils* **appartiennent au monde du vivant ou biosphère". Un virus est environ dix fois plus petit qu'une bactérie et cent fois plus petit qu'une cellule :** son diamètre moyen est d'un dix-millième de millimètre. Sa structure est aussi beaucoup plus simple : "*II est formé d'un acide nucléique portant l'information génétique du virus ".*

2.5.1. Structure de virus :

a.Une capside: Coque protéique entourant le génome, structure polymérisée à base de sous unités protéiques capsomère (du grec : capsa= boîte)

Rôle :Protection du génome, porte les structures antigéniques et le site d'attachement au récepteur cellulaire (virus nu).

Au microscope électronique on distingue trois types de capsides virales:

a.1.Capside à symétrie cubique : « capside icosaédrique » Un polyèdre constitué de 20 faces triangulaires, 12 sommets et 30 arrêtes. Exp: **adenovirus.**

a.2.Capside à symétrie hélicoïdale : Le génome est enroulé en spirale, les unités de structure sont disposées en hélice autour du génome. Ex : **Orthomyxoviridae- Paramyxoviridae.**

a.3. Capside à symétrie complexe:Poxvirus Bacteriophage.

b.Une enveloppe : (peplos) de nature lipido-glucido-protéique, présente chez certains virus seulement, l'enveloppe est acquise à la fin du cycle de multiplication par bourgeonnement de la nucléocapside à travers l'une des membranes de la cellule hôte. (cytoplasmique,nucléaire, Golgienne) et porte les glycoproteines virales.

Les virus enveloppés sont plus fragiles que les virus nus, et donc résistent mal dans le milieu extérieur et le tube digestif.

c.Le génome : Un seul type d'acide nucléique « ADN ou ARN » à simple brin ou double brin, la forme du génome peut être « linéaires, circulaires ou segmentés », la taille du génome varie selon le virus.

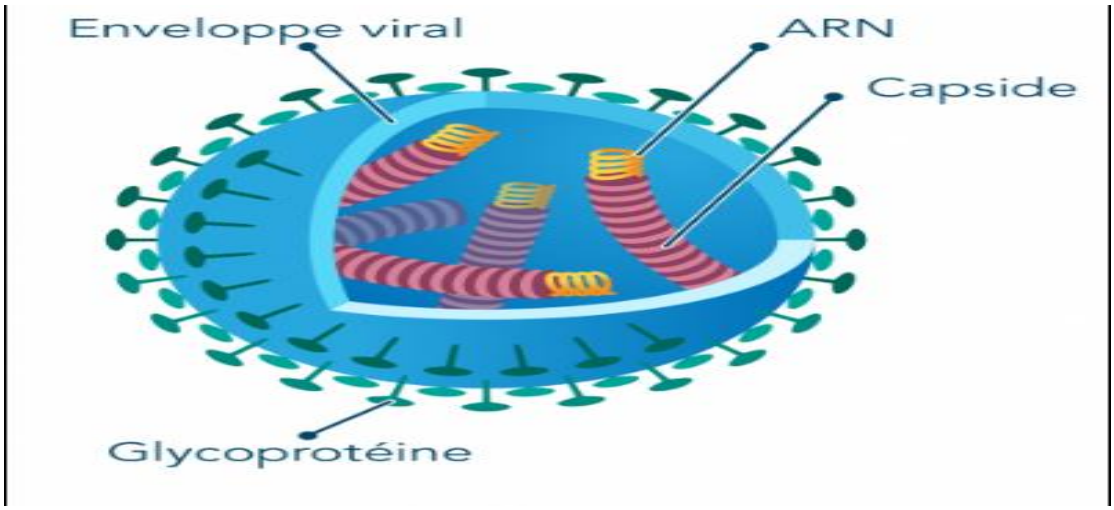


Fig10 :la structure générale d'un virus.(***)

3.Interaction : sol - plantes –microorganismes :

3.1-Définition de la rhizosphère :

Le mot rhizosphère a été introduit en **1904** par Lorenz Hiltner **(Anton et *al.*, 2008)**, bactériologiste spécialiste de microbiologie du sol et professeur d'agronomie au collège Technique de Munich.**(Lombi *et al.*, 2001**).

La rhizosphère est la zone de sol qui est sous l'influence des exsudats racinaires. Dans cette zone se trouve un groupe particulier de bactéries, les rhizobactéries. (**Suslow 1982; Weller 1988**) ; et aussi considérée comme le plus grand écosystème terrestre

est la partie du sol proche des racines des plantes , s'étendant de la surface des racines à l'intérieur du sol sur 1 à 3 mm (**Marquez, 2021**).

3.2. Différentes parties de la rhizosphère :

La communauté scientifique distingue 3 parties différentes qui forment la rhizosphère :

- **a- L'écto-rhizosphère:**l'exo-rhizosphère , le sol rhizosphérique ou la rhizosphère externe est la partie du sol qui est en contact étroit avec la surface des racines des plantes (**Marquez, 2021)**.
- **b- le rhizome:** est constitué de la surface des racines et des micro-organismes qui s'y trouvent (**Marquez, 2021**).

c-L'endorhizosphère : ou rhizosphère interne comprend l'écorce racinaire (tissu situé entre l'endoderme et l'épiderme) envahi par les micro-organismes (**Marquez;2021).**

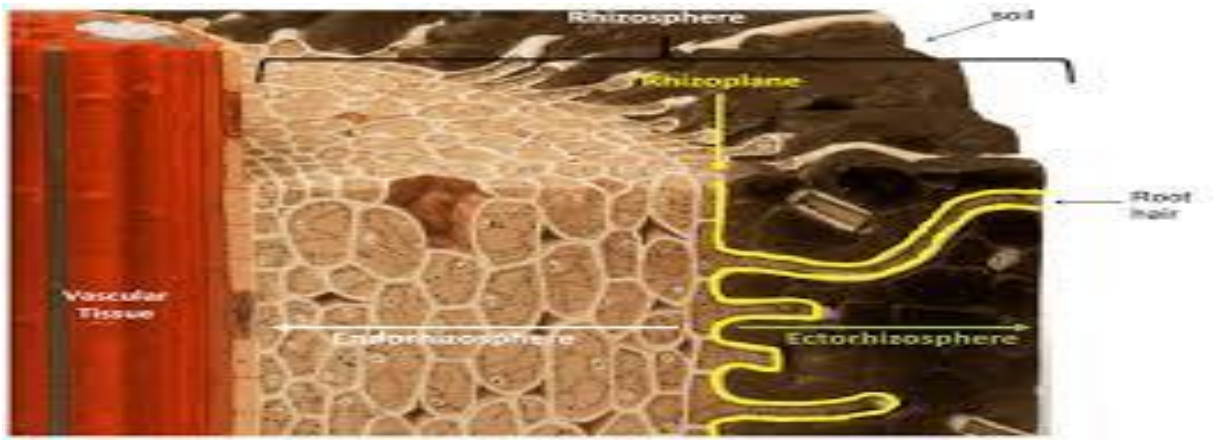


Fig 11: Différentes parties de la rhizosphère (**Lynch et Whipps ., 1990).**

3.3-La rhizodéposition:

La rhizodéposition, terme inventé par le pédologue **Shamoot en 1968(Shamoot.S.,1968)**, est la mort de cellules (notamment celles de la coiffe), la fuite de molécules et surtout la sécrétion de composés organiques (cellules détachées de la racine, lysats, mucilages, exsudats, composés désignés sous le terme générique de rhizodépôts) directement dans le sol par les racines des plantes vivantes. Ces composés sont riches en carbone, et sont donc une source d'énergie essentielle pour

les micro-organismes de la rhizosphère. Cette mince couche du sol qui colle aux racines contient en particulier des bactéries, protozoaires, nématodes, champignons**(Les Flux D'énergie De La Plante Vers Le Sol ,2018).**

Des cellules détachées on dit aussi exfoliées issues de la coiffe sorte de la capuchon protecteur présent à la pointe de la racine**(Felgentreu.C., 2014).**

Au autre terme ; ce sont l'ensemble des composés carbonés libérés par les racines dans le sol est désigné par le terme rhizodépots **(Bazot, 2005).** Ces composés ont une nature très diverse et ils résultent des processus différents. Voici les principaux composés libérés par les racines regroupés selon leur nature **(Rovira et *al*., 1979).**

a-Les exsudats :

Tout comme les mucilages ils sont le fruit de la photosynthèse mais ce sont des molécules plus petites solubles comme des sucres simples des acides aminées des acides organiques des enzymes des phénols ou encore des vitamines de parleur nature simples ils sont les rhizodépots les plus rapidement assimilés par les micro-organismes de la rhizosphère **(Felgentreu.C., 2014).** Et elles sont des composés hydrosolubles de faibles poids moléculaire, libérés passivement par les racines vers la solution du sol selon un gradient de concentration. Représentés principalement par des sucres (glucose, fructose, maltose…) des acides aminés, carboxyliques et phénoliques et en moins grande proportion par des vitamines, des régulateurs de croissance, des enzymes et des nucléotides **(Bazot, 2005).**

b-Les sécrétions :

Composés de poids moléculaire variable, libérés par transport actif **(Rovira,1969).** Concerne des composés de haute masse moléculaire (enzymes ou acides organiques) libérés suite aux processus métaboliques (**Tubeileh, 2000**).

c-Le mucilage:

Contrairement au autre rhizodépots, ils peuvent être visible à l'œil nu c'est un gel sécrété par les racines coronaires, les mucilages sont composés majoritairement de sucres complexes (polysaccharides) et plus modestement des protéines ils ont issus essentiellement de la photosynthèse et sécrétés au niveau de la coiffe mais aussi plus en arrière par les poils absorbants (**Felgentreu.C., 2014**). Composés de poids

moléculaire élevé Libérés principalement au niveau des apex voire même des poils absorbants. Représentés par des sucres polymérisés et des protéines **(Rovira,1969)**.

d-Le mucigel: Mélange complexe de mucilage, de débris racinaires, bactériens et de particules minérales **(Rovira,1969).**

e- Les lysats : l'autolyse des cellules d'épiderme (**Tubeileh, 2000**). Donc ce sont des contenus des tissus racinaires et des cellules morts ainsi que des parties plus importantes des racines comme les poils absorbants cassés voire des racines entières . c'est aussi une autre ressource carbonée libérée dans le sol (**Felgentreu.C., 2014**)

f-Les gaz:composés volatils de faible masse moléculaire (éthylène, Co_2).(**Tubeileh, 2000**).

3.4 –Localisation:

La libération de composés par la racine n'est ni qualitativement, ni quantitativement homogène le long de la racine et varie d'une espèce à l'autre. Dans le cas des arbres et des graminées, les sites majeurs de libération se situent au niveau des apex et des zones d'élongation racinaire (**Whipps et Lynch, 1985 ; Curl et Truelove, 1986**). Selon la zone de la racine, la nature de la rhizodéposition varie (**Rovira et *al.*, 1979 ; Lynch et Whipps, 1990 ; Grayston et *al.*, 1996)**. Il apparaît que la libération de glucides a lieu tout au long de la racine (**Jones et Darrah, 1994**), alors que la libération d'acides aminés et d'acides organiques a lieu préférentiellement dans les zones apicales (**Hoffland, 1992 ; Jones et Darrah, 1994**). De même, les photosynthétats récemment assimilés sont majoritairement alloués vers les jeunes racines (**Matthew et Kemball, 1997**). Néanmoins, la contribution de ce carbone plus ancien à la rhizodéposition n'est pas encore quantifiée (**Bazot, 2005**).

3.5. Interaction :sol - plantes –microorganismes :

Le sol est la couche superficielle meuble de la lithosphère terrestre, présentant une épaisseur variable de quelques centimètres à plusieurs mètres. Il est constitué par un mélange de matériaux minéraux et organiques, qui sert de support et milieu naturel pour la croissance des plantes**(http://learn.univsba.dz).**

Le sol renferme une quantité gigantesque de micro-organismes de l'ordre d'un milliard par gramme de sol ces micro-organismes interagissent entre eux et avec le système racinaire des plantes exercent les effets : délétères, parasitisme, neutre, commensalisme ou bénéfique mutualisme (**Lemanceau et Briart., 2015**). Les micro-organismes sont essentiels dans les fonctions du sol. Ils sont nécessaires pour la minéralisation de la matière organique et contribuent à une meilleure structure du sol ; ils participent à la dégradation de polluants organiques et à un meilleure état sanitaire dans les sols (**Atlas français des bactéries du sol chez biotope édition, 2018)**.

4.La rhizobactérie *P. Polymyxa :*

4.1-Création du genre :

En 1993, Ash et *al.* proposent de reclasser les 10 espèces du groupe III (*Bacillus alvei, Bacillus amylolyticus, Bacillus azotofixans, Bacillus gordonae, Bacillus olarvae, Bacillusmacerans, Bacillus macquariensis, Bacillus pabuli, Bacillus polymyxa et Bacillus pulvifaciens*) ainsi que *Bacillus validus* dans le nouveau genre *Paenibacillus*.(**Ash et *al.* 1993**).

Paenibacillus a été classé à l'origine sous le genre *Bacillus* jusqu'à ce qu'il devienne son propre genre. Cette distinction a été faite à l'aide d'une analyse comparative de la séquence génique de l'ARNr 16S qui a montré une distance phylogénétique. Paenibacillus (paene + Bacillus) signifie presque Bacillus en latin. (**Ash et *al.* 1993**).

4.2. Evolution récente du genre:

Les espèces de *Paenibacillus* étaient à l'origine incluses dans le genre *Bacillus,* qui était historiquement défini sur la base de caractéristiques morphologiques en commun avec l'espèce type *Bacillus subtilis*, isolée en 1872. Toute bactérie était classée comme *Bacillus* si elle était en forme de bâtonnet, aérobie ou anaérobie facultative, et pourrait former des endospores lui permettant de rester dormant dans des conditions inhospitalières. Cependant, ces caractéristiques sont en réalité très anciennes et ne conviennent pas pour regrouper les espèces en un seul genre **(Zeigler DR ,2013).** Une étude de 1988 utilisant une taxonomie numérique basée sur 188 caractères unitaires a suggéré un cadre pour diviser *Bacillus* en plusieurs genres **(Priest *et al.*,1988).** Une représentation plus précise des relations

phylogénétiques entre ces bactéries a été obtenue en 1991, lorsque les séquences du gène de l'ARNr 16S ont été déterminées pour les souches standard de 51 espèces alors définies comme *Bacillus*(**Priest *et al.*,1988, Ash et al.,1991)** Les analyses phylogénétiques ont montré que ces séquences se séparaient en au moins cinq groupes distincts, dont l'un a été réaffecté au nouveau genre Paenibacillus en 1993 **(Ash et priest, 1993)** et comprend l'espèce type *Paenibacillus polymyxa***(Truper HG ,2005) .**Le nom *Paenibacillus* est dérivé de l'adverbe latin paene, signifiant presque ; presque un bacille**.(Ash *et al.*,1993).**

Paenibacillus polymyxa est connu sous plusieurs noms depuis sa découverte en 1880. D'abord, il a été désigné *Clostridium polymyxa*, qui a été changé en *Bacillus polymyxa* en 1889 en raison de ses cellules en forme de bâtonnet (**Padda et *al.*, 2017a**).

En 1993, une analyse comparative des séquences d'ARNr 16S du genre *Bacillus* a conduit à une reclassification d'un nouveau genre, *Paenibacillus*. Sa parenté étroite avec le genre *Bacillus* se reflète dans son nom, contraction de ce dernier et de l'adverbe latin paene, qui signifie presque (**Ash et *al.*, 1993**). Le genre *Paenibacillus* comprend 165 espèces, dont *P. polymyxa* est l'espèce type (**Commission judiciaire du Comité international de systématique des procaryotes, 2005***). P. polymyxa* est une bactérie à Gram positif, facultativement anaérobie, neutrophile, sporulante, en forme de bâtonnet avec des flagelles péritriches (**Ash et *al.*, 1993**). Il réside principalement dans le sol, la rhizosphère et les tissus végétaux, mais il a également été isolé des sédiments marins et des aliments fermentés (**Lal et Tabacchioni, 2009 ; Padda et *al.*, 2017a**). Au National Center for Biotechnology Information (NCBI), 57 assemblages annotés du génome entier de souches de *P. polymyxa* sont déposés avec une longueur totale médiane du génome de 5,8 Mb, un nombre médian de protéines de 4909 et une teneur médiane en GC de 45,5 %.

Récemment, le pan-génome de 14 souches de *P. polymyxa* a été analysé et identifié 9345 gènes dont 3063 étaient partagés entre toutes les souches étudiées, 3194 gènes appartenaient au génome accessoire et une moyenne de 220 gènes étaient uniques par souche (**Zhou et *al* ., 2020**). L'une des cinq catégories fonctionnelles les plus abondantes dans le génome unique de ces 14 souches était la «biosynthèse du métabolisme secondaire, le transport et le catabolisme». Neuf clusters de métabolites

secondaires ont été identifiés dans les génomes (cluster non-ribosomal peptide synthetase [NRPS], Type I Polyketide synthase [T1PKS], bactériocine, betalactone, lanthipeptide, lassopeptide, phosphonate, siderophore et trans-acetyltransferase [AT]-PKS), dont le cluster NRPS était présent dans toutes les souches et avait également la plus grande abondance pour chaque souche individuellement (**Zhou et *al.*, 2020**). Le total des clusters de gènes de métabolites secondaires représentait en moyenne 12% du génome, indiquant le fort potentiel de biosynthèse de produits naturels par cette espèce bactérienne (**Zhou et *al.*, 2020**).

4.3. Description du genre :

P. polymyxa est un bacille à Gram positif , aéro-anaérobie **(Jones D.L. and Darrah P.R., 1994),** qui peut exploiter la dénitrification comme processus respiretoire relayant la respiration aérobie **(Mathieu et Pieltain ., 2003).** .

l'intérét de l'aptitude dénitrifiante de *P.polymyxa* réside dans le fait qu'elle est capable de s'adapter à la présion de sélection imposée par l''environnement rhizosphérique qui peut constituer un milieu assez pauvre en oxygène .

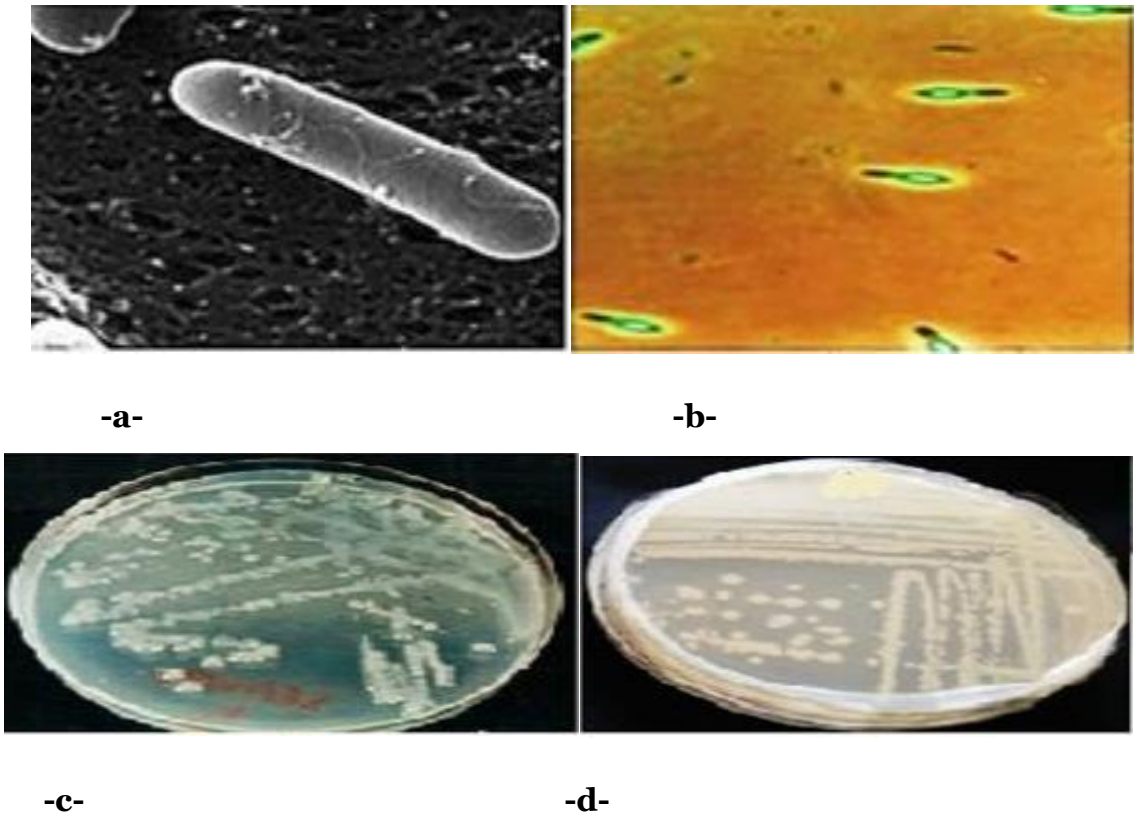
Elle est de 2 à 5 µm de longueur sur 0.6 à 0.8 µm de diamètre, mobile grâce à une ciliature péritriche (**Mathieu et Pieltain ., 2003).** ont montré que la mobilité de la souche *P.polymyxa* E681 a été fortement induite par un métabolite sécondaire, la citrinine, produit par *Penicillium citrinum* KCTC 654.

Cette espèce bactérienne forme une spore ovale, déformante, subterminale non accompagnée par un cristal parasporal (**Figure 12.b**) ce qui lui confère une certaine résistance aux stress de différentes origines.

P.polymyxa synthétise des lévanes à partir du saccharose et s'entoure alors d'un matériel muqueux (capsule) qui ne diffuse pas dans le milieu environnant (**Figure 12. c**). Sur gélose nutritive, les colonies sont petites et elles présentent une tendance à l'étalement (**Figure 12.d**).

La culture n'est pas obtenue au-dessus de 45°C ou an dessous de 5 °C**.(Lespinat P.A. et Berlier Y., 1975).**

- **Caractères positifs**: croissance à pH 5.7, catalase, réduction des nitrates en nitrites, VP ,hydrolyse de la caséine, de la gélatine et de l'amidon, acidification (avec production de gaz) du L-arabinose, du D-glucose, du D-mannitol et du D-xylose.
- **Caractères négatifs**: croissance en présence de 5% de Na Cl, indole, assimilation du citrate, phénylalanine désaminase, dégradation de la tyrosine.
- **Caractères variables** : croissance en présence de 0.01% de lysozyme.



-a- **-b-**

-c- **-d-**

Fig 12: Observations microscopiques (microscope électronique à balayage, microscope optique) et macroscopique de *P. polymyxa*.

a : Micrographie au microscope électronique des cellules de *P. polymyxa* (Gr×30 000)(**Raza et *al.*, 2008**) .

b:*P. polymyxa* observée au microscope optique (Gr×100) à partir d'une culture sur gélose nutritive âgée de 72h. Observation des bâtonnets (forme végétative) avec spore subterminale déformante.

c: Production abondante de polysaccharide par P. polymyxa sur milieu YESA (Yeast Extract Starch Agar)(40g/L de saccharose) après 48heures d'incubation à 30°C.

d : Aspect des colonies de *P. polymyxa* sur gélose nutritive après 48 heures d'incubation à 30°C.

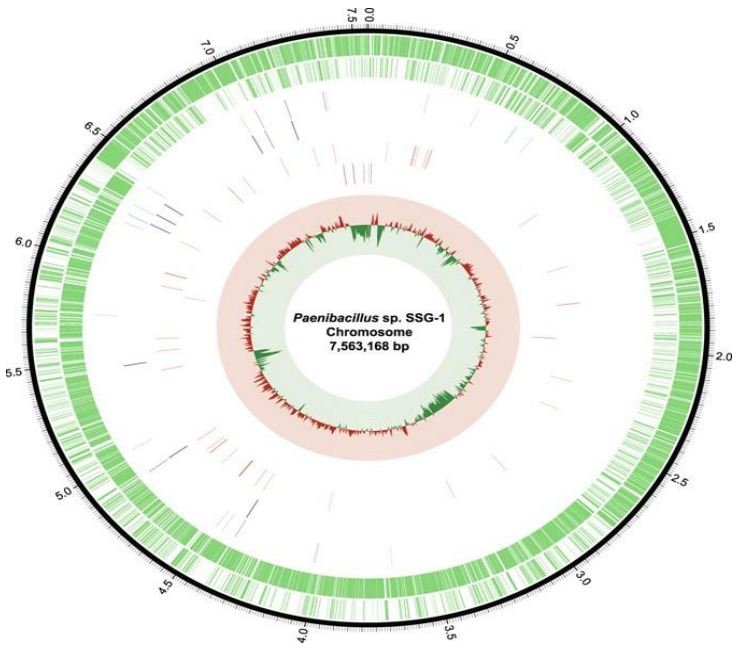


Fig13 :carte génétique de genre *Paenibacillussp***(****).**

4.4. L'espèce *P. polymyxa* :

4.4.1-Description de l'espèce :

Paenibacillus polymyxa est une bactérie endospore non pathogène que l'on trouve dans des milieux comme les racines de plantes dans le sol et les sédiments marins. *P. polymyxa* est une bactérie à Gram positif anaérobie, en forme de bâtonnet, de 0,6 µm sur 3 µm , qui produit des colonies pâles sur gélose **(Zengguo, H.*et al* 2007).** elle est également mobile avec des flagelles péritriches . Pour la reproduction, il se différencie en spores ellipsoïdales qui gonflent distinctement la cellule mère. L'endospore peut germer lorsque les conditions sont plus propices.

La vaste gamme de capacités de cette bactérie sont de fixer l'azote, de produire des hormones qui favorisent la croissance des plantes, de produire des enzymes

hydrolytiques et de produire des antibiotiques contre les micro-organismes phytopathogènes. Elle peut également aider les plantes à absorber le phosphore et améliorer la porosité du sol. Ce microbe joue un rôle dans la fonction de l'écosystème et pourrait jouer un rôle dans les processus industriels.

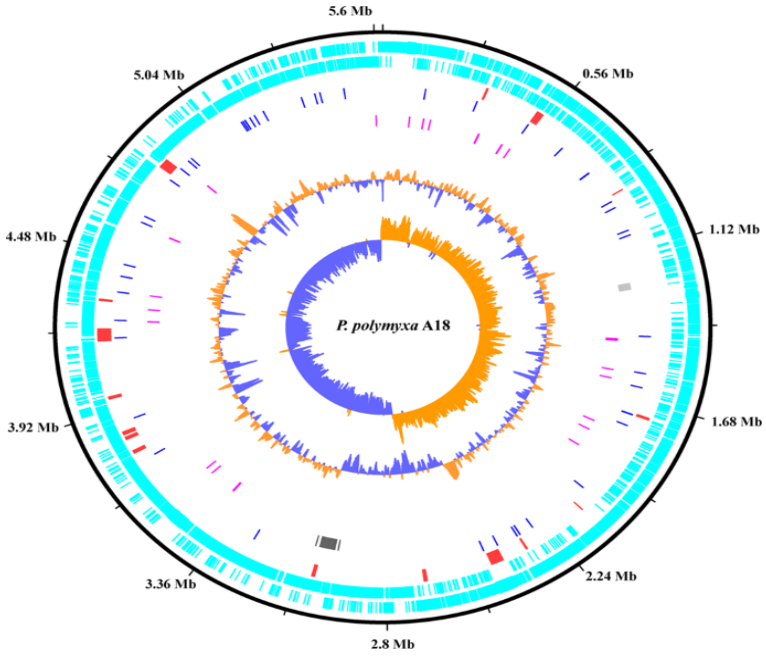


Fig14 :la carte génétique de p.polymyxa **(*****).**

4.4.2.Classification :

La classification actuelle de *P. polymyxa* est la suivante :

Règne:*Procaryotae.*
Embranchement:*Firmicutes.*
Classe :*Firmibacteria.*
Ordre:*Bacillales.*
Famille:*Paenibacillaceae.*
Genre:*Paenibacillus.*
Espèce:*P. polymyxa.*

4.4.3. Propriétés des *P. polymyxa*

P. polymyxa favorise la croissance des plantes en augmentant la disponibilité des éléments nutritifs (par la fixation de l'azote et la solubilisation du phosphore), en améliorant la porosité du sol et en produisant un certain nombre de phytohormones qui favorisent également la croissance**(https://www.ec.gc.ca).**

a. La solubilisation du phosphore :

Le phosphore soluble est un nutriment végétal réducteur dans le sol (**Hesham et Hashem., 2011; Malboobi *et al.*, 2009**), et une grande proportion de phosphore disponible dans des engrais chimiques devient rapidement insoluble et ainsi non disponible pour les plantes (**Malboobi *et al.*, 2009**). ***P. polymyxa*** se solubilise efficacement le phosphore inorganique par l'excrétion d'acides organiques.

b. Fixation d'azote :

P. polymyxa peut fixer l'azote atmosphérique dans des conditions anaérobies (**Gaby et Buckley, 2012**).

La capacité de fixation de l'azote par *P. polymyxa* a été démontrée par Guemouri-Athmani et *al.* **(Athmani *et al.*,2014).** Ces auteurs ont mesuré l'activité de la nitrogénase de certains isolats représentatifs de *P. polymyxa* récupérés du sol algérien par un test de réduction de l'acétylène (ARA). Les résultats ont montré que seulement 14 des les 23 souches testées étaient capables de réduire l'acétylène. Certaines d'entre elles étaient très actives : la souche SGH1 réduisait le C_2H_2 à un rythme similaire à *P. azotofixans* ATCC 35681T, qui est une bactérie fixatrice d'azote très efficace(**Seldin L et Penido EGC ,1986)**. Il a été démontré que la promotion de la croissance des plantes par *P. polymyxa* est principalement corrélée à sa capacité à fixer l'azote**(Lindberg T *et al* ., 1985 ;Lindberg T and Granhall U ,1984)).**

c. L'activité hydrolytique :

La paroi est constituée principalementde polysaccharides (cellulose, hémicelluloses, pectines) mais aussi de protéines de structure, d'enzymes et de nombreux ions. Elle constitue ainsi un matériau composite, très hydrophile chez les cellules jeunes, qui présente des propriétés physiquesremarquables.**(futura science.com)**.

Les différentes souches de *P. polymyxa* produisaient des enzymes dégradant la paroi cellulaire telles que les β-1,3-glucanases, les cellulases, les chitinases, les protéases**(Dunn C*et al* .,1997 et Budi SW , 2000)** et la xylanase **(Pham PL,1998).**

c.1. Activité cellulolytique :

La cellulose est un polymère constitué de chaînes linéaires de l00 à 10000 unités de D-glucose reliées entre elles par des liens ~-1,4. Les unités de cellulose s'unissent pour composer des fibrilles comportant des régions compactes et des régions amorphes. Les régions compactes, appelées cristallines, sont difficilement hydrolysées par la cellulase. C'est donc principalement au niveau des régions amorphes qu'il y a possibilité d'hydrolyse des liens P-1,4 de la cellulose (**Bisaria et Ghose 1981**).

Les souches de *P. polymyxa* peuvent produire de la cellulase et de la mannanase (**Nielsen et Sorensen, 1997**). Les enzymes cellulolytique tells que les cellulases , les lipases , les protéases sont importantes pour la dégradation des débris des cellules du cortex le mucilage et les exsudats solubles qui conduisent à la formation des composés de faible poids moléculaire assimilables par la microflore tellurique (**Cherchali, 2014**).

c.2. Activité pectinolytique :

La pectine est un nom féminin (grec *pêktos,* coagulé) gélifiant contenu dans de nombreux végétaux et utilisé comme épaississant dans les industries alimentaire (confitures) et pharmaceutique. Les pectinases permettent aux bactéries de dégrader la paroi et de pénétrer des cellules de cortex de la racine pour coloniser l'endorhizosphère (**Cherchali, 2014**).

Des activités pectinolytique et chitinolytique sont été observées chez certain souche de *Paenibacillus* (**Cherchali, 2014**).

c.3. Activité chitinolytique :

La *chitine* est un homoglucane structural trouvé chez certains mollusques et chez les arthropodes en général, plus particulièrement dans l'*exosquelette* (cuticule) des insectes et des crustacés, et aussi dans les *parois cellulaires* de la plupart des

champignons et de nombreuses algues où elle joue le même rôle que la cellulose**(uel.unisciel.fr)**.

Des chitinases et des β-1,3-glucanases ont été produites lorsque différentes souches de *P. polymyxa* (**Mavingui et Heulin, 1994**), les chitinases favorisent les effets antagonistes des bactéries contre les agents pathogènes fongiques des plantes comme les basidiomycètes (**Mavingui et Heulin, 1994; Nielsen et Sorensen, 1997**). Deux xylanases ont été isolées à partir de souches de *P. polymyxa* (**Morales *et al.*, 1993**); ces enzymes contribuent à la dégradation de la cellulose et de certaines glycoprotéines disponibles dans les parois cellulaires d'*oomycètes* (**Nielsen et Sorensen, 1997**) et ont, par conséquent, un potentiel de lutte biologique.

c.4. Activité xyloglucanase :

Les enzymes peuvent être divisées en deux catégories selon leur localisation *in vivo* : Les endo-enzymes, sont synthétisées et utilisées entièrement à l'intérieur de la cellule; les exoenzymes, sont des enzymes extracellulaires qui diffusent dans les milieux de culture et qui ont pour mission de « découper » les grosses molécules de nutriments, incapables de pénétrer directement dans la cellule, comme le xyloglucane **(Athmani-Guemouri*et al* , 2014).**

sa synthèse ne peut se faire qu'en présence de xyloglucane. Cette synthèse semble dépendre surtout du temps de contact avec le substrat et non pas du stade de croissance de la bactérie. Elle fait donc partie du pool d'enzymes adaptatives ou inductibles qui ne sont normalement présentes qu'à l'état de traces dans les bactéries, et dont la synthèse est amplifiée considérablement en présence de leur substrat.**(Athmani-Guemouri*et al* , 2014).**

c.5. Activité protéolytiquue:

Macromolécule constituée par l'association d'acides aminés unis entre eux par une liaison peptidique **(larousse dictionnaire).**

P. polymyxa a produit une grande quantité d'activités protéases extracellulaires avec des masses moléculaires de 20, 35, 50 et 210 kDa dans un bouillon thiamine/biotine/azote (bouillon TBN) à pH neutre par rapport aux quatre autres milieux (bouillon Luria-Bertani, bouillon glucose, bouillon trypticase soja et milieu défini). La mesure quantitative a révélé que la meilleure activité protéolytique (~300

unités arbitraires (UA) x mg de protéine) était atteinte après 72 h de croissance en bouillon TBN. Les protéases alcalines neutres constituent un groupe d'enzymes très vaste et complexe, avec des rôles à la fois nutritionnels et régulateurs dans la nature. Les principales applications de ces enzymes sont dans la formulation de détergents, l'industrie alimentaire, le traitement du cuir, la synthèse chimique et la gestion des déchets (**Ishii et *al*.,2000**) . **Alvarez VM(Alvarez VM et al.,2006)**ont rapporté la production de flavine réductase à partir de *P. polymyxa* qui se couple efficacement avec des enzymes désulfurantes (DszA et DszC).

C.6. Production des β Glucosidase :

Les espèces du genre *Paenibacillus* secrètent une variété d'enzymes extracellulaires parmi lesquelles figurent plusieurs types de β glucanases **(Athmani-guemouri et *al.*,2014).**

La β-glucosidase codée par le gène BglA de *Paenibacillus polymyxa* a une demi-vie de 15 min à 35 °C et aucune activité détectable à 55 °C (**Gracia et *al.*, 2000**).

P. polymyxa code deux β-glucosidases homologues, BglA et BglB, présentant des structures quaternaires et des spécificités de substrat différentes. BglA est hautement spécifique contre le cellobiose et BglB agit comme une exo-β-glucosidase hydrolysant le cellobiose et les cellodextrines de degré de polymérisation plus élevé **(Isorna P*et al* .,2007).**

d. Production des phytohormones :

Une **phytohormone** est une hormone végétale, une substance produite par des cellules végétalesendogènes situées principalement dans les feuilles de la plante et agissant sur d'autres cellules en tant que molécules messagers chimiques (molécules de signal). Les phytohormones sont capables de réguler les principaux processus physiologiques des plantes, terrestres ou aquatiques (**Aqua-portail.com**).

La production d'acide indole -3- acétique (IAA) Une autre façon dont les rhizobactéries peuvent favoriser la croissance des plantes est la synthèse de la phytohormone IAA , qui joue un rôle multiforme dans la croissance et le développement des plantes. la taille et la distribution des racines, ce qui conduit à

une plus grande absorption des nutriments du sol. Des concentrations appropriées d'IAA exogènes ou d'agonistes de l'IAA stimulent également la croissance et le développement des systèmes racinaires des plantes en activant la ramification des racines et le développement des racines latérales**(Weselowski*Brianet al.*, 2016)** .

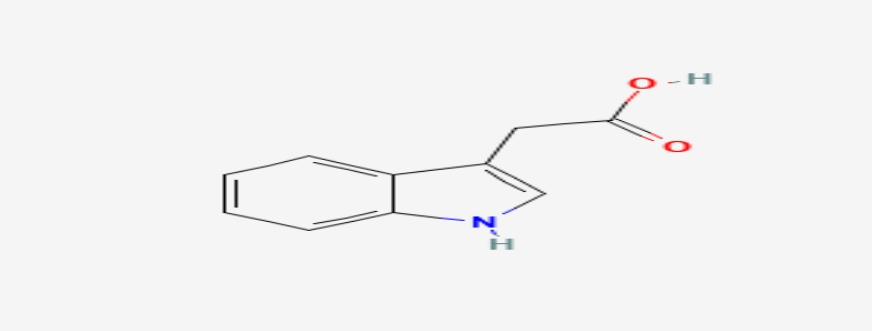


Fig 15 : Formule chimique d'acide -3- indole acétique (C10H9NO2)**(******)** .

P. polymyxa produit une grande variété de phytohormones qui aident à réguler la croissance et le développement des plantes. Ces phytohormones comprennent des auxines, notamment de l'acide indole 3-acétique (IAA) et des cytokinines, y compris de l'isopentényladénine (IP)**(Da Mota *et al.*, 2008**). l'isopentényladénine et un autre composé inconnu similaire à la cytokinine**(Timmusk *et al.*, 1999)**. Des composés organiques volatils, y compris l'acétoïne et le 2,3-butanédiol produits par la souche de *P. polymyxa*, favorisent également la croissance des plantes (**Ryu *et al.*, 2003**). *P. polymyxa* produit du 3-hydroxybutan-2-one en présence d'oxygène et accumule du diméthylcétol en quantités importantes en tant que produit de la fermentation dans des concentrations d'oxygène intermédiaires (**De Mas *et al.*, 1988; Mankad et Nauman, 1992**).

e. Effet de la production d'exopolysaccharides :

Les exopolysaccarides sont desPolymères de sucre secrété à l'extérieur de la cellule bactérienne (**techniques-ingenieur.fr**). La souche de *P. Polymyxa P13* a été décrite comme un agent producteur d'exopolysaccharides **(Acosta *et al.*,**

2005). Le lévane est le polysaccharide produit par la souchede *P.polymyxa* lorsqu'elle est cultivée dans du sucrose (**Timmusk, 2003**).le lévane peut également jouer un rôle dans la formation de biofilm. La souche de *P. polymyxa* peut former des biofilms, qui sont des colonies microbiennes enfermées dans un matériau adhésif (habituellement des polysaccharides)(**Timmusk, 2003**). attaché à une surface. À la suite de la colonisation de racines d'Arabette de Thalius (*Arabidopsis thaliana*) avec la souche de *P. polymyxa* , les bactéries ont formé un biofilm intensif autour des extrémités des racines de la plante(**Timmusk, 2003**).. Plusieurs fins ont été proposées pour le biofilm de la souche de *P. polymyxa* relativement à son rôle en tant que bactérie favorisant la croissance des plantes :

- la possibilité que la formation de biofilm de la souche de *P. polymyxa* sur les racines coïncide avec les sites de colonisation potentiels des agents pathogènes et agisse ainsi comme une couche protectrice visant à prévenir l'accès des agents pathogènes par l'exclusion compétitive,**(Timmusk *et al.*, 2005).**
- la couche protectrice pourrait également contribuer à l'amélioration de la tolérance des plantes à la sécheresse, et; **(Timmusk *et al.*, 2005).**
- les dommages causés par le biofilm à l'extrémité de la racine pourraient, à leur tour, causer l'activation de gènes de défense contre les pathogènes.**(Timmusk *et al.*, 2005).**

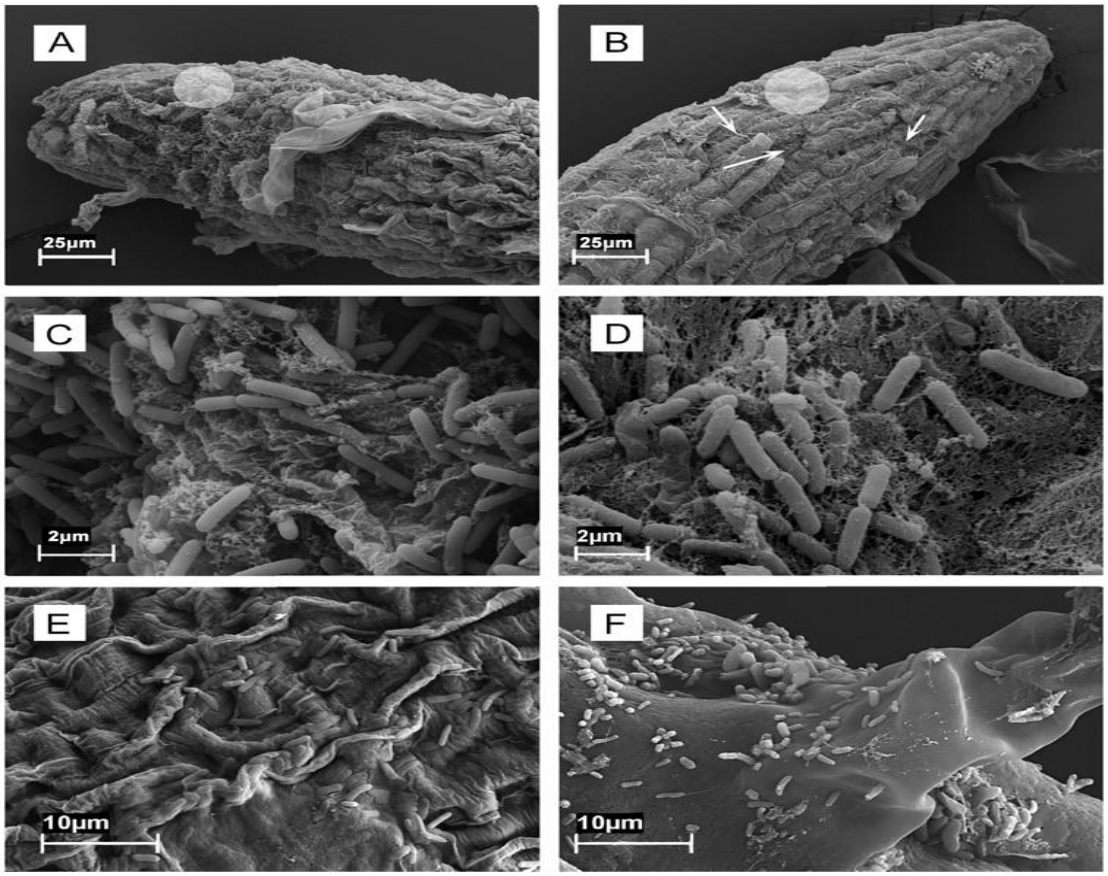


Fig 16:*P. polymyxa* envahit les racines des plantes et forme des biofilms**(*******)**.

f. La lutte biologique :

- ***P. polymyxa*** a un potentiel de lutte biologique contre les insectes et les nématodes ainsi que les maladies bactériennes et les maladies fongiques des plantes **(https://www.ec.gc.ca)** .

- Les souches de ***P. polymyxa*** produisent de nombreuses enzymes, ce qui en fait des antagonistes précieux pour contrôler les agents pathogènes des plantes (**Raza *et al.*, 2008**)

- ***P. polymyxa*** peut prévenir la prolifération du nématode ***Meloidogyne javanica*** en produisant des sidérophores qui se lient à la plus grande partie du fer (III) dans la zone entourant la racine de la plante. La carence en fer qui en découle empêche le nématode de se proliférer dans les environs immédiats des racines (**Siddiqui *et al.*, 2007**). De même, des effets néfastes causés par deux différentes souches de ***P. polymyxa*** exposées à d'autres nématodes (***Meloidogyne incognita***) ont été signalés plus tard par **Siddiqui et Akhtar**

(2008)(Siddiqui et Akhtar ,2008), qui ont étudié les effets protecteurs d'une souche non identifiée dans des tomates, et par **Akhtar et Panwar (2013)(Akhtar et Panwar ,2013),** qui ont mis à l'essai les propriétés de lutte biologique de la souche MTCC 122 dans des pois.

g.La production des lectines :

Les lectines sont des protéines qui lient des glycoconjugués par une certaine activité enzymatique et qui sont largement réparties dans la nature **(Lakhtin *et al.*, 2011).**

- Les lectines I et II isolées à partir de la souche de *P. polymyxa* ont été en mesure de supprimer la croissance des souches *Rhizobium leguminosarum* et *Bacillus subtilis* à presque toutes les concentrations testées (de 1 à 10 μg/mL).(**Karpunina *et al.*, 2003**).
- La lectine I était inhibitrice des souches *Azospirillum brasilense* et *Erwinia carotovora* subsp. *citrulis* (**Karpunina *et al.*, 2003**)., tandis que
- la lectine II exerçait une activité bactéricide contre les souches *Xanthomonas campestris* B-610 et B-611 et *A. brasilense*245. L'activité inhibitrice des lectines est considérée comme étant médiée par leurs interactions avec des récepteurs propres aux lectines, qui se produisent sur la membrane bactérienne, menant ainsi à des changements conformationnels dans la membrane et à la défaillance concomitante du métabolisme des cellules bactériennes (**Karpunina *et al.*, 2003**).

4.4.4. Abondance relative de la population de *P. polymyxa* parmi les peuplements des bactéries telluriques :

La méthode d'immunopiégeage, a permis à **(Mavingui P., 1992)** de réaliser une approche quantitative des populations de *P. polymyxa* dans les trois compartiments étudiés (rhizoplan, sol rhizosphérique, sol nu). Il a cherché à déterminer la part relative de la population de *P. polymyxa* au sein de la microflore cultivable, des peuplements de fixateurs d'azote et des populations de *Bacillus* sporulants producteurs de gaz. La taille de la microflore cultivable n'est pas significativement différente dans les trois compartiments, elle se situe entre 1.9 et $3.8x10^8$ bactéries par g de matière sèche.

Il en est de même pour les populations de *Bacillus* sporulants producteurs de gaz, dont la taille est estimée entre 1.4 et $3.4x10^5$ spores par g de matière sèche. Les peuplements de fixateurs d'azote sont plus nombreux ($p<0.01$) dans le compartiment rhizoplan (RP)où ils sont estimés à$17.0x10^5$ bactéries par g de matière sèche, par rapport aux compartiments sol rhizosphérique (SR) et sol non rhizosphérique (SNR) dans lesquels on a dénombré 1.3 et 6.1 x 10^5 bactéries par g de matière sèche, respectivement. Les populations de *P. polymyxa* représentent 0.1 % de la microflore cultivable des compartiments SNR et sol rhizosphérique SR. Ce taux est deux fois plus élevé dans le compartiment racinaire.

La contribution des populations de *P. polymyxa* au sein des peuplements de fixateurs d'azote paraît plus importante. En effet, les populations de *P. polymyxa* représentent de 40% à 100% de bactéries fixatrices d'azote suivant le compartiment étudié (SNR, SR, RP). Ils représentent donc la population majoritaire parmi la microflore fixatrice d'azote dans le sol et la rhizosphère du blé. De même, les *P. polymyxa* sont plus abondants que les spores de *Paenibacillus* producteurs de gaz, quel que soit le compartiment étudié **(Mavingui P., 1992).**

Mavinguia pu montrer que le nombre de *P. polymyxa*/g de sol rhizosphérique sec obtenu dans le cas des sols anciennement cultivés avec le blé dur (10^8 bactéries/g de sol rhizosphérique sec) est nettement supérieur à la population de bactéries diazotrophes du blé décrites jusqu'à présent : 10^5 - 10^6 bactéries/g de sol rhizosphérique sec **(Mavingui P., 1992).** et 1 à 5.10^5 bactéries/g de sol rhizosphérique sec .

4.4.5. *P. polymyxa* outil en biotechnologie :

Paenibacillus polymyxa est classé comme une bactérie formant une endospore et une bactérie à Gram positif, qui ont des propriétés bénéfiques innées dans les applications biotechnologiques modernes. elle favorisant la croissance des plantes qui ont directement profité aux plantes en améliorant la fixation de l'azote atmospherique, augmenter la solubilisation du phosphore et l'acquisition de fer dansla production de sols et de phytohormones.

Cela pourrait réduire la dépendance aux engrais chimiques, qui est maintenant une source de conflit environnemental et semble nocif pour l'homme. Par conséquent,

l'application de *P. polymyxa* se concentre uniquement en tant qu'espèce microbienne fonctionnelle dans la production de biofertilisants. La découverte dans l'industrie microbienne de cette bactérie est la production de composés bioactifs comme les exopolysaccharides (EPS). L'EPS n'est pas seulement établie comme biofilm pour la colonisation des microbes et agit comme un puits pour les nutriments sur les racines des plantes dans la rhizosphère. Par conséquent, l'EPS de *P. polymyxa* agit également comme des agents de lutte biologique productifs contre les agents pathogènes. Par conséquent, *P. polymyxa* ayant une large gamme de métabolites antibactériens et de composés antifongiques, informe des compouds organiques volatils, des peptides et de l'hydrolyse enzymes, ces composés et biomatériaux pourraient être commercialisés en tant qu'agents de biocontrôle et application pharmaceutique. De nos jours, le chercheur a examiné en détail et concentré son attention sur l'avantage potentiel de *P. polymyxa* avec de multiples fonctions biologiques qui ne peuvent être ignorées pour la santé humaine et le bien-être**(Sazwani Daud N *et al*., 2019).**

Méthodologie

5. Méthodologie :

Cette étude vise à mesurer l'effet de l'association *P. Polymyxa*-plante et leur effet sur la croissance, le développement, l'état sanitaire et le rendement de la plante ainsi que leur impact sur l'environnement. En utilisant les données des recherches pour ces évènements d'inoculation au niveau mondial, nous comparons les conséquences de la biofertilisation entre les espèces végétales exposées et non exposées aux traitements par *P. polymyxa* ou aux autres espèces PGPR. L'étude vise également à estimer cette association en fonction de plusieurs paramètres.

5.1. Plan de l'étude :

Pour chaque paramètre, nous avons mené une étude de type cas témoins appariés au sein de l'ensemble de la population des plantes ciblées.

5.2. Sources de données :

L'étude a été réalisée à partir des données des organisations de recherche chaînées aux données des systèmes nationaux d'information sur les travaux agro-biologiques au niveau mondial .

5.3. Matériel biologique :

Cette étude a porté sur l'estimation des critères morphologiques, physicochimiques et microbiologiques de plusieurs espèces végétales ont des intérêts socio-économiques inoculés par des micro-organismes PGPR par rapport au traitement d'inoculation de *Paenibacillus polymyxa* (une bactérie qui connue par leur effet promouvoir de la croissance des plantes) (**Figure 17**) .

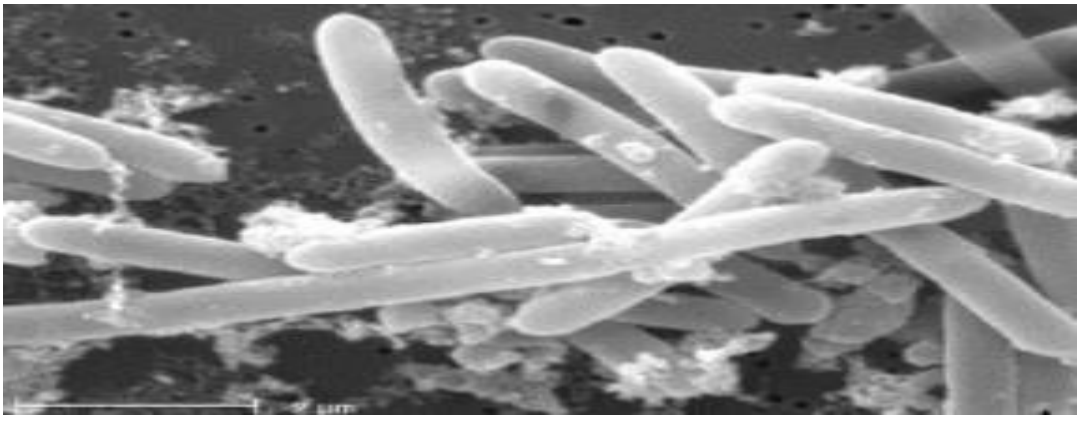


Fig 17 :L'espèce *P. polumyxa* sous microscope électronique.

5.4. Paramètres étudiés : Les paramètres étudiés son répertoriés dans le tableau suivant :

Tableau II : Paramètres de croissance et du rendement étudiés.

1.Paramètres physico-chimiques :	**2.Paramètres biologiques**	**3.Effet sur le rendement des plantes**
a. La solubilisation du phosphore	**a. Effets indirects**	
b. Fixation d'azote :	**a.1.**la lutte biologique **a. 2**. Production des sédirophores **a.3.** Production des lectines : **a.4**.Production des antibiotiques	
c. Biodégradation de la matière organique	**b. Effet direct sur la croissance**	
d. Production des phytohormones		
e. Effet de la production d'exopolysaccharides		

Synthèse des Résultats Et Discussion

6. Synthèse Des Résultats Et Discussion :

6.1. Paramètres étudiés :

6.1.1. Paramètres physico-chimiques :

Les PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria), sont définies comme des bactéries présentes dans la rhizosphère, pour lesquelles un effet positif sur la physiologie végétale est reconnu. D'après **Kloepper (1993),** les PGPR se distinguent par leur capacité à coloniser la surface racinaire, survivre, se multiplier et être compétitif vis-à-vis des autres micro- organismes, tout en stimulant la croissance des plantes. Dans la rhizosphère, ces bactéries peuvent se retrouver aux niveaux intra ou extracellulaire (**Gray et Smith, 2005).** Au niveau intracellulaire, les bactéries sont dites endophytiques et colonisent l'apoplaste. Ces bactéries font parties de la famille des Rhizobiums. Généralement symbiotiques, ce sont notamment les PGPR spécialisées dans les structures nodales des Fabaceae. Au niveau extracellulaire, elles sont localisées en surface ou à proximité des racines, elles sont donc rhizosphériques **(Vessey, 2003).**

Quatre effets principaux ont été identifiés chez ces PGPR. Elles peuvent augmenter la disponibilité des éléments nutritifs, réguler la production de phytohormones, augmenter la tolérance aux stress abiotiques et inhiber les bio agresseurs par compétition (**Glick, 2012 ; Souza, 2015).**

a. Solubilisation du phosphore :

Le phosphore (P) est l'un des macronutriments les plus importants nécessaires au développement des plantes. Il représente entre 0,2 et 0,8 % du poids sec des plantes, et il est le deuxième, après l'azote, parmi les nutriments minéraux qui limitent le plus souvent la croissance des cultures. La disponibilité du phosphore pour les plantes dans le sol est limitée en raison de sa fixation sous forme de composés insolubles et même si des engrais P sont appliqués, jusqu'à 90 % de ce phosphore peut être fixé dans le sol sous des formes insolubles (par exemple, le phosphate tricalcique dans les sols calcaires), ce qui le rend indisponible pour l'absorption par les plantes. Le P insoluble du sol peut être rendu disponible pour l'absorption par les plantes grâce à

l'action des microorganismes du sol, comme les bactéries, qui sont capables de solubiliser les phosphates inorganiques ou de minéraliser les pools organiques.

Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) qui présentent des capacités de solubilisation du phosphore plus élevées ont été classées dans la catégorie des bactéries solubilisant le phosphate (PSB). Ce groupe de bactéries est capable de convertir les composés phosphorés organiques et inorganiques indisponibles en formes solubles, qui peuvent être facilement assimilées par les plantes. Les espèces bactériennes appartenant à plusieurs genres tels que *Pseudomonas* spp, *Agrobacterium* spp et *Bacillus* spp peuvent être utilisées comme biostimulants des plantes pour augmenter la disponibilité du phosphore et donc améliorer l'efficacité de l'utilisation du phosphore avec des avantages économiques et environnementaux (**Elizabeth et *al.*, 2017 ;; Girmay, 2019 ; Connor et *al.*, 2021 ; Elhaissoufi et *al* .,2022)**

Les résultats trouvés par **anurag yadav(Anurag Yadav *et al.*,2016) et abd rahmanjabir moh din (abd rahman jabir mohd din *et al.*,2020)**ont montrés une grandes activité métabolique de dégrader le phosphate inorganique du sol par *P. polymyxa* par rapport aux autres isolats testés in vitro (**tableau III**).

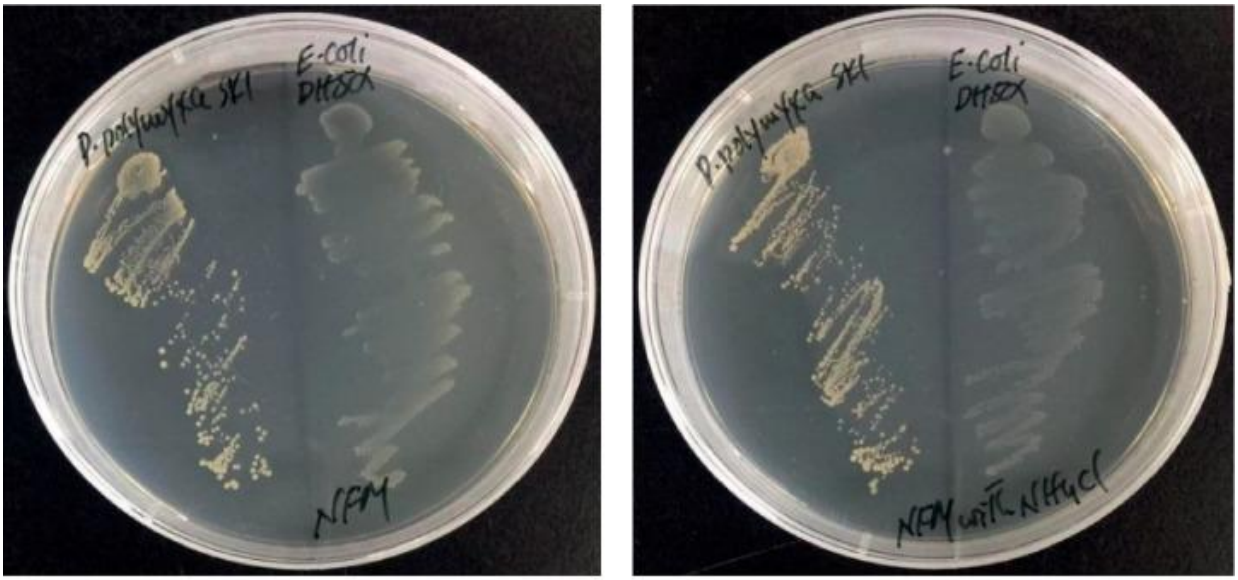
Tableau III : indices de solubilisation de phosphore inorganique par différents isolats .

Isolats	**Diamètre de colonie (mm)**	**Diamètre de zone de halo (mm)**	**Indice de solubilisation**
p. fluorescens PSM1	3.3	10.7	3.24
p. fluorescens PSM2	3.7	10.1	2.72
p. fluorescens PSM3	4.0	10.0	2.50
p. fluorescens PSM4	4.1	10.5	2.56
p. fluorescens PSM5	3.8	9.9	2.60
B. megaterium MTCC8755	3.9	9.8	2.51
p.polymyxa			2.6353 **(abd rahman jabir mohd din *et al.*,2020)**

b. Fixation d'azote :

Les PGPR exercent des effets positifs sur la croissance des plantes par le biais de mécanismes directs et indirects. Les principaux mécanismes directs d'action des PGPR comprennent la fixation de l'azote, la mobilisation des minéraux (P, Zn et Fe) et la production de phytohormones.

D'après les travaux réalisés par **Bashan (Bashan Y*et al.,* 1993)** la souche SK1 de *P. polymyxa* a été évaluée pour son potentiel à fixer l'azote atmosphérique. Cela a été fait par la capacité de la souche à se développer sur un milieu minimal sans azote (NFM). Dans cette expérience, la souche *Escherichia coli* DH5α, qui est incapable de se développer sur un milieu sans azote, a été utilisée comme contrôle négatif. Les souches SK1 et *E. coli* ont été cultivées sur NFM. Le même milieu additionné de NH_4CI 5 mM, une source d'azote préférée, a été utilisé pour vérifier que les deux souches pouvaient se développer dessus. Les résultats ont montré une nette différence dans le schéma de croissance des deux souches sur le milieu NFM. L'endophyte *P. polymyxa* SK1 a pu se développer sur un milieu sans azote tandis que *E. coli* DH5α, qui ne fixe pas l'azote, n'a pas pu se développer dessus (**Figure 18a**). La souche *E. coli* ne s'est développée que sur un milieu additionné d'azote réactif (**Figure 18b**). Ces résultats indiquent clairement la capacité du *P. polymyxa* SK1 isolé à fixer l'azote atmosphérique.

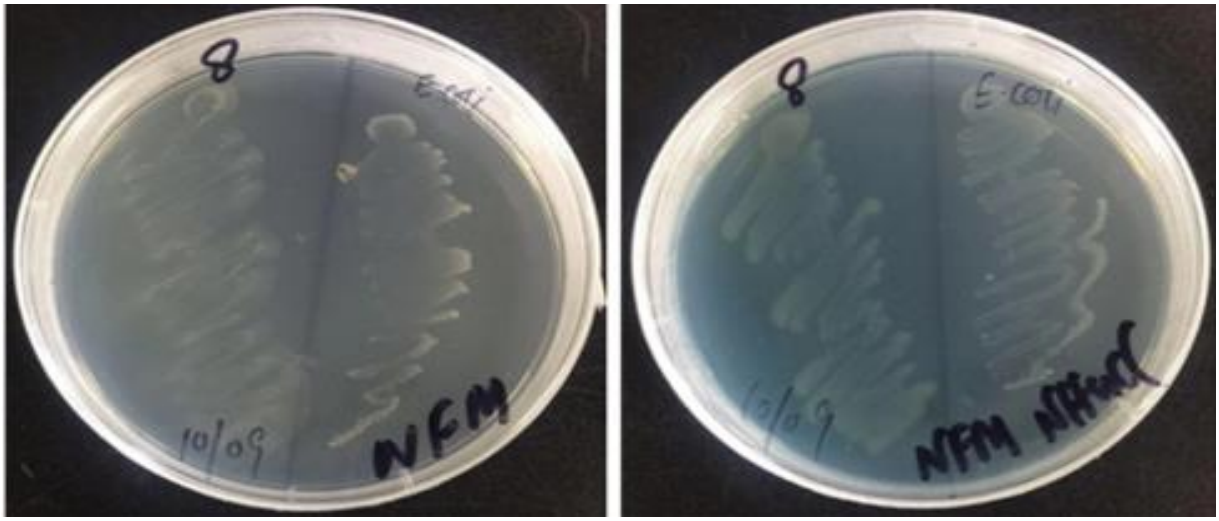


(a) (b)

Fig 18: Fixation de N_2 par l'endophyte *P. polymyxa* SK1. La souche isolée a été inoculée sur un milieu malate déficient en azote (NFM) et a été observée pour la croissance en référence à *E. coli* DH5α non fixateur d'azote. Croissance des deux souches sur milieu NFM (a) et milieu NFM additionné de NH4Cl 5 mM (b).

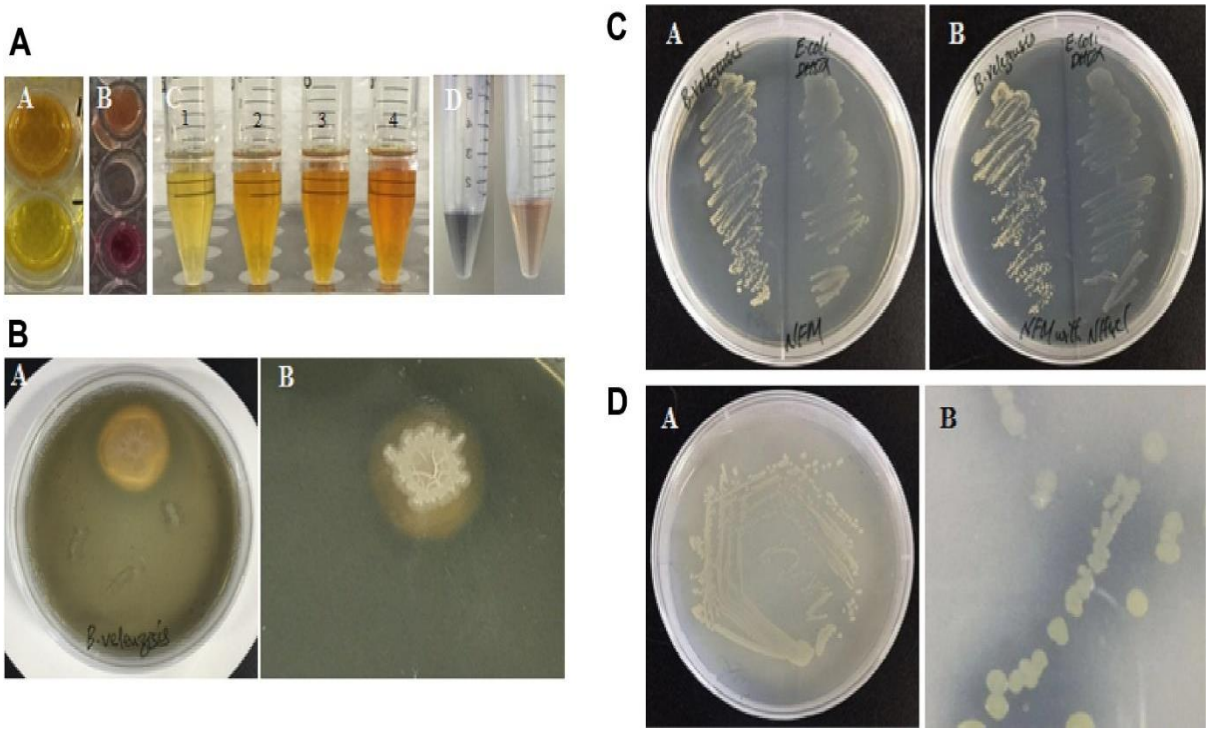
La souche isolée *Pseudomonas aeruginosa* Ld-08 a ensuite été testée pour sa capacité à fixer l'azote atmosphérique. Le potentiel de fixation de l'azote de Ld-08 a été testé en observant la croissance sur un milieu minimal sans azote (NFM) (**figure 19**).

E.coli DH5α a été utilisé comme contrôle négatif car cette souche ne peut pas se développer sur un milieu sans azote. Dans un premier temps, les deux souches ont été co-cultivées sur milieu NFM, et il a été observé après cinq jours d'incubation que Ld-08 était capable de se développer sur le milieu, tandis que *E. coli* n'a pas réussi à se développer. Les deux souches ont ensuite été cultivées sur un NFM additionné de NH_4Cl, 5mM une source préférée d'azote. Nos résultats ont montré que les deux souches se sont développées sur un milieu additionné d'azote et ont produit des colonies visibles et claires. Ces résultats ont révélé le potentiel de fixation de l'azote du Ld-08**(Doebereiner, J., 1994).**



Fug 19: Essai de fixation d'azote de la souche Ld-08 sur un milieu de malate déficient en azote (NFM) et a été évalué pour la croissance en référence à *E . coli* DH5α sur milieu NFM, et NFM additionné de NH_4Cl 5 mM.

Le potentiel de fixation de l'azote du*Bacillusvelezensis* Lle-9 isolé a été évalué par sa capacité à se développer sur un milieu minimal sans azote (NFM). La souche DH5α d'*Escherichia coli*, qui est incapable de se développer sur un milieu sans azote, a été utilisée comme contrôle négatif. Les deux souches ont été cultivées sur un milieu sans azote et sur un milieu supplémenté avec 5 mM NH_4Cl, qui est une source préférentielle d'azote. Les résultats ont révélé que la croissance de B. velezensis Lle-9 était clairement visible sur le NFM, tandis que *l'Escherichia coli* DH5α, qui ne fixe pas l'azote, n'a poussé que sur un milieu supplémenté en azote réactif (**Fig. 20C**). Ces résultats démontrent le potentiel de *B. velezensis* Lle-9 endophyte isolé à fixer l'azote**(Bashan Y *et al.*, 1993).**



Fug 20: Essai de fixation d'azote de la souche *Bacillusvelezensis* Lle-9 sur un milieu de malate déficient en azote (NFM) et a été évalué pour la croissance en référence à *E . coli* DH5α sur milieu NFM, et NFM additionné de NH_4Cl 5 mM.

c. Biodégradation de la matière organique (activité organo-lytique) :

P. polymyxa est connu pour produire une variété d'enzymes modifiant la lignocellulose **(Lal S, Tabacchioni S,2009)** qui peuvent être utilisées dans une variété d'applications. La capacité de *P. polymyxa* CR1 à utiliser l'hémicellulose a été confirmée par la croissance sur un milieu minimal additionné de xylane (**Fig. 21A**). *P. polymyxa* CR1 a été cultivé sur un milieu minimal additionné de bleu de méthylène, un mimétique de la lignine, pour détecter l'activité enzymatique ligninolytique **(Magalhães DB*et al.*,1996)**. La zone d'oxydation (halo clair) autour de la colonie (**Figure 21B**) est révélateur du métabolisme de la lignine. La dégradation de la cellulose a été confirmée par la culture avec de la carboxyméthylcellulose et du rouge Congo, qui colore le substrat non dégradé **(Carder JH,1986)**, produisant une zone concentrique jaune opaque de dégagement autour de la colonie (**Figure 21C**). Notre récent séquençage du génome a confirmé la présence de gènes codant pour une vaste machinerie de dégradation de la paroi cellulaire végétale dans le génome CR1, notamment les endoglucanases, les

cellodextrinases, les xylanases, les mannanases, l'arabinofuranosidase, la DyP-peroxydase et la laccase**(Eastman AW*et al.*,2014)** (**Tableau IV**).

Tableau IV: Capacité lytique de la matière organique de *P. polymyxa* et *Bacillus* sp *in vitro*.

Souche	**La cellulose**	**La lignine**	**Hemi-cellulose**
P. polymyxa	+++	+++	+++
Bacillus sp	++	++	++

(++)→ moyenne ,(+++)→ forte

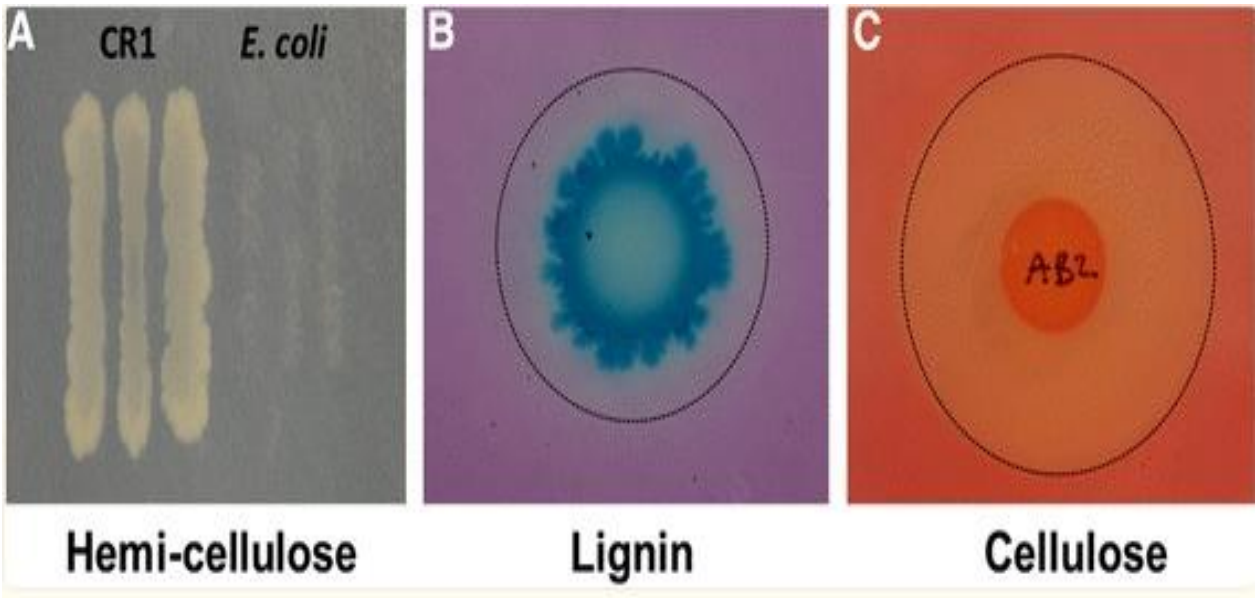


Fig 21*: P.polymyxa* CR1 se dégrade et utilise la hemi-cellulose, la lignine et la cellulose comme seules sources de carbone . **a**) Inoculum CR1 (gauche) sur milieu minimal additionné d'hémicellulose comparé à *E. coli* O157 :H7 (droite). **b**)Activité enzymatique ligninolytique CR1 détectée par un halo entourant l'inoculum sur un milieu minimal contenant du bleu de méthylène. **c**) Coloration au rouge Congo pour l'activité cellulosique.

d. Production des phytohormones :

Les phytohormones sont des molécules naturellement produites par les plantes, qui peuvent avoir pour effet de stimuler ou d'inhiber la croissance végétale. Les phytohormones qui interviennent dans la stimulation de la croissance regroupent les molécules de trois familles principales, les auxines, les cytokinines et les gibbérellines (Bouriquet, [sans date]). Certaines PGPR sont capables de produire ces hormones.

Selon les valeurs trouvés par **Gordon et Weber (Gordon S. A., Weber R. P.,1951)(tableau V**), *P. polymyxa* SK1 a pue produire une quantité importante d'AIA (**109.67±5.8 µg/ml**) avec une faible concentration de tryptophane (**6mg/ml**), cette quantité produite est très intéressante par a celle qui synthétisée par les espèces de *Bacillus* (**tableaux V et VI).**

Tableau V : production d'IAA par *p.polymyxa* SK1

Déférentes concentrations de tryptophane	0 mg/ml	2 mg/ml	4 mg/ml	6mg/ml
IAA (µg/ml)	15.17 ± 0.9	52.67 ± 2.6	79.50 ± 4.6	109.67 ± 5.8

Tableau VI: production d'IAA des isolats bacteriennes *in vitro*.

Code de culture	**espèce**	**IAA(µg /ml)**	
		A-tryptophane	**p-tryptophane**
Coy3	***Bacillus spp***	11.61 ± 0.49	36.35±0.10
Coy7	***Bacillus licheniformis***	15.70±0.34	44.82±0.61
Coy8	***Bacillus pumilus***	11.42±0.49	49.26±0.69
CoA1	***Bacillus safensis***	17.12±0.33	42.14±0.21
CoA10	***Firmicutes bacterium***	12.56±0.25	51.84±0.10
Ay6	***Bacillus luciferensis***	14.10±0.34	49.20±034

e. Effet de la production d'exopolysaccharides (EPS):

Les polysaccharides sont des polymères de monosaccharides liés par des liaisons glycosidiques. PGPR, comme beaucoup d'autres bactéries, sont capables de produire plusieurs types de polysaccharides. La plupart des bactéries productrices d'EPS ont été décrites comme produisant soit un homo, soit un hétéro polysaccharide, sont composés de résidus glycosidiques, qui peuvent être liés de façon covalente à des substituants organiques ou inorganiques (**Azi et *al.*, 2021).**

La thématique de l'effet de la production d'EPS par *p. polymyxa* sur le sol rhizosphérique a était née de l'observation des quantités de sol adhérant aux racines du blé cultivé au champ. Dans des expérimentations d'inoculation en parcelles, ces quantités augmentent significativement quand la plante est inoculée avec une souche de *P. polymyxa* (**Gouzou et *al.* 1993**).

La production d'EPS bactérien change la porosité du sol dans la rhizosphère avec pour conséquence, une meilleure alimentation en eau et en nutriment de la plante (**Alami et *al.* 2000**).

D'un côté, le traitement des semis avec les exopolysaccharides (EPS) de ces souches a augmenté l'indice mitotique des cellules racinaires.

D'autre coté, l'amélioration de la rétention d'eau du sol de l'ITGC (+20%), observée après l'ajout de l'EPS-C à faible concentration (0.6%) ne peut être seulement le résultat d'une simple rétention intrinsèque par les EPS.

En effet qu'il s'agit plutôt d'une réorganisation structurale du sol en présence d'EPS, ce qui a pour conséquence un volume poral plus important.

Les EPS ont une forte affinité pour les surfaces minérales, ils contribuent ainsi à la stabilité des microagrégats. Les EPS jouent également un rôle positif dans les phénomènes de régulation de la teneur en eau, notamment dans des conditions de stress hydrique .

Le tableauVII représente la production des EPS par différentes espèces de *Paenibacillus* dans un milieu de saccharose, la quantité la plus élevée a été enregistré par *P. Polymyxa* CHL0102 avec53.33 g/l .

Tableau VII: production d'EPS par *Paenibacillus spp*.

Souches bactériennes	**Indice d'EPS (g/l)**
Paenibacillus Sp TKU023	4.55
	41.25
P.Macerans TKU029	3.46
	35.75
P.Polymyxa SQR-21	3.44
Paenibacillus sp KYEGB2	14.5
P.Polymyxa EJS-3	35.26
P.Jamilae CP-38	4.2
P.Elgii B69	25.63
P.Polymyxa ATCC 21830	6.89
P.Polymyxa CHL0102	53.33
P.Polymyxa JB115	10

6.1.2. Paramètres biologiques

6.1.2.1. Effet sur la croissance des plantes

a. Effets indirects

a.1.la lutte biologique :

Les produits chimiques utilisés à l'heure actuelle pour lutter contre les agents responsables de la fusariose du blé présentent des inconvénients. La plupart d'entre eux sont toxiques pour les utilisateurs qui entrent en contact avec la substance de préservation. Cela justifie les recherches actuellement menées dans ce domaine, qui tendent à mettre au point de nouvelles méthodes de lutte moins nuisibles pour l'environnement. *Paenibacillus polymyxa* (syn. *Bacillus polymyxa* représente un certain intérêt car elle appartient au groupe des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR).La promotion de de la croissance peut s'établir par l'intermédiaire de mécanismes directs ou indirects.

L'effet indirect s'exerce par un comportement compétitif voire antagoniste de la population introduite, vis-à-vis de populations délétères ou pathogènes **(Lorentz**

R.H *et al.*,2006 ;Rasa W., Shen Q,2010).En Algérie, la lutte chimique n'a pas permis de maîtriser l'évolution inquiétante des agents de la fusariose sur une culture de blé de plus en plus importante. Ce travail s'intéresse à la mesure de l'action *in vitro* de *P. polymyxa* SGK2 sur *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F.verticillioides*, et *M. nivale*, agents de la fusariose du blé dur (*Triticum durum*), et de procéder à la recherche du moyen utilisé par cette souche bactérienne pour inhiber la croissance des mycètes tests (**figure 22, et tableau VIII**).

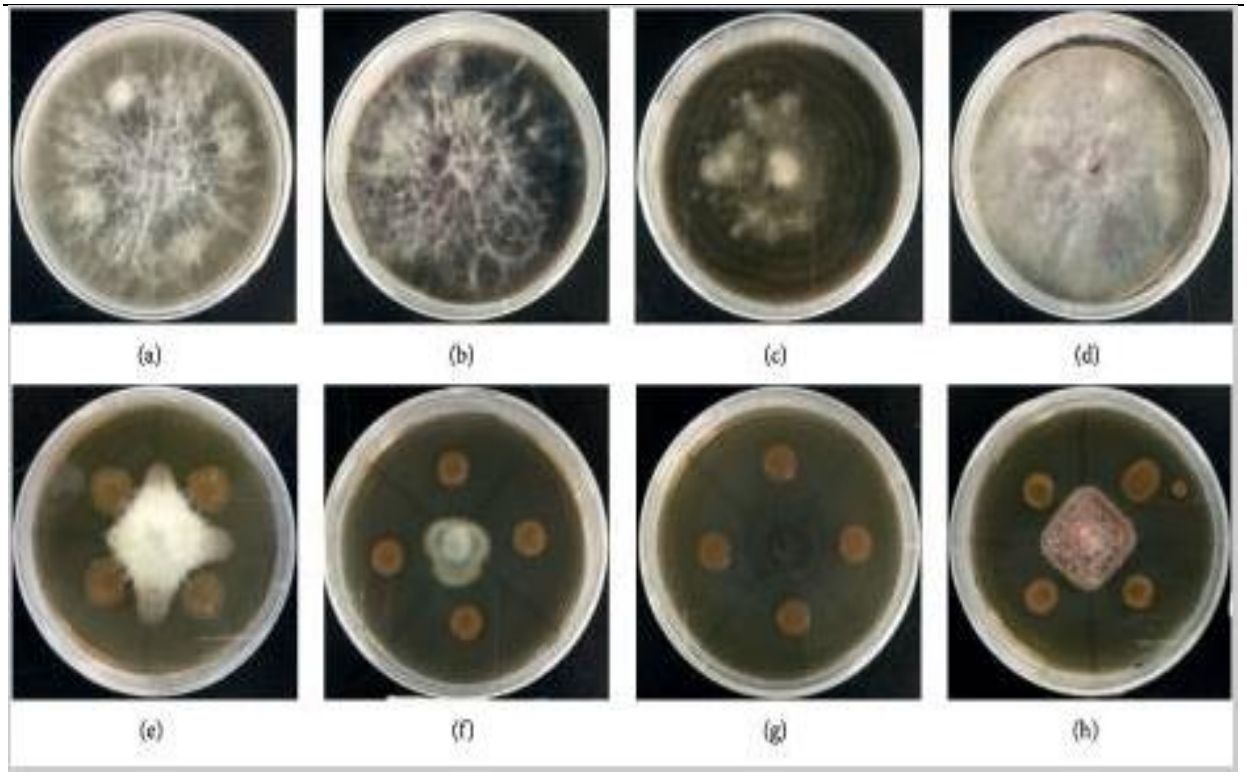


Fig 22 : Activités antifongiques *in vitro* de l'endophyte *P. polymyxa* SK1 contre quatre pathogènes fongiques. Un bouchon de champignon de 5 mm a été inoculé au centre du milieu PDA entouré de quatre points d'inoculum bactérien. Les plaques (a), (b), (c) et (d) sont des témoins de *Fusarium oxysporum, Botryosphaeria dothidea, Botrytis cinerea* et *Fusarium fujikuroi* , respectivement. Les plaques (e), (f), (g) et (h) contiennent des cultures doubles de SK1 et des pathogènes fongiques. Les activités antifongiques ont été mesurées comme la plage de coloration à partir de la taille y des zones d'inhibition des champignons pathogènes. Les zones d'inhibitions ont été exprimées en pourcentages.

Tableau VIII: Pourcentage de zones d'inhibition des pathogènes fongiques testés sur les milieux PDA inoculés avec P. polymyxa.

Isolat bactérien	**Pathogènes fongiques testés**			
	Fusarium oxysporum	***Botryosphaeria dothidea***	***Botrytis cinérea***	***Fusarium fujikuroi***
SK1	55,54 ± 2,89 %	66,67 ± 2,23 %	61,19 ± 3,12 %	60,71 ± 3,53 %

Les résultats obtenus montrent que la croissance mycélienne des souches témoins est plus importante par rapport à celle obtenue avec les différentes confrontations (PathogèneAntagoniste). Après 7 jours d'incubation, une action inhibitrice exercée par la souche SGK2 vis-à-vis de la croissance mycélienne a été observée. Les pourcentages d'inhibition, calculéspour les différentes confrontations sur les deux milieux de culture PDA et King B, sont indiqués dans le **Tableau IX.**

Tableau IX : Pourcentage d'inhibition de la croissance des quatre mycètes tests en présence de *P. polymyxa* SGK2 après 7 jours d'incubation à 28°C.

	Pourcentage d'inhibition (%)	
Milieux / Champignons	King B	PDA
F. verticillioides	37,41	12,47
F. culmorum	58,73	0,97
F.graminearum	70,84	3,13
M. nivale	66,11	1,41

La souche *P. polymyxa* SGK2 inhibe le développement des champignons dans les proportions variant de 37,41 à 70,84% et de 0,97 à 12,47% respectivement sur le milieu King B et le milieu PDA. *F. graminearum* semble être le plus sensible sur le milieu King B avec un pourcentage d'inhibition de 70,84%, tandis que *F. verticillioides* semble le plus sensible sur le milieu PDA avec un pourcentage d'inhibition de 12,47%. On peut constater que la croissance de *F. graminearum, M. nivale et F. culmorum* est fortement inhibée par *P. polymyxa* SGK2 sur le milieu King B, avec un pourcentage d'inhibition supérieur à 50%, alors que dans le milieu PDA, le pourcentage d'inhibition de ces trois champignons est inférieur à 4%, ceci

laisse supposer que le mécanisme d'action de *P. polymyxa* SGK2 est différent sur les deux milieux de culture.Le fort pouvoir inhibiteur exercé par la souche SGK2 vis-à-vis du mycète cible sur le milieu King B carencé en fer peut être expliqué par un phénomène de compétition pour cet élément.

Sur milieu PDA, l'inhibition de la croissance du *F. graminearum*, *F. culmorum* et *M. nivale* n'était pas bien marquée. Ceci s'expliquerait par la vitesse de croissance plus importante de ces mycètes sur ce milieu en comparaison avec celles developpées sur le milieu King B.

La comparaison de l'action *in vitro* de *P. polymyxa*avec les isolats de *Bacillus*(***Bacillus velezensis Lle-9)*** sur *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F.verticillioides*, et *M. nivale*, agents de la fusariose du blé dur (*Triticum durum*), a montré aussi une activité inhibitrice de la croissance des mycètes tests (**tableau X et figure 23**).

Tableau X : Pourcentage de zones d'inhibition des pathogènes fongiques testés sur les milieux PDA inoculés avec*Bacillus velezensis Lle-9*

Isolat bactérien	**Pathogènes fongiques testés**			
	Fusarium oxysporum	***Botryosphaeria dothidea***	***Botrytis cinérea***	***Fusarium fujikuroi***
Bacillus velezensis Lle-9	68,56 ± 2,35 %	61,67 ± 3,39 %	63,12 ± 2,83 %	55,82 ± 2,76 %

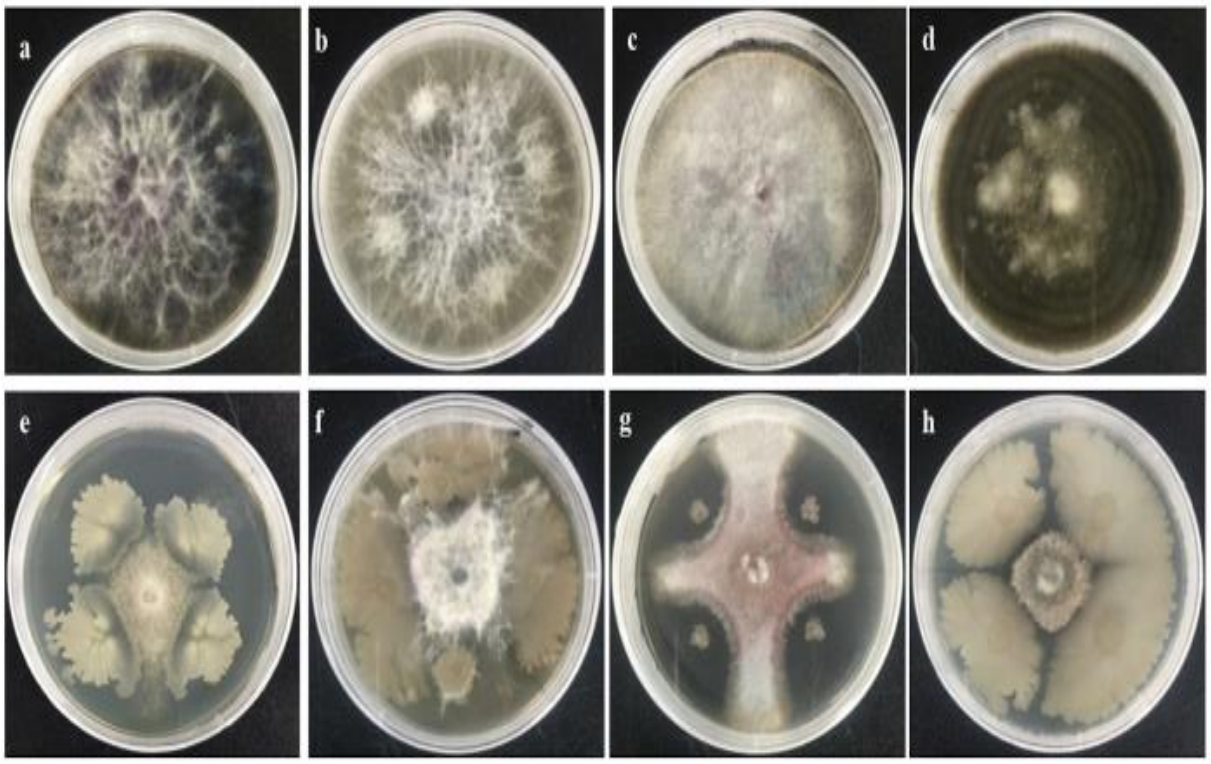


Fig 23: Activités antifongiques in vitro de la souche bactérienne endophyte isolée Lle-9 de Lilium leucanthum contre quatre pathogènes fongiques. (A) Un bouchon de champignon de 5 mm a été inoculé au centre du milieu PDA entouré de quatre taches d'inoculum bactérien. Les planches (A), (B), (C) et (D) sont des témoins de *Botryosphaeria dothidea*, *Fusarium oxysporum,Fusarium fujikuroi* et *Botrytis cinerea*, respectivement. Les plaques (E), (F), (G) et (H) contiennent des cultures doubles de Lle-9 et des champignons pathogènes. (B) Les activités antifongiques ont été mesurées en fonction de la taille des zones d'inhibition des champignons pathogènes. Les zones d'inhibition ont été exprimées en pourcentage.

a.2. Production des sédirophores:

Le potentiel de l'endophyte isolé pour la production de sidérophores a été évalué par des tests qualitatifs et quantitatifs. Les cellules bactériennes ont été inoculées en milieu liquide de citrate de fer (CAS), une méthode développée par Schwyn et Neilands **(Schwyn B., Neilands JB ;1987).** Le milieu CAS stimule la production de sidérophores. Les résultats répertoriés dans **Le Tableau XI**, ont montré que la souche *p. polymyxa* SK1 peut produire une concentration importante en sédirophores 41.23 ± 3.4PSU dans une concentration de 0 µM de citrate de fer, la

quantité la plus importante a été enregistré chez*B.velezensis* Lle-9 avec la même concentration.

Tableau XI: La production des siderophores par trois souches bactériennes .

Les souches	**Siderophores (PSU) at different Fe(III) citrate concentrations**		
	0 µM	**0.25 µM**	**3.0 µM**
p.polymyxa SK1	41.23 ± 3.4	36.32 ± 1.4	18.23 ± 0.9
P.aeruginosa Ld-08	33.23 ± 2.1	/	/
B.velezensis Lle-9	45.2 ± 3.6	35.1 ± 1.3	21.5 ± 1.2

a.3. Production des lectines :

Les lectines I et II isolées à partir de la souche de *P. polymyxa* 1460 ont été en mesure de supprimer la croissance des souches *Rhizobium leguminosarum* 252 et *Bacillus subtilis* 36 à presque toutes les concentrations testées (de 1 à 10 µg/mL). La lectine I était inhibitrice des souches *Azospirillum brasilense* 245 et *Erwinia carotovora* subsp. *citrulis* 603, tandis que la lectine II exerçait une activité bactéricide contre les souches *Xanthomonas campestris* B-610 et B-611 et *A. brasilense* 245. L'activité inhibitrice des lectines est considérée comme étant médiée par leurs interactions avec des récepteurs propres aux lectines, qui se produisent sur la membrane bactérienne, menant ainsi à des changements conformationnels dans la membrane et à la défaillance concomitante du métabolisme des cellules bactériennes (**Karpunina *et al.*, 2003**).

P. putida RW10S1, produit un composé qui cible sélectivement d'autres *Pseudomonas,* y compris *Pseudomonas aeruginosa* et *Pseudomonas syringae*. La promysaline est un nouveau type d'antibiotique à base d'acide salicylique qui est également nécessaire à la motilité de l'essaim et contribue à la formation du biofilm par son producteur. La biosynthèse de la promysaline est dépendante de Gac et repose sur un assemblage unique de gènes biosynthétiques. Plusieurs espèces

phytopathogènes de *Xanthomonas* sont inhibées par une souche sélectionnée de P. putida.

LLB (lectin-like bacteriocin) extrait de *P. putida*a un effet antagoniste contre :*Staphylococcus aureus, Streptococcus mitis, Proteus Mirabilis, Pseudomonas Aeruginosa, Klebsiella Pneumonia* et *Ecoli.*

a.4.Production des antibiotiques :

La production d'antibiotiques est une caractéristique fréquente, mais non uniforme de la souche de *P. polymyxa* (**Beatty et Jensen, 2002)**, ce qui peut contribuer à la lutte biologique contre les maladies bactériennes et les maladies fongiques des plantes. Elle est connue pour produire deux familles d'antibiotiques peptides codées dans les chromosomes (**Kim *et al.*, 2010a; Raza *et al.*, 2008)**. En outre, il existe de nombreux rapports de propriétés antimicrobiennes et antifongiques dans lesquelles la nature de l'agent inhibiteur n'est pas définie (**Raza *et al.*, 2008**), ce qui exige la présence de bactéries vivantes pour la suppression continue (**Dijksterhuis *et al.*, 1999**). La famille polymyxine-colistine-circuline comprend des polymyxines (A, B1, B2, C, D, E1, E2, M, S1 et T1), des polypeptines (A), de la polyxine, de la jolipeptine, et de saltavaline. La polymyxine B et la polymyxine E (colistine) sont utilisées dans un cadre clinique pour les activités antibactériennes contre une grande variété de bactéries à Gram négatif, y compris *Escherichia coli, Klebsiella* spp., *Enterobacter* spp., *Pseudomonas.aeruginosa* et *Acinetobacter* spp., *S almonella* spp., et certaines *Shigella* spp., *Pasteurella* spp., et *Haemophilus* spp (**Landman *et al.*, 2008; Park *et al.*, 2012**).

*Pseudomonas fluorescens*a la capacité de produire 5 antibiotiques qui sont :Fluviol (A, B, C, D, E).Le fluviol E était caractérisé par un large spectre d'action antimicrobienne. Il a inhibé la croissance des bactéries Gram-positives et Gram-négatives, avec une activité un peu plus faible contre les champignons.

b. Effet direct sur la croissance

Les effets favorisant la croissance des plantes de *P. polymyxa* ont été étudiés sur la croissance et la productivité de deux variétés *de Lilium* cultivées à partir de bulbes dans des conditions de serre.

Les bulbes des deux variétés cultivées commercialement, l'hybride asiatique « Tresor » et « White Heaven », ont été inoculés avec l'isolat endophyte SK1. À la fin de la croissance végétative des deux variétés, plusieurs paramètres de croissance morphologiques ont été mesurés. Ceux-ci comprenaient la hauteur de la plante, le nombre de pousses florifères, la longueur et la largeur des feuilles, le diamètre de la tige, le poids des bulbes et la longueur des racines. Une amélioration de la croissance végétative a été observée dans les deux variétés (**tableaux XII et figure 24**). La variété Tresor a montré une réponse positive à l'inoculation bactérienne en termes d'amélioration des paramètres de croissance .

Tableau XII : Analyse des paramètres de croissance de la variété Tresor après inoculation de *P. polymyxa* SK1.

Souche	Hauteur de la plante (cm)	Longueur vantail (mm)	Largeur vantail (mm)	Diamètre tige (mm)	Poids des bulbes (g)	Longueur racine (cm)
CK	47,8 ± 10,2 ^{un}	89,2 ± 11,3 ^{un}	9,7 ± 1,4 ^{un}	8,9 ± 0,7 ^{a}	12,9 ± 1,4 ^{un}	17,0 ± 3,8 ^{a}
SK1	55,1 ± 5,0 ^{b}	94,3 ± ^{8,6b}	11,1 ± 1,1 ^{un}	9,5 ± 1,0 ^{un}	14,3 ± 2,1 ^{un}	27,4 ± ^{3,1b}

Les valeurs dans une colonne avec des lettres différentes sont significativement différentes selon le test t de Student à *(P ≤ 0,05)*.

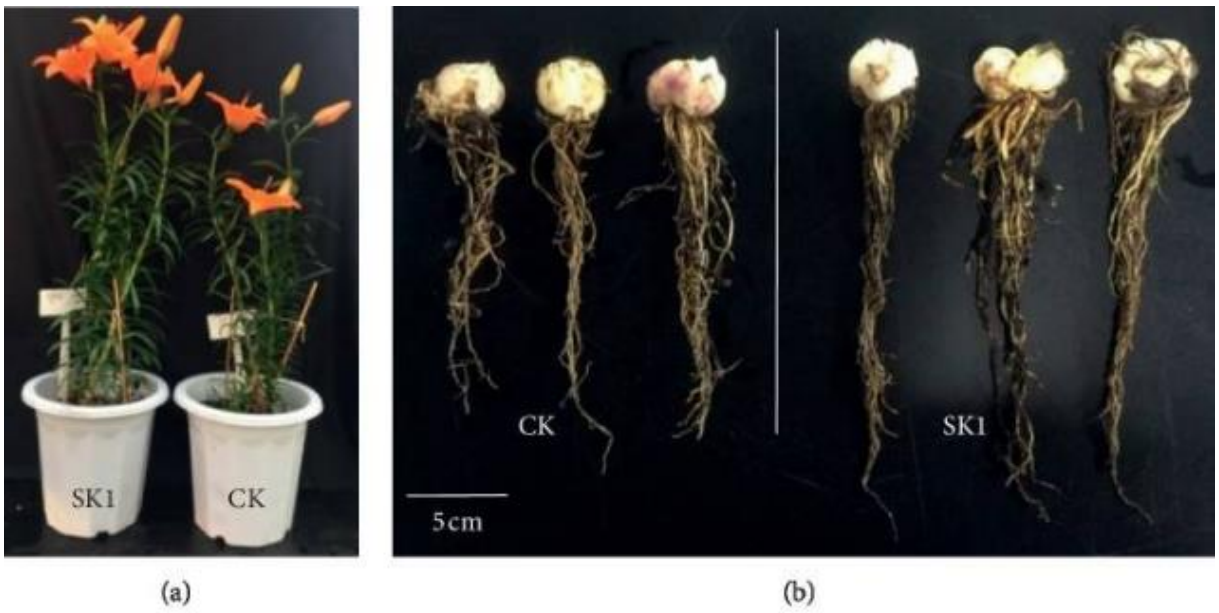


Fig 24: Effet de l'inoculation *polymyxa* SK1 sur la croissance de la variété Tresor.

L'inoculation des bulbes 'Tresor' avec *Pseudomonas aeruginosa* Ld-08 a eu un impact positif sur les paramètres testés, et certains attributs de croissance ont été significativement améliorés chez les plantes inoculées. Les plantes d'inoculation ont montré une croissance végétative et reproductive globalement améliorée par rapport aux plantes témoins non inoculées (**Tableau XIII et figure 25**).

L'inoculation des bulbes avec Ld-08 a entraîné une augmentation considérable de la hauteur des plantes.

Tableau XIII : Analyse des paramètres de croissance de la variété Tresor après inoculation de *Pseudomonas aeruginosa* Ld-08.

Traitements	**Hauteur de la plante (cm)**	**Longueur vantail (mm)**	**Largeur vantail (mm)**	**Diamètre tige (mm)**	**Longueur racine (cm)**	**Poids du bulbe (g)**
CK	44,8 ± 3,2 ^{un}	89,2 ± 8,7 ^{un}	9,7 ± 1,4 ^{un}	8,9 ± 0,7 ^{un}	16,9 ± 2,4 ^{a}	17,0 ± 1,8 ^{un}
Ld-08	50,3 ± 3,6 ^{b}	108,3 ± 6,8 ^{b}	10,9 ± 1,0 ^{un}	9,3 ± 1,0 ^{un}	26,4 ± 2,5 ^{b}	23,8 ± 2,4 ^{b}

Les valeurs dans une colonne avec des lettres différentes sont significativement différentes (valeur P ≤ 0,05) selon l'ANOVA et le test t de Student avec la correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples.

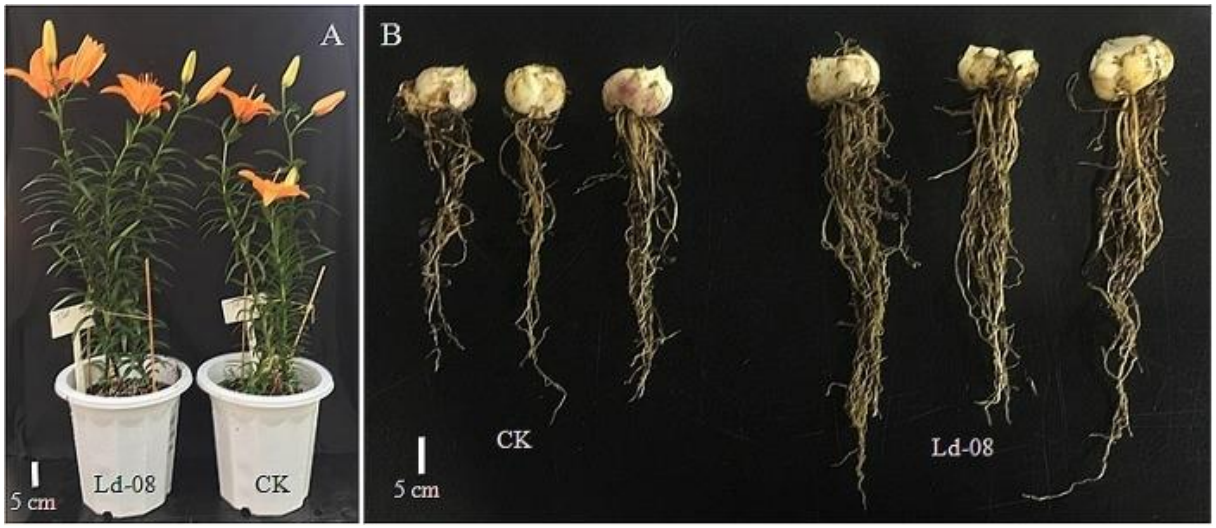


Fig 25 : Effet de l'inoculation*Pseudomonas aeruginosa* Ld-08sur la croissance de la variété Tresor.

6.1.2.2. Effet sur le rendement des plantes:

L'inoculation des plantules de maïs avec *P. polymyxa* CR1 a entraîné une croissance accrue des plantes par rapport aux témoins **(Tabeau XIV et Figure 26).** L'inoculation du maïs a entraîné une augmentation de (19 ± 2,3) % du poids sec de la plante entière par rapport au contrôle simulé après 8 semaines en comparaison avec les plants de maïs inoculés avec *Gluconacetobacter azotocaptans* DS1, qui a entraîné une augmentation de (13 ± 1,2) % du poids sec par rapport au témoin **(Mehnaz et *al.*,2006)**.

Tableau XIV: Effet de l'inoculation des plants de maïs sur le rendement en poids.

Inoculum	**Poids sec des plants en (%)**
***P. polymyxa* CR1**	19 % ± 2,3 %
***Gluconacetobacter azotocaptans* DS1**	13 % ± 1,2 %

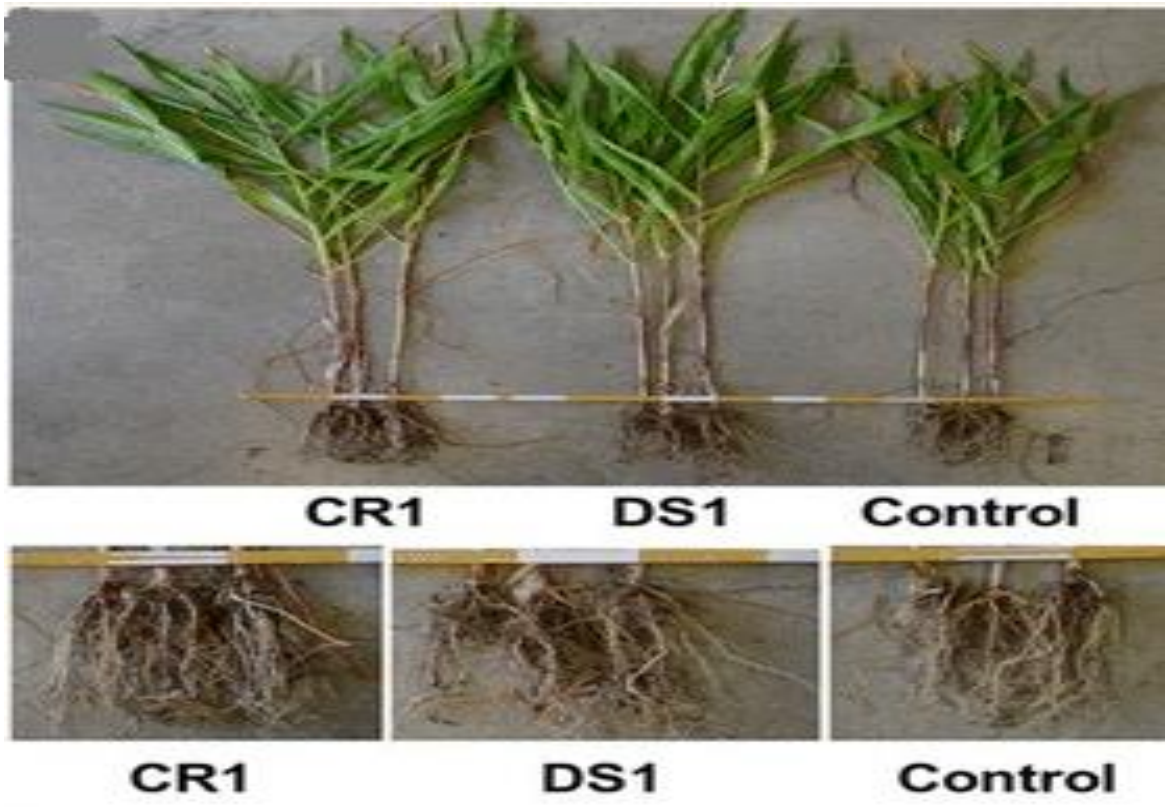


Fig 26 : Plants de maïs inoculés par trempage des graines avec *P. polymyxa* CR1 en référence à une rhizobactérie établie favorisant la croissance, Gluconacetobacter azotocaptans DS1 (**(Mehnaz et *al.*,2006).**

Conclusion

7. Conclusion:

L'application d'inoculum doit participer à une amélioration des pratiques agronomiques : augmentation en qualité et en quantité de la production, diminution des coûts, diminution des risques de pollution.

En termes de rentabilité de la culture, les facteurs limitants économiques sont surtout le coût de la semence, des traitements phytosanitaires et des engrais azotés.

L'utilisation de l'endophyte *Paenibacillus polymyxa* comme biofertilisant a montré des effets bénéfiques importants pour les végétaux. La nature antifongique de *P. polymyxa* a été confirmée par l'identification putative d'un certain nombre de métabolites secondaires bioactifs ayant des effets antimicrobiens signalés. Elle a montré de multiples effets favorisant la croissance des plantes qui ont entraîné une amélioration de la croissance végétative et reproductive des plantes. En raison de ces traits bénéfiques, l'endophyte *P. polymyxa* peut jouer un rôle important dans la fertilité du sol, la promotion de la croissance des plantes et le contrôle des maladies.

Cette étude a montré l'effet nettement antagoniste de *P. polymyxa* vis -à- vis aux agents responsables de des maladies des plantes notamment la fusariose du blé en Algérie. En effet, les essais de confrontations entre ces mycètes et *P.polymyxa*, que ce soit d'une façon directe sur milieu de culture ou bien à distance, ont révélé une inhibition de la croissance mycélienne des pathogènes testés. Dans le cas de la confrontation à distance, malgré l'absence d'un contact direct entre les pathogènes et l'agent antagoniste, une réduction du diamètre des colonies des mycètes est observée par rapport au témoin non traité. Cela prouve qu'en plus de son pouvoir de produire une (ou des) substance constitutive, une (ou des) substance inductible, il est donc préférable d'appliquer celle- ci afin qu'elle assure une sécrétion continue. *P. polymyxa* peut agir par la sécrétion de substances volatiles qui sont capables de stopper à distance le développement de l'agent pathogène. En se basant sur ces résultats, il est d'intérêt primordial d'utiliser la souche *P. polymyxa* en tant qu'agent de lutte biologique contre les micro-organismes phytopathogènes.

Références Bibliographiques

Acosta, M.P., Valdman, E., Leite, S., Battaglini, F., Ruzal, S. 2005. Biosorption Of Copper By *Paenibacillus Polymyxa* Cells And Their Exopolysaccharide. *World J. Microb. Biot.* 21:1157-1163.

Akhtar, M., Panwar, J. 2013. Efficacy Of Root-Associated Fungi And PGPR On The Growth Of *Pisum Sativum* (Cv. Arkil) And Reproduction Of The Root-Knot Nematode Meloidogyne Incognita. *J. Basic Microbiol.* 53:318-326.

Alvarez VM, Von Der Weid I, Seldin L And Santos ALS (2006) Infl Uence Of Growth Conditions On The Production Of Extracellular Proteolytic Enzymes In Paenibacillus Peoriae NRRL BD-62 And Paenibacillus Polymyxa SCE2. Lett Appl Microbiol 43:625–630.

Amina, Azi; Bensakhreya, Amal; Fella Temzi, Samira (Encadreur)2021.

Anton Hartmann, Michael Rothballer Et Michael Schmid, Lorenz Hiltner, 2008.« A Pioneer In Rhizosphere Microbial Ecology And Soil Bacteriology Research », Plant And Soil, Vol. 312, No 1-2, Novembre, P. 7.Antonie Van Leeuwenhoek 113: 1539–1558.

Anurag Yadav, Kusum Yadav, Anupam Vashistha(2016)Phosphate Solubilizing Activity Of *Pseudomonas Fluorescens* PSM1 Isolated From Wheat Rhizosphere *Journal Of Applied And Natural Science* 8 (1): 93 – 96.

Ash C, Farrow J, Wallbanks S, Collins M. Phylogenetic Heterogeneity Of The Genus *Bacillus* Revealed By Comparative Analysis Of Small-Subunit-Ribosomal RNA Sequences. Lett Appl Microbiol. 1991;13:202–6.

Ash, C., F.G. Priest, and M.D. Collins. 1993. Molecular identification of rRNA group 3 bacilli (Ash, Farrow, Wallbanks and Collins) using a PCR probe test. Proposal for the creation of a new genus Paenibacillus. Antonie Van Leeuwenhoek. 64(3-4): 253-260.

Ash, C., Priest, F.G., And Collins, M.D. (1993) Molecular Identification Of Rrna Group 3 Bacilli (Ash, Farrow, Wallbanks And Collins) Using A PCR Probe Test.

Ashraf Tubeileh. Photosynthèse, Répartition Des Assimilats Et Rhizodéposition Chez Le Maïs (Zea Maysl.) Soumis A La Compaction Du Sol. Sciences Agricoles. Institut National Polytechnique De Lorraine,2000. France.

ATLAS Francais Des Bacteries Du Sol Chez Biotope Editions Paru En 2018 , La Microbiologie Moléculaire Au Service Du Diagnostic Environnemental Par L'ademe Dans La Collection Expertises Paru En 2017 ; Les Sols Et La Vie Souterraine , Des Enjeux Majeurs En Agroécologie , Des Editions Quae, 2017 ; Les Sols, Intégrer Leur Multifonctionnalité Pour Une Gestion Durable , Des Editions Quae,2016....Pour

BASHAN, Y. et DE-BASHAN, L.E., 2005. BACTERIA | Plant Growth-Promoting. In : Encyclopedia of Soils in the Environment. Oxford : Elsevier. p. 103-115. ISBN 978-0-12-348530-4.

BAZOT Stéphane 2005 Contribution A L'étude De L'allocation Des Photo Assimilats Récents Dans La Plante Et La Rhizosphère Chez Une Graminée Pérenne ,Thèse De Doctorat ,Science Agricols Institut National Polytechnique De Lorraine 2005 France.

Beirinckx, S., Viaene, T., Haegeman, A., Debode, J.,Amery, F., Vandenabeele, S., Et Al. (2020) Tapping Into The Maize Root Microbiome To Identify Bacteria That Promote Growth Under Chilling Conditions. Microbiome 8: 54.

Bisaria, V.S. Et Ghose, T.K. 1981. Biodegradation Of Cellulosic Materials : Substrates,Microorganisms, Enzymes And Products. Enz. Microbiol. Technol. 3, 90-104.

Budi SW, Van Tuinen D, Arnould C, Dumas-Gaudot E, Gianinazzi-Pearson V And Gianinazzi S (2000) Hydrolytic Enzyme Activity Of Paenibacillus Sp. Strain B2 And Effects Of The Antagonistic Bacterium On Cell Integrity Of Two Soil-Borne Pathogenic Fungi. Appl Soil Ecol 15:191–199.

BOHN-COURSEAU, I., 2010. Auxin: A major regulator of organogenesis. In: De´veloppement ve´ge´tatif des plantes, Georges Pelletier, Jean-François Morot-Gaudy. Avril 2010. Vol. 333, n° 4, p. 290-296. DOI 10.1016/j.crvi.2010.01.004.

BOURIQUET, R. « Phytohormones ou hormones ve´ge´tales ». In : Universalis e´ducation [en ligne]. Encyclopædia Universalis, consulte´ le 21 avril 2016. Disponible sur http://www.universalis- edu.com/encyclopedie/phytohormones-hormones-vegetales/- Rôle des exopolysaccharides bactériens dans le domaine agroalimentaire

Budi SW, Van Tuinen D, Arnould C, Dumas-Gaudot E, Gianinazzi-Pearson V And Gianinazzi S (2000) Hydrolytic Enzyme Activity Of Paenibacillus Sp. Strain B2 And Effects Of The Antagonistic Bacterium On Cell Integrity Of Two Soil-Borne Pathogenic Fungi. Appl Soil Ecol 15:191–199.

Bulgarelli, D., Rott, M., Schlaeppi, K., Ver Loren Van Themaat, E., Ahmadinejad, N., Assenza, F., Et Al. (2012) Revealing Structure And Assembly Cues For Arabidopsis Root-Inhabiting Bacterial Microbiota. Nature 488: 91–95.

Cherchali Amina 2014 Implication De Paenibacillus Sp Dans Les Mécanismes De Tolérance Au Stress Hydrique De Blé Dur Triticum Durum (Desf.),Thèse De Magister Université Des Sciences Et De Le Technologie Houari Boumediene Algérie .

CHOUDHARY, D.K., PRAKASH, A. et JOHRI, B.N., 2007. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. In : Indian Journal of Microbiology. De´cembre 2007. Vol. 47, n° 4, p. 289-297. DOI 10.1007/s12088-007-0054-2.

Connor N. Sible, Juliann R. Seebauer et Frederick E. Below (agronomie -2021)-Biostimulants végétaux : A Categorical Review, Their Implications for Row Crop Production, and Relation to Soil Health Indicators -

Curl EA., Truelove B. 1986. The Rhizosphere. Ed. *Springer Verlag*. Berlin, Germany.

Da Mota, F.F., Gomes, E.A., Seldin, L. 2008. Auxin Production And Detection Of The Gene Coding For The Auxin Efflux Carrier (AEC) Protein In *Paenibacillus Polymyxa*. *J. Microbiol.* 46:257-264.

De Mas, C., Jansen, N.B., Tsao, G.T. 1988. Production Of Optically Active 2, 3-Butanediol By *Bacillus Polymyxa*. *Biotechnol. Bioeng*. 31:366-377.

DOBBELAERE, S., VANDERLEYDEN, J. et OKON, Y., 2003. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. In : Critical Reviews in Plant Sciences. Mars 2003. Vol. 22, n° 2, p. 107-149. DOI 10.1080/713610853.

Dr W, Mezaghcha .2019-2020. « Cours de microbiologie ». Sétif : Faculté de médecine de université de Sétif.

DRUEGE, Uwe, 2006. Ethylene and Plant Responses to Abiotic Stress. In : KHAN, Dr Nafees A. (e´d.), Ethylene Action in Plants. S l. : Springer Berlin Heidelberg. p. 81-118. ISBN 978-3-540-32716-5.

Dunn C, Delany I, Fenton A And O'Gara F (1997) Mechanisms Involved In Biocontrol By Microbial Inoculants. Agronomie 16:721–729.

Edwards, J., Johnson, C., Santos-Medellín, C., Lurie, E., Podishetty, N.K., Bhatnagar, S., Et Al. (2015) Structure, Variation, And Assembly Of The Root-Associated Microbiomes Of Rice. Proc Natl Acad Sci U S A 112:E911–E920.

Elizabeth T. Alori, Bernard R. Glick et Olubukola O. Babalola (Frontiers in Microbiology - 2017)-La solubilisation microbienne du phosphore et son potentiel d'utilisation en agriculture durable -

FELGEN TREU C. (2014) Les Exudats Racinaire L'essence Meme Des Sols TCS N=79,18-27.

Gaby, J.C., Buckley, D.H. 2012. A Comprehensive Evaluation Of PCR Primers To Amplify The Nifh Gene Of Nitrogenase. *PLOS ONE* 7:E42149.

Girmay Kalayu (Revue internationale d'agronomie - 2019)-Les micro-organismes solubilisateurs de phosphate : Promising Approach as Biofertilizers - Solubilisation bactérienne du phosphate .

GLICK, B.R., 2012. Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and applications. In: Scientifica. Octobre 2012. Vol. 2012, p. 1-15. DOI 10.6064/2012/963401.

GLICK, B.R., 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. In : Microbiological Research. Janvier 2014. Vol. 169, n° 1, p. 30-39. DOI 10.1016/j.micres.2013.09.009.

Gracia Gonza´Lez-Blasco, Juliana Sanz-Aparicio, Beatriz Gonza´Lez, Juan A. Hermoso, And
Julio Polaina 2000 Directed Evolution Of B-Glucosidase A From *Paenibacillus*

Polymyxa To Thermal Resistance THE JOURNAL OF BIOLOGICAL CHEMISTRY 13708–13712.

Grayston SJ., Vanghan D., Jones D. 1996. Rhizosphere Carbon Flow In Trees, In Comparison With Annual Plants: The Importance Of Root Exudation And Its Impact On Microbial Activity And Nutrient Availability. *Applied Soil Ecology* 5, 29-56.

Guemouri-Athmani S, Berge O, Bourrain M, Mavingui P, Thiéry JM, Bhatnagar T And Heulin T (2000) Diversity Of Paenibacillus Polymyxa In The Rhizosphere Of Wheat (Triticum Durum) In Algerian Soils. Eur J Soil Biol 36:149–159.

Hesham, A.E., Hashem, M. 2011. Molecular Genetic Identification Of Yeast Strains Isolated From Egyptian Soils For Solubilization Of Inorganic Phosphates And Growth Promotion Of Corn Plants. *J. Microbiol. Biotechn.* 21:55-61.

Hoffland E., Van Den Boogaard R., Nelemans J., Findenegg G. 1992. Biosynthesis And Root Exudation Of Citric And Malic Acids In Phosphate-Starved Rape Plants. *New Phytologist* 122, 675-680.

http://aquaportail.com

http://futurascience.com

http://journals.asm.org

http://learn.univsba.dz/pluginfile.php/14123/COURSE/SUMMARY/CHAPITRE1,généralité sur les sols.

http://techniques-ingenieur.fr

http://uel.unisciel.fr.

https://www.ec.gc.ca/ese-ees/default.asp?lang=Fr&n=9F3909AA-1&wbdisable=false

https://www.larousse.fr.

Ishii Y, Ohshiro T, Aoi Y, Suzuki M And Izum Y (2000) Identification Of The Gene Encoding A NAD(P)H-Flavin Oxidoreductase Coupling With Dibenzothiophene (DBT)-Desulfurizing Enzymes From The DBT-Nondesulfurizing Bacterium Paenibacillus Polymyxa A-L. J Biosci Bioeng 90:220–222.

Isorna P, Polaina J, Latorre-García L, Cañada FJ, González B And Sanz-Aparicio J (2007) Crystal Structures Of Paenibacillus Polymyxa B-Glucosidase B Complexes Reveal The Molecular Basis Of Substrate Specificity And Give New Insights Into The Catalytic Machinery Of Family I Glycosidases. J Mol Biol 371:1204–1218.

Jones DL., Darrah PR. 1994. Amino-Acid Influx At The Soil-Root Interface Of *Zea Mays* L. And Its Implications In The Rhizosphere. *Plant And Soil* 163, 1–12.

Judicial Commission Of The International Committee On Systematics Of Prokaryotes. (2005) The Type Species Of The Genus Paenibacillus Ash Et Al. 1994 Is Paenibacillus Polymyxa. Opinion 77. Int J Syst Evol Microbiol 55: 513–513.

Karpunina, L., Mel'nikova, U.Y., Suslova, Y.V., Mukhacheva, E., Ignatov, V. 2003. The Bactericidal Activity Of Lectins From Nitrogen-Fixing Bacilli. *Microbiology* 72:300-304.

KLOEPPER, J.W., LEONG, J., TEINTZE, M., SCHROTH, M.N., 1980. Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. In : Nature. Vol. 286, n°1, p. 885-886. DOI 10.1038/286885a0.

KONIETZNY, U. et GREINER, R., 2004. Bacterial phytase: potential application, in vivo function and regulation of its synthesis. In : Brazilian Journal of Microbiology. Juin 2004. Vol. 35, n° 1-2, p. 12-18. DOI 10.1590/S1517-83822004000100002.

Lakhtin, V., Lakhtin, M., Alyoshkin, V. 2011. Lectins Of Living Organisms. The Overview. *Anaerobe* 17:452-455.

Lal, S., And Tabacchioni, S. (2009) Ecology And Biotechnological Potential Of Paenibacillus Polymyxa: A Minireview. Indian J Microbiol 49: 2–10.

Lebeis, S.L. (2014) The Potential For Give And Take In Plantmicrobiome Relationships. Front Plant Sci 5: 287.

LEMANCEAU P.,BRIAT J.F. Interactions Plantes Microorganismes Telluriques Au Service De L'agro-Ecologie.

Les Flux D'énergie De La Plante Vers Le Sol » [Archive], Sur *Jardinons Sol Vivant !*, 16 Mai 2012(Consulté Le 16 Décembre 2018).

Lespinat P.A. et Berlier Y., 1975- Les facteurs externes agissant sur l'excrétion racinaire. C.R. Coll. " Rhizosphère". Bull. Soc. Bot. Fr., 122 , 21-30.

Lindberg T And Granhall U (1984) Isolation And Characterization Of Dinitrogen-Fixing Bacteria From The Rhizosphere Of Temperate Cereals And Forage Grasses. Appl Environ Microbiol 48:683-689 .

Lindberg T, Granhall U And Tomenius K (1985) Infectivity And Acetylene Reduction Of Diazotrophic Rhizosphere Bacteria In Wheat (Triticum Aestivum) Seedlings Under Gnotobiotic Conditions. Biol Fertil Soils 1:123–129.

Lombi. E, 2001.Trace Elements In The Rhizosphere. CRC Press. Cité Dans Microbial Health Of The Rhizosphere.

Lynch JM., Whipps JM. 1990. Substrate Flow In The Rhizosphere. *Plant And Soil* 129, 1-10.

Malboobi, M.A., Owlia, P., Behbahani, M., Sarokhani, E., Moradi, S., Yakhchali, B., Deljou, A., Heravi, K.M. 2009. Solubilization Of Organic And Inorganic Phosphates By Three Highly Efficient Soil Bacterial Isolates. *World J. Microb. Biot.* 25:1471-1477.

Mankad, T., Nauman, E. 1992. Effect Of Oxygen On Steady-State Product Distribution In *Bacillus Polymyxa* Fermentations. *Biotechnol. Bioeng*. 40:413-426.

MARQUEZ Andrea. ,2021 Rhizosphère Définition Composition Et Importance .

Mathieu C. et Pieltain F., 2003 - Analyse chimique des sols, méthodes choisies, Ed : Tec et Doc Lavoisier, 250p.

Matthew C., Kemball WD. 1997. Allocation Of Carbon-14 To Roots Of Different Ages In Perennial Ryegrass *(Lolium Perenne* L.). Proceedings XVIII International Grasslands Congress, Canada, Section 7. Pp1-2.

Mavingui P., 1992. Adaptation des Bacillus polymyxa du sol à la rhizosphère du blé : approche populationnelle de la diversité. Thèse de Doctorat- Nancy I, 147p.

Mavingui, P., Heulin, T. 1994.*In Vitro* Chitinase And Antifungal Activity Of A Soil, Rhizosphere And Rhizoplane Population Of *Bacillus Polymyxa*. *Soil Biol. Biochem*. 26:801-803.

Meena, V., Mishra, P., Bisht, J., And Pattanayak, A. (Eds). Singapore: Springer, Pp. 165–191.

Mohd Din, Abd Rahman Jabir; Rosli, Mohamad Azzuan; Mohamad Azam, Zaheda; Othman, Nor Zalina; Et Al. 2020 Paenibacillus Polymyxa Role Involved In Phosphate Solubilization And Growth Promotion Of Zea Mays Under Abiotic Stress Condition Proceeding Of The National Academy Of Sciences, INDIA Section B .Biologicql Sciences 90, 63-71.

Morales, P., Madarro, A., Pérez-González, J.A., Sendra, J., Pinaga, F., Flors, A. 1993. Purification And Characterization Of Alkaline Xylanases From *Bacillus Polymyxa*. *Appl. Environ. Microbiol.* 59:1376-1382.

MORRISSEY, J. et GUERINOT, M.L., 2009. Iron uptake and transport in plants: The good, the bad, and the ionome. In : Chemical reviews. Octobre 2009. Vol. 109, n° 10, p. 4553-4567. DOI 10.1021/cr900112r.

NAMBARA, E., 2013. Plant Hormones A2 – Maloy, Stanley. In : HUGHES, Kelly (e´d.), Brenner's Encyclopedia of Genetics (Second Edition). San Diego : Academic Press. p. 346-348. ISBN 978-0-08-096156-9.

Nielsen, P., Sørensen, J. 1997. Multi-Target And Medium-Independent Fungal Antagonism By Hydrolytic Enzymes In *Paenibacillus Polymyxa* And *Bacillus Pumilus* Strains From Barley Rhizosphere. *FEMS Microbiol. Ecol.* 22:183-192.

Padda, K.P., Puri, A., And Chanway, C.P. (2017a) Paenibacillus Polymyxa: A Prominent Biofertilizer And Biocontrol Agent For Sustainable Agriculture. In Agriculturally Important Microbes For Sustainable Agriculture.

Pham PL, Taillandier P, Delmas M And Strehaiano P (1998) Production Of Xylanases By Bacillus Polymyxa Using Lignocellulosic Wastes. Indust Crops Prod 7:195–203.

Priest FG, Goodfellow M, Todd C. A Numerical Classification Of The Genus *Bacillus*. J Gen Microbiol. 1988;134:1847–82.

Raza, W., Yang, W., Shen, Q. 2008. *Paenibacillus Polymyxa*: Antibiotics, Hydrolytic Enzymes And Hazard Assessment. *J. Plant Pathol.* 90:419-430.

Rovira AD. 1969. Plant Root Exudate. *Botany Revue* 35, 35-57.

Rovira AD. 1979. Biology Of The Soil-Root Interface. In: Harley, J.L.; Russel, R.S. (Ed.) *The Soil Root Interface*. New York: Academic Press, 145-160.

Rovira AD., Foster RC., Martin JK. 1979. Note On Terminology: Origin, Nature And Nomenclature Of The Organic Materials In The Rhizosphere. In: *The Soil-Root Interface* (J. C. Harley & R. Scott-Russell Eds.). Academic Press, London.

Sazwani Daud N, Jabir Mohd Din A, Azzuan Rosli M, Azam Z, Nor Zalina O , Roji Sarmidi M.,2019- Paenibacillus polymyxa bioactive compounds for agricultural and biotechnological applications. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology,18.P1-7.

Seldin L And Penido EGC (1986) Identification Of Paenibacillus Azotofixans Using API Tests. Antonie Van Leeuwenhoek 52:403-409.

Shade, A., Jacques, M.-A., And Barret, M. (2017) Ecological Patterns Of Seed Microbiome Diversity, Transmission, And Assembly. Curr Opin Microbiol 37: 15–22.

SHAMOOT Saad M Lain Mcdonald & W. V. Bartholomew, « Rhizo-Deposition Of Organic Debris In Soil », *Soil Science Society Of America Journal Abstract*, Vol. 32, N° 6, 1968, P.817-820(DOI10.2136/Sssaj1968. 03615995003200060031x).

Siddiqui, Z., Akhtar, M. 2008. Effects Of Antagonistic Fungi And Plant Growth-Promoting Rhizobacteria On Growth Of Tomato And Reproduction Of The Root-Knot Nematode, *Meloidogyne Incognita*. *Australas. Plant Pathol.* 38:22-28.

Siddiqui, Z.A., Baghel, G., Akhtar, M. 2007. Biocontrol Of *Meloidogyne Javanica* By *Rhizobium* And Plant Growth-Promoting Rhizobacteria On Lentil. *World J. Microb. Biot.* 23:435-441.

SOMERS, E., VANDERLEYDEN, J. et SRINIVASAN, M., 2004. Rhizosphere Bacterial Signalling: A Love Parade Beneath Our Feet. In : Critical Reviews in Microbiology. 1 janvier 2004. Vol. 30, n° 4, p. 205-240. DOI 10.1080/10408410490468786.

Souad Athmani-Guemouri, Lamia Lounaci, Reda Djebbar, Rabah Athmani ; Dégradation Du Xyloglucane Par Les Souches De Paenibacillus Polymyxa Isolées De La Rhizosphère Du Blé Dur Sur Des Sols Algériens, Algerian Journal Of Natural Products 2:2 (2014) 43-55.

SOUZA, R. de, AMBROSINI, A. et PASSAGLIA, L.M.P., 2015. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. In : Genetics and Molecular Biology. 2015. Vol. 38, p. 401 – 419.

Suslow, T.V. 1982. Rôle Of Root-Colonizing Bacteria In Plant Growth. Pages 187-222 *In*m.S. Mount Et G.H. Lacy.(Réds.)Phytopathogenic Prokaryotes. Vol. 1. Académie Press, New York.

Timmusk, S. 2003. Mechanism Of Action Of The Plant Growth Promoting Bacterium *Paenibacillus Polymyxa*.Université De Uppsala. Accès : Https://Uu.Diva-Portal.Org/Smash/Get/Diva2:163648/FULLTEXT01.Pdf.

Timmusk, S., Grantcharova, N., Wagner, E.G.H. 2005.*Paenibacillus Polymyxa* Invades Plant Roots And Forms Biofilms. *Appl. Environ. Microbiol.* 71:7292-7300.

Timmusk, S., Nicander, B., Granhall, U., Tillberg, E. 1999. Cytokinin Production By *Paenibacillus Polymyxa*. *Soil Biol. Biochem.* 31:1847-1852.

VAN LOON, L.C., BAKKER, P.A.H.M. et PIETERSE, C.M.J., 1998. Systemic resistance rnduced by rhizosphere bacteria. In : Annual Review of Phytopathology. September 1998. Vol. 36, n° 1, p. 453-483. DOI 10.1146/annurev.phyto.36.1.453.

VERHAGEN, B.W.M., TROTEL-AZIZ, P., COUDERCHET, M, HO¨FTE, M. et AZIZ, A., 2010. Pseudomonas spp.-induced systemic resistance to Botrytis cinerea is associated with induction and priming of defense responses in grapevine. In : Journal of Experimental Botany. 2010. Vol. 61, n° 1, p. 249-260. DOI 10.1093/jxb/erp295.

VESSEY, K., 2003. Plant growth-promoting rhizobacteria as biofertilizers. In : Plant and soil. 2003. Vol. 255, p. 571-586.

Weller, D. M. 1988. Biological Control Of Soilborne Plant Pathogens In The Rhizosphere With Bacteria. Annu. Rev. Phytopathol. 26: 379-407.

Weselowski,B.,Nathoo, N.,Eastman,A.W.,MacDonald, J.&Yuan,Z.C.isolation, identification and characterization of paenibacilluspolymyxa CR1 with potentials for biopesticide,biofertilization ,biomass degradation and biofuel production .BMC microbiol.(2016) doi:10.1186/s12866-016-0860-y.

Whipps JM., Lynch JM. 1985. Energy Losses By The Plant In Rhizodeposition. Annual Process Phytochem Soc Europe 26, 59–71.

Wissal Elhaissoufi, Cherki Ghoulam, Abdellatif Barakat, Youssef Zeroual, Adnane Bargaz (Journal of Advanced Research – 2022- Une force motrice clé de la rhizosphère permettant une meilleure efficacité d'utilisation du P et une meilleure productivité des cultures.

XIE, H., PASTERNAK, J.J. et GLICK, B.R., 1996. Isolation and characterization of mutants of the plant growth-promoting rhizobacterium Pseudomonas putida GR12-2 that overproduce indoleacetic acid. In : Current Microbiology. Vol. 32, n° 2, p. 67-71. DOI 10.1007/s002849900012.

ZAIDI, A., AHMAD, E., KHAN, M.S., SAIF, S. et RIZVI, A., 2015. Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in sustainable production of vegetables: Current perspective. In: Scientia Horticulturae. Septembre 2015. Vol. 193, p. 231-239. DOI 10.1016/j.scienta.2015.07.020.

Zeigler DR. The Family Paenibacillacea. In: Strain Catalog And Reference.Columbus: Bacillus Genetic Stock Center; 2013. P. 1–32.

Zhou, L., Zhang, T., Tang, S., Fu, X., And Yu, S. (2020) Pangenome Analysis Of Paenibacillus Polymyxa Strains Reveals The Mechanism Of Plant Growth Promotion And Biocontrol.

(*) :https://sante.journaldesfemmes.fr/fiches-maladies/2641565-bacterie-saprophyte-definition-exemple-peau-commensale-environnement/

(**) :https://altibbi.com/%D9%85%D8%B5%D8%B7%D9%84%D8%AD%D8%A7%D8%AA-%D8%B7%D8%A8%D9%8A%D8%A9/%D8%A7%D8%B9%D8%B4%D8%A7%D8%A8-%D8%B7%D8%A8%D9%8A%D8%A9/%D8%B3%D8%B1%D8%A7%D8%AA%D9%8A%D8%A9

(***) :https://parlonssciences.ca/ressources-pedagogiques/documents-dinformation/les-virus.

(****)https://www.nature.com/articles/s41598-017-06160-9.

(*****) https://www.nature.com/articles/s41598-019-42572-5.

(******)http://pubchem.ncbi.nih.gov.

(*******)https://www.researchgate.net/publication/7497862_Paenibacillus_polymyxa_Invades_Plant_Roots_and_Forms_Biofilms.