



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère De l'Enseignement Supérieur et De la
Recherche Scientifique
Université Abbes Laghrou-Khenchela
Faculté Des Sciences De La Nature Et De La Vie
Département : Biologie Moléculaire Et Cellulaire



MEMOIRE

Présenté pour l'obtention du diplôme de

Master académique

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : GENETIQUE

Thème

La génétique des caractères PGP des Rhizobactérie

Encadré par :Dr SEBIHI Fatima Zohra

Présenté par:

Bougandoura Abdelhak

Devant le jury:

Présidente : BENDJEMANA Katia Pr Université Abbés Laghrou Khenchela

Directrice : SEBIHI Fatima Zohra MCA Université Abbés Laghrou Khenchela

Examinatrice : DEROUICHE Faouzia Dr Université Abbés Laghrou Khenchela

Année universitaire 2023-2024

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

Remerciements

Avant toute chose, je tiens à remercier **Dieu** le tout puissant, pour m'avoir donné la force, la patience et la volonté pour réaliser ce travail.

Je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à mon rapporteur, Dr. Sebihi Fatima Zohra, enseignante à l'université Abbes Laghrour de Khenchela. Elle a suivi mes travaux avec intérêt et m'a prodigué de bons conseils. Elle m'a également redonné courage et m'a aidé à traverser des moments difficiles. Je lui suis reconnaissant(e) pour son soutien et son attention. Merci de m'avoir guidé(e) avec patience pour mener à bien ce travail.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude envers les membres du jury : **le Pr. Bendjemana Katia et le Dr. Derouiche Faouzia.**

Un grand merci à toutes et à tous

Dédicace

Je dédie ce travail :

A mon soutien moral et source de joie et de bonheur , mon exemple éternel,

la source de mes efforts :

Mes parents

Je vous dédie mon succès et ma supériorité pour, vous patience, vous précieux conseils, ainsi que vous encouragement et la confiance qui m'ont toujours accordé.

A ma force et mon soutien pour toujours à mes frères : **Mohamed , Walid , Mustafa**

A tous mes sœurs : **Imane , Khaoula , Assia , Ilhem , Mariem**

Aux personnes dont j'ai bien aimé la présence dans ce jour , je dédie ce travail dont le grand plaisir leurs revient en premier lieu pour leurs conseils , aides , et encouragements.

Mme **Sebihi Fatima Zohra** , je la remercie pour ses encouragement et aussi pour l'effort fournis.

Abdelhak

Table des matières

Remerciements	I
Dédicace.....	II
Résumé	III
Liste des figures.....	IV
Liste des tableaux.....	V
Liste des abréviations.....	VI
Introduction :.....	1
Revue bibliographique.....	2
1-Les Rhizobactéries :	3
2-Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes PGPR :	3
3-Mécanisme d'action de PGPR :	4
3-1-Mécanismes directs :	5
3-1-1-La fixation de l'azote :.....	5
3-1-2-La solubilisation du phosphate :.....	6
3-1-3-La production des phytohormones :	7
3-1-3-1-Production d'acide indole-acétique :.....	8
3-1-3-2-Rôles de L'AIA :	10
3-1-3-3-Cytokinine :.....	11
3-1-3-4-Gibbérelline :.....	12
3-1-4-Production de sidérophore :.....	12
3-1-5-Production des EPS :.....	13
3-1-6-Production des solutés compatibles :.....	14
3-2-Mécanismes indirects :.....	14
3-2-1-Antibiose :.....	14
3-2-2-Enzymes lytiques :	15
3-2-3-La compétition pour l'espace et les nutriments :	15
3-2-4-Résistance Systémique Induite (ISR) :.....	15

3-2-5-Production du cyanure d'hydrogène :	16
4-La génétique des caractéristiques des pgpr :.....	16
4-1-Nitrogénase et gènes de fixation d'azote :	16
4-2-Génétique de la biosynthèse de l'IAA :	20
4-3-Génétique de la solubilisation du phosphate :.....	21
4-4-La génétique de la biosynthèse des sidérophores :.....	24
Conclusion	27
Références bibliographiques	29

Résumé

La génétique des caractères Pgp des Rhizobactérie

Les PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) sont des bactéries bénéfiques qui colonisent les racines des plantes et stimulent leur croissance par divers mécanismes génétiques. Ce travail étudie les aspects génétiques des PGPR, notamment les gènes impliqués dans la fixation de l'azote, la solubilisation des phosphates, la production de phytohormones comme l'auxine, et la suppression des maladies par la production de sidérophores. Les études génomiques ont révélé des réseaux complexes de régulation génétique qui permettent aux PGPR d'adapter leurs fonctions en réponse aux conditions environnementales et aux besoins des plantes hôtes. La recherche sur la génétique des PGPR non seulement approfondit notre compréhension sur les interactions plante-microbe, mais ouvre également des avenues pour l'ingénierie de souches bactériennes optimisées pour une agriculture durable, réduisant la dépendance aux intrants chimiques et améliorant la santé des sols et des plantes.

Mots clés : PGPR, Rhizosphère, Plante, Génétique, Interactions.

Abstract

The genetics of Pgp characteristics in Rhizobacteria

PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) are beneficial bacteria that colonize plant roots and stimulate their growth through various genetic mechanisms. This work studies the genetic aspects of PGPR, including genes involved in nitrogen fixation, phosphate solubilization, the production of phytohormones such as auxin, and the suppression of diseases by the production of siderophores. Genomic studies have revealed complex genetic regulatory networks that allow PGPR to adapt their functions in response to environmental conditions and the needs of host plants. PGPR genetics research not only deepens our understanding of plant-microbe interactions, but also opens avenues for the engineering of bacterial strains optimized for sustainable agriculture, reducing dependence on chemical inputs and improving soil and plant health.

Keywords: PGPR, Rhizosphere, Plant, Genetics, Interactions.

الملخص

وراثة خصائص Pgp في البكتيريا الجذرية

(Plant Growth Promoting Rhizobacteria) PGPR هي بكتيريا مفيدة تستعمر جذور النباتات وتحفز نموها من خلال آليات وراثية مختلفة. يدرس هذا العمل الجوانب الجينية لـ PGPR ، بما في ذلك الجينات المشاركة في تثبيت النيتروجين، وذوبان الفوسفات، وإنتاج الهرمونات النباتية مثل الأوكسين، وقمع الأمراض عن طريق إنتاج سيديروفورس. كشفت الدراسات الجينية عن شبكات تنظيمية جينية معقدة تسمح لـ PGPR بتكييف وظائفها استجابة للظروف البيئية واحتياجات النباتات المضيئة. لا تعمل أبحاث علم الوراثة PGPR على تعميق فهمنا للتفاعلات النباتية والميكروب فحسب، بل تفتح أيضًا طرقًا لهندسة السلالات البكتيرية المحسنة للزراعة المستدامة، وتقليل الاعتماد على المدخلات الكيميائية وتحسين صحة التربة والنبات.

الكلمات المفتاحية: PGPR، الريزوسفير، النبات، علم الوراثة، التفاعلات.

Liste des figures

Figure 1. Interactions entre les plantes et les bactéries dans la rhizosphère	5
Figure 2. Fixation biologique de nitrogène	6
Figure 3. Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique. Cytokinine (CK), Gibbérelline(GB), Acide indole-3-acétique (IAA,Acide salicylique(SA) et Acide abscisique (ABA)	8
Figure 4. Molécule d'IAA et son précurseur le tryptophane	9
Figure 5. Différentes voies de biosynthèse de l'IAA à partir de son précurseur	10
Figure 6 .Rôles d'AIA chez les plantes	11
Figure 7: Fonctions biologiques des sidérophores	13
Figure 8: Mécanisme moléculaire de la réduction de l'azote atmosphérique	17
Figure 9: Groupe de gènes de fixation de l'azote (<i>nif</i>) de <i>Klebsiella pneumoniae</i> . Les gènes codant pour les protéines du composant nitrogénase, <i>nifHDK</i> , sont présentés à gauche. Les gènes dont les produits sont impliqués dans la fixation de l'azote sont codés par couleur en fonction de leurs fonctions.....	18
Figure 10 : la régulation de l'expression des gènes <i>nif</i>	20

Liste des tableaux

Tableau 1: les différents types de gènes <i>Nif</i> et leurs fonctions	19
---	----

Liste des abréviations

PGP : Promotion de la croissance des plantes

PGPR : Rhizobactéries promotrice de la croissance des plantes

P : Phosphate

K : Potassium

N : Azote

PSB : Espèces bactériennes solubilisant de phosphate minéral

AIA: Acide indole-acétique

GA : Gibbérellines

CK : Cytokinines

AMP : Adénosine monophosphate

DMAPP : Pyrophosphate de diméthylallyle

HMBDP : Isopentényle de l'hydroxyl diméthyl butényl diphosphate

EPS : Exopolysaccharides

DAPG : diacétylphloroglucinol

HCN : Cyanure d'hydrogène

ISR : Résistance Systémique Induite

SAR : Résistances systémiques acquises

PQQ : Pyrroloquinoléine quinone

GA : acide gluconique

MPS : phosphates minéraux

Pst : transporteur spécifique de Pi

glpQ : glycérophosphoryldiester phosphodiesterase

Fur : répresseur de l'absorption du fer

NRPS : Non-Ribosomal Peptide Synthetase

Introduction

Introduction :

Les PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) sont des bactéries du sol, possédant des propriétés bénéfiques pour les plantes tant pour leur croissance que pour leur santé. Ils sont retrouvés dans la rhizosphère, à la surface des racines ou encore en association avec les racines dû à la richesse des nutriments disponible (**Ahmad et Al...2008**).

Ces microorganismes rhizosphériques peuvent améliorer la croissance des plantes par une grande variété de mécanismes directes ou indirectes tels que la solubilisation des nutriments (P, K et Zn), la production de sidérophores, la fixation biologique de l'azote et la production de phytohormones (**Dhayalan, V et al.2021, Odoh Chuks Kenneth 2017, Pravin Vejan et al., 2016**).

Les études génétiques sur les PGPR ont permis d'identifier plusieurs gènes clés impliqués dans des processus essentiels tels que la fixation de l'azote, la solubilisation des phosphates minéraux, et la production de métabolites bénéfiques pour les plantes. Ces gènes, tels que les gènes nifHDK, pqq, et ceux impliqués dans le transport des nutriments et la régulation des processus cellulaires, jouent un rôle crucial dans les interactions PGPR-plante.

Comprendre la génétique des caractères des PGPR est essentiel pour optimiser l'utilisation de ces microorganismes en agriculture, en permettant le développement de souches microbiennes plus efficaces pour promouvoir la croissance des plantes, améliorer la santé du sol et réduire la dépendance aux intrants chimiques. Les avancées dans ce domaine ouvrent la voie à des applications biotechnologiques visant à améliorer la durabilité et la productivité des systèmes agricoles.

C'est sur ce contexte que notre problématique a été basée. Notre étude théorique a été faite à travers plusieurs travaux sur ces bactéries afin de trouver les gènes spécifiques de ces caractéristiques.

Ce travail se présente en un grand chapitre qui se présente en deux parties :

- La première partie présente les PGPR et le mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (mécanisme direct et indirect).
- La deuxième partie présente la génétique des caractères des PGPR et les gènes impliqués dans les différents processus.

**Revue
bibliographique**

1-Les Rhizobactéries :

Un grand nombre de microorganismes vivent dans le sol. On compte les virus, les bactéries, les champignons, les protozoaires et les algues (**Paul et Clark, 1996**). L'abondance des bactéries dans le sol s'explique par leur multiplication rapide et leur capacité à utiliser une grande variété de substrats comme sources d'énergies et d'éléments nutritifs (**Glick, 1995**). On définit alors les bactéries associées aux racines des plantes comme les rhizobactéries. Celles-ci sont généralement des souches très compétitives capables de coloniser le système racinaire riche en éléments nutritifs, tout au long du cycle de développement de la plante (**Kloepper, 1993**). Si la plante libère des composés organiques, à l'inverse elle prélève de l'eau et des éléments minéraux indispensables à son métabolisme. Les échanges entre la plante et le sol sont influencés par les rhizobactéries et ce d'autant plus que leur densité et leur activité sont élevées. Les rhizobactéries sont des hétérotrophes typiques, elles nécessitent donc des composés organiques comme source d'énergie. Leurs besoins sont entièrement comblés à l'intérieur même de la rhizosphère. Les rhizobactéries utilisent en effet de nombreux substrats provenant de la plante : les cellules corticales et épidermales qui se détachent, les polysaccharides du mucilage racinaire, les sucres et les acides aminés et organiques des exsudats racinaires, etc. (**Campbell et Greaves, 1990**). Ces rhizobactéries sont considérées comme des concurrents microbiens efficaces dans la zone racinaire. L'effet visible des associations plante-microbe sur la croissance de plantes peut être positif, neutre, ou négatif. Certaines bactéries inhibent la croissance alors que d'autres la stimulent. Ces dernières sont souvent mentionnées comme des rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (Plant Growth Promoting Rhizobacteria : PGPR) (**Kloepper et al., 1989 ; Zahir et al., 2004**). Au cours des dernières décennies, un nombre très important de bactéries ont montré une capacité d'améliorer la croissance de la plante (**Kloepper, 1992 ; Glick, 1995**).

2-Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes PGPR :

Les PGPR ou « Plant Growth-Promoting Rhizobacteria » sont des bactéries qui se développent dans la rhizosphère, et qui ont un effet positif sur la plante, pour ces effets on les considère comme rhizobactéries promotrice de la croissance végétale (**Dey et al., 2004 ; Herman et al., 2008 ; Microrosky, 2008**).

Les PGPR sont capables de coloniser les systèmes racinaires des plantes et de promouvoir leur croissance par des mécanismes directs ou indirects (**Glick et al., 1998**). 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**).

3-Mécanisme d'action de PGPR :

Les PGPR peuvent influencer la croissance des plantes de façon directe ou indirecte. Les mécanismes impliqués directement sont la sécrétion d'hormones (auxines, gibberellines, cytokinines, etc.) ou en facilitant l'absorption de nutriments (fixation d'azote, solubilisation de phosphate ou de potassium et synthèse de sidérophore).

Indirectement, les PGPR vont aider la croissance des plantes via la sécrétion d'antibiotiques ou d'enzymes limitant les phytopathogènes (**Glick B.R et al ; 2007**).

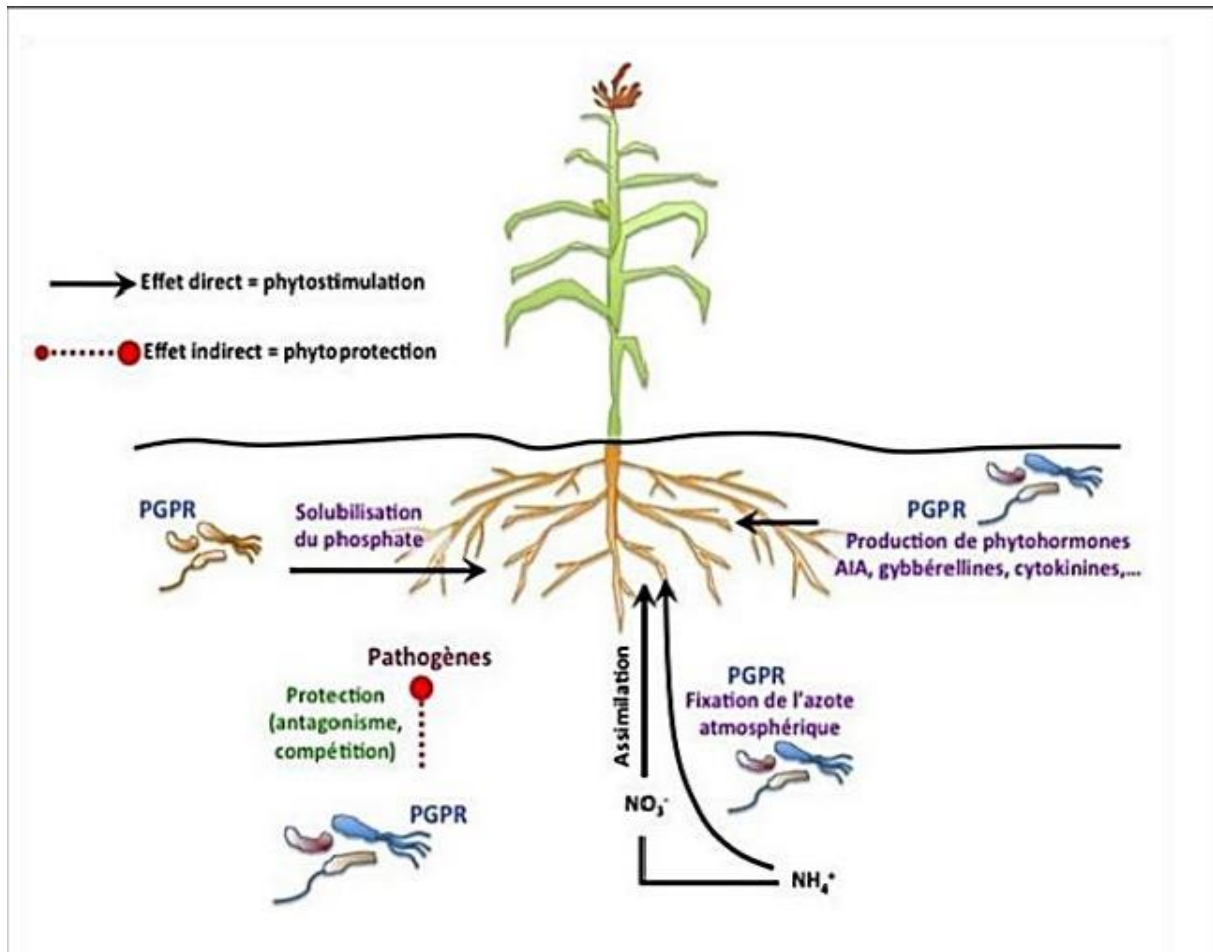


Figure 1. Interactions entre les plantes et les bactéries dans la rhizosphère (KHAN et al., 2009).

3-1-Mécanismes directs :

L'effet direct de la croissance des plantes peut se produire par plusieurs processus :

3-1-1-La fixation de l'azote :

L'azote est généralement présent sous forme gazeuse (N_2), ce qui le rend inaccessible aux animaux et aux plantes. Aucune espèce végétale n'a la capacité de fixer directement l'azote atmosphérique pour l'utiliser dans sa croissance (Pujic et Normand, 2009 ; Arora et al., 2012). Le N_2 est transformé en nitrates et nitrites grâce au processus de fixation par des micro-organismes symbiotiques ou diazotrophes libres (Jackson et al., 2008). Les plantes utilisent le N_2 moléculaire via la fixation biologique de l'azote (BNF), où le N_2 est converti en ammoniac (NH_3) par des bactéries ou des rhizobactéries fixatrices d'azote qui possèdent un système enzymatique appelé *nitrogénase* (Ahemad et Kibret, 2014).

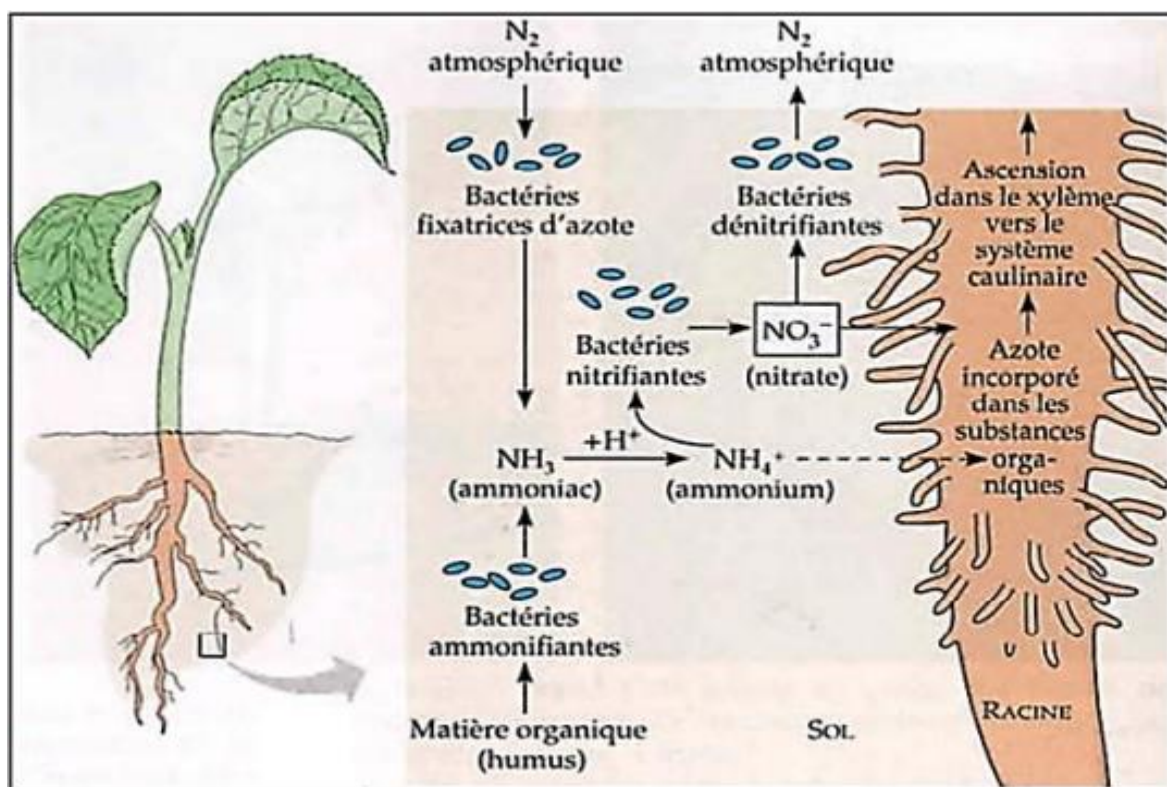


Figure 2. Fixation biologique de nitrogène (anonyme 1, 2013).

3-1-2-La solubilisation du phosphate :

Le phosphore (P) est abondamment répandu dans la nature. Il est considéré, aux côtés de l'azote (N) et du potassium (K), comme un élément vital pour la vie des plantes et des animaux. Le phosphore joue un rôle crucial dans le métabolisme des plantes et est l'un des nutriments essentiels nécessaires à leur croissance et à leur développement. Cependant, une partie du phosphore existe sous une forme inaccessible aux plantes, ce qui nécessite donc sa mobilisation dans le sol (Qureshi et Al., 2012). Le phosphore peut se présenter dans les sols sous forme organique (Po) ou inorganique (Pi). Toutefois, une proportion importante (environ 95 à 99 %) est sous forme de phosphate insoluble, associé à des cations tels que le fer, l'aluminium et le calcium, ce qui le rend non disponible pour les plantes (Firew et al., 2016 ; Matos et al., 2017 ; Pallavi ,2018). Le principal processus de solubilisation des phosphates implique la production d'acides organiques. Les acides gluconiques et 2-cétogluconique sont parmi les plus courants, tandis que les acides glycolique, oxalique, malonique et succinique ont également été identifiés. Certaines souches sont même capables de produire un mélange d'acides lactique, isovalérique, isobutyrique et acétique. La libération de ces acides, qui mobilisent le phosphore en interagissant ioniquement avec les cations du sel de phosphate, entraîne l'acidification des cellules microbiennes et de leur environnement, favorisant ainsi la

libération du phosphate sous forme ionique. Par ailleurs, la libération des groupements phosphate liés à la matière organique est facilitée par l'action des phosphatases (**Kumar et Narula 1999 ; Whitelaw, 2000 ; Gyaneshwar et al.,2002**). Parmi les souches bactériennes, celles appartenant aux genres *Pseudomonas*, *Bacillus* et *Rhizobium* sont parmi les plus efficaces pour solubiliser le phosphate. Ces bactéries, connues sous le nom de bactéries solubilisant le phosphate (PSB), transfèrent les phosphates insolubles de leur matrice minérale vers le sol environnant, où ils deviennent disponibles pour être absorbés par les plantes (**Kulshrestha, S. and Shirkot, C.K.2013**) .

3-1-3-La production des phytohormones :

De nombreuses étapes de la croissance et du développement des plantes, telles que l'élongation et la division cellulaire, la différenciation tissulaire et la dominance apicale, sont régulées par des hormones. Il est à noter que de nombreuses phytohormones sont produites par les PGPR. Les PGPR ont la capacité d'influencer directement la croissance des plantes, soit en produisant des phytohormones telles que les auxines et les gibbérellines, soit en favorisant l'accès aux nutriments. Les bactéries qui vivent en association avec les plantes ou dans la rhizosphère bénéficient de substrats excrétés par les racines des plantes, ce qui leur permet de prospérer et de convertir ces substrats en hormones ou en d'autres substances bénéfiques à la croissance des plantes (**Kochar et al., 2011**).

Les phytohormones sont de petites molécules de signal produites en très faible concentration, et elles exercent une influence sur les processus biochimiques, physiologiques et morphologiques dans les plantes. Il existe deux sources de phytohormones naturellement disponibles pour les plantes : la production endogène par les tissus de la plante et l'apport exogène par des micro-organismes associés. Les PGPR produisent diverses phytohormones telles que l'acide indole acétique (AIA), l'acide gibbérellique et les cytokinines (**Kloepper et al., 2007 ; Martinezviveros 1 et al., 2010**).

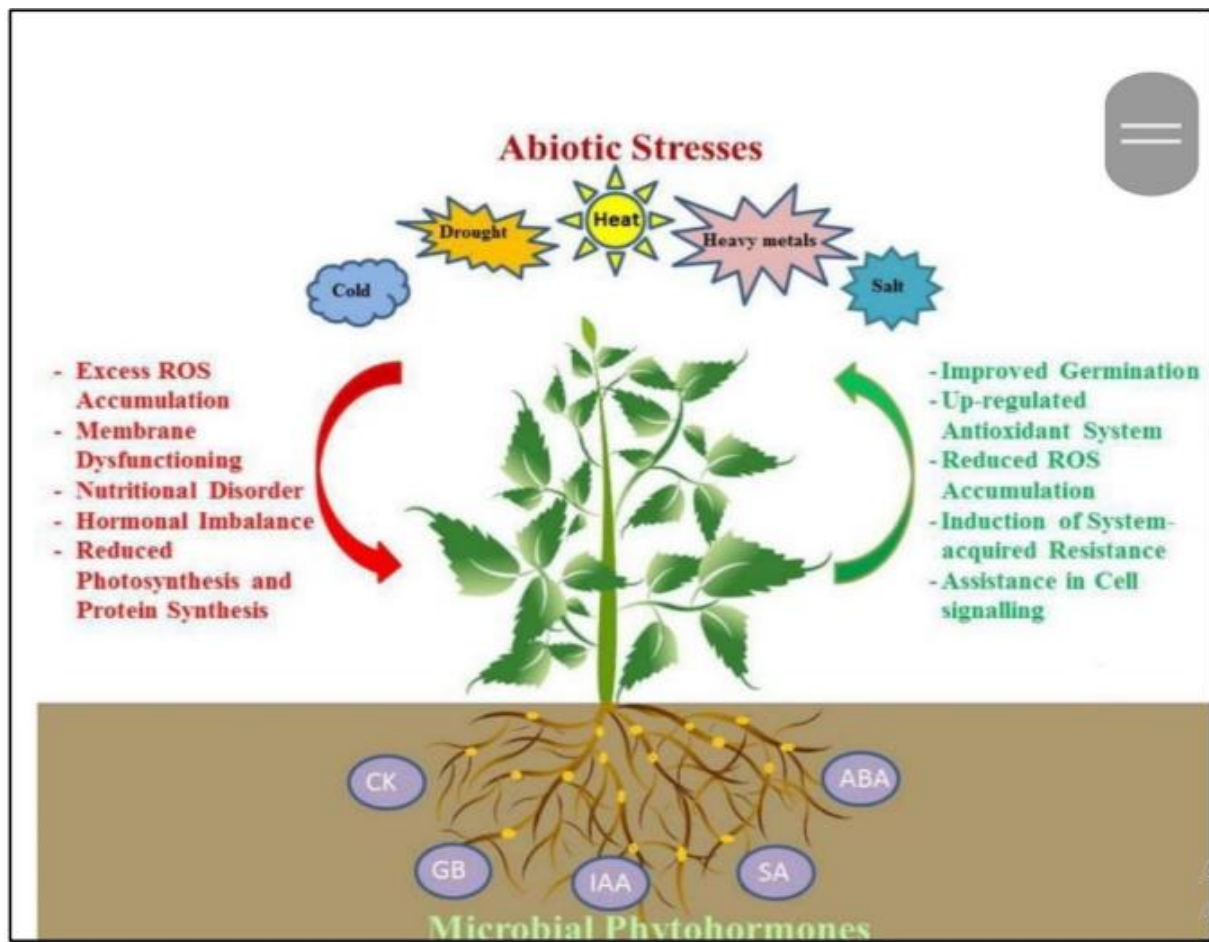


Figure 3. Phytohormones produits par les PGPR aidant les plantes à tolérer le stress abiotique. Cytokinine (CK), Gibbérelline(GB), Acide indole-3-acétique (IAA, Acide salicylique(SA) et Acide abscisique (ABA). (Egamberdieva et al., 2017).

3-1-3-1-Production d'acide indole-acétique :

La famille des auxines constitue une importante famille de phytohormones de croissance. L'acide indole-acétique (IAA) est l'auxine la plus largement distribuée de manière naturelle chez les plantes vasculaires, qu'elles soient monocotylédones, dicotylédones, filicophytes ou gymnospermes (Srivastava et al., 2002). L'acide indole-acétique (IAA) agit comme une molécule signal essentielle dans la régulation du développement des plantes. Il intervient dans l'organogenèse, les réponses trophiques ainsi que dans les réponses cellulaires telles que l'expansion des cellules, la division, la différenciation, et la régulation des gènes (Ryu et Patten, 2008). La production d'IAA a été détectée chez plus de 80 % des bactéries en provenance de la rhizosphère. Cependant, la documentation de la production d'IAA par les bactéries Gram positive est rare (Shahab, S. and Ahmed, N. 2011). Parmi les espèces bactériennes capables de produire de l'IAA, on retrouve les genres *Pseudomonas*,

Arthrobacter, Acinetobacter, Enterobacter et Bacillus (Yuan, C-L., Mou, C-X., Wu, W.-L. and Guo, Y-B. 2011).

La biosynthèse de l'acide indole-acétique (AIA) est influencée par plusieurs facteurs environnementaux. En particulier, sa production augmente en présence d'un pH élevé et de plus grandes quantités de tryptophane (Spaepen et al., 2007).

L'AIA est généralement produit sous forme de métabolite secondaire par les PGPR en utilisant les substrats riches exsudés par les racines des plantes. L'AIA et ses analogues actifs dans la plupart des plantes sont synthétisés à partir du tryptophane principal précurseur. Les exsudats des racines sont la source principale du tryptophane dans le sol (Spaepen et al., 2007).

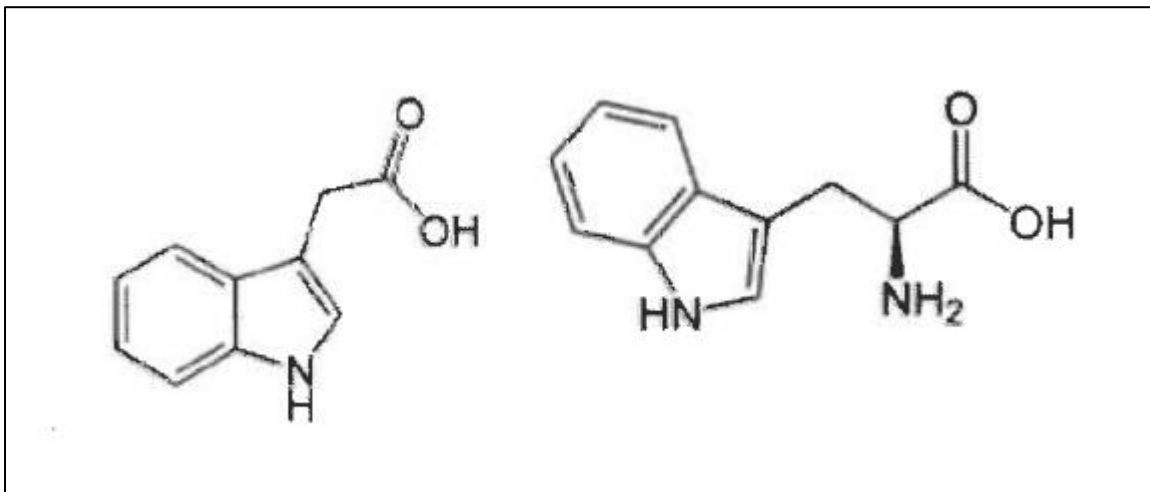


Figure 4. Molécule d'IAA et son précurseur le tryptophane (Paque, 2013).

Plusieurs voies de synthèse existent et leur utilisation varie selon le micro-organisme étudié. Il est possible qu'un micro-organisme possède plus d'une voie de biosynthèse. Le tryptophane a été identifié comme le précurseur de la biosynthèse de l'IAA. Les différentes voies de synthèse sont classées selon les intermédiaires entre le tryptophane et l'IAA.

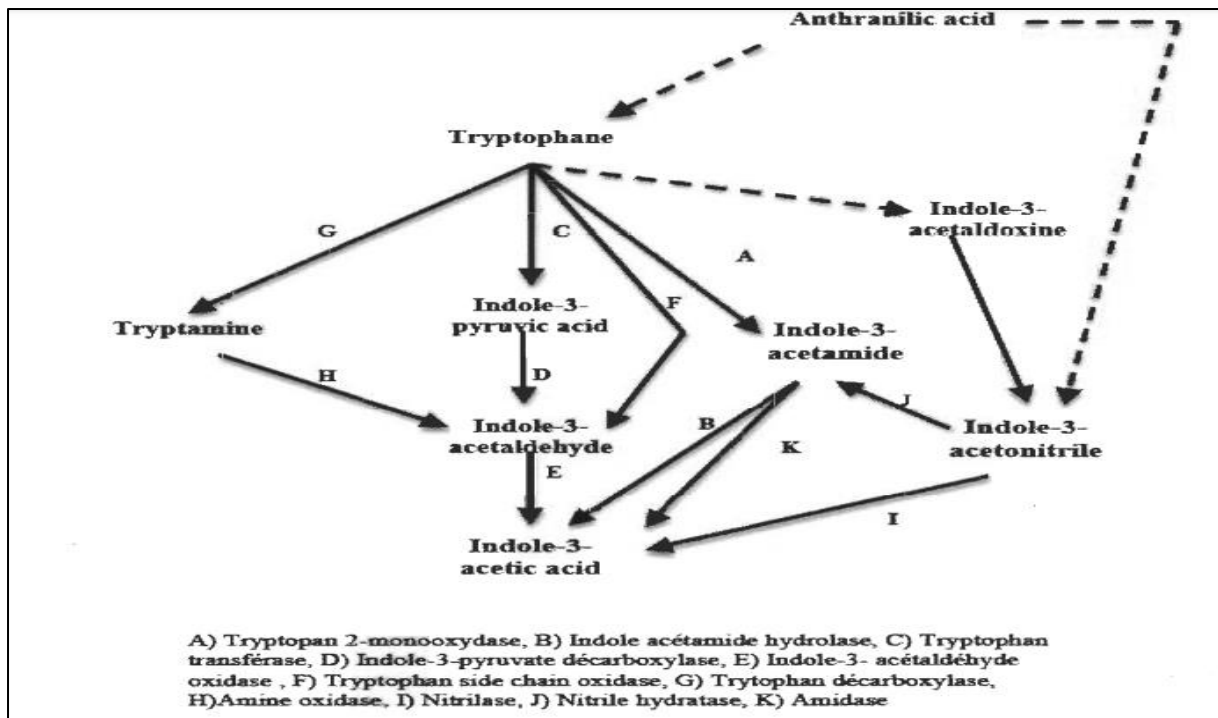


Figure 5. Différentes voies de biosynthèse de l'IAA à partir de son précurseur (Giroux2015).

3-1-3-2-Rôles de L'AIA :

L'analyse du rôle de l'AIA montre que les bactéries utilisent cette phytohormone pour établir des interactions avec les plantes dans le cadre de leur stratégie de colonisation notamment la phytostimulation et l'intervention dans les mécanismes de base de défense des plantes (Ryan et al., 2008).

Après sa production, une partie est reprise par la plante qui s'ajoute à l'AIA endogène de la plante pour stimuler la prolifération cellulaire des plantes et l'allongement racinaire (Ahmad et al., 2005).

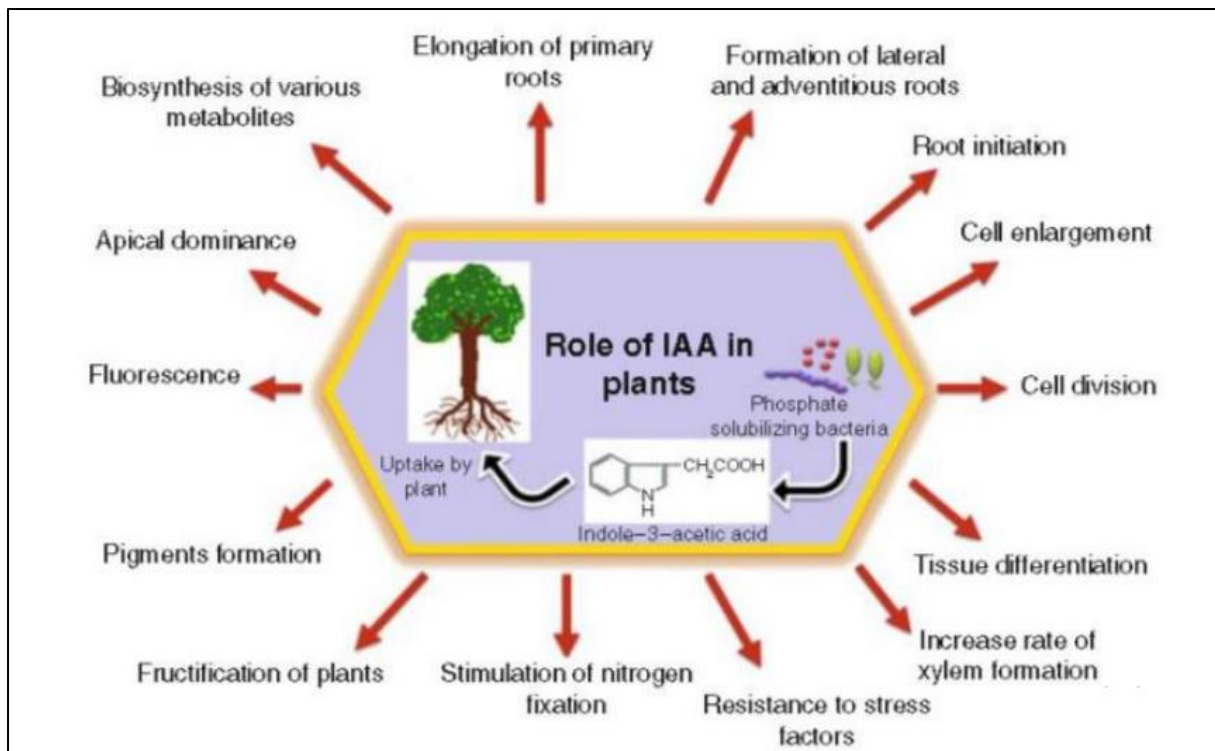


Figure 6 .Rôles d'AIA chez les plantes (Khan et al ., 2009).

3-1-3-3-Cytokinine :

Les cytokinines (CK) sont des molécules de signalisation importante impliquée dans la régulation de la croissance et du développement des plantes. Cette hormone végétale joue un rôle crucial dans divers processus de développement, notamment la dominance apicale, la germination des graines, la formation de nodules, le développement des fleurs et des fruits, l'allongement des racines et le développement vasculaire (Osugi et Sakakibara, 2015). Les genres bactériens tels que Bacillus, Escherichia, Agrobacterium, Methylobacterium, Proteus, Pseudomonas et Klebsiella peuvent produire des cytokinines (Maheshwari et al., 2015). La voie de la biosynthèse de la cytokinine implique la formation de N6-isopentényladénosine monophosphate d'adénosine monophosphate (AMP) et le pyrophosphate de diméthylallyle (DMAPP). Alors que chez les bactéries, la synthèse implique le transfert de la isopentényle de l'hydroxyl diméthyl butényl diphosphate (HMBDP) à l'AMP (Wong et al., 2015). Les bactéries synthétisent et libèrent des cytokinines dans la rhizosphère, augmentant ainsi le contenu de cytokinines dans la solution du sol et favorisant la croissance des plantes, ce qui stimule leur développement. De plus, ces PGPR peuvent atténuer les effets du stress en produisant des cytokinines, comme l'a démontré Bacillus subtilis, qui a réduit le stress hydrique chez les plantes de Platycladus orientalis (Liu et al., 2013). La cytokinine serait également impliquée dans les systèmes de la défense de la plante contre les agents

pathogènes, par exemple, les cytokinines produites par *P. fluorescens* contrôlaient efficacement l'infection de *P. syringae* chez *Arabidopsis* (**Großkinsky et al., 2016**).

3-1-3-4-Gibbérelline :

Les gibbérellines (GA) sont des hormones végétales impliquées dans presque toutes les étapes de croissance et de développement des plantes, notamment l'embryogenèse, l'élongation de la tige, la floraison, l'expansion des feuilles et la maturation des fruits (**Binenbaum et al., 2018**). Tout comme les auxines et la cytokinine, les bactéries ont également la capacité de synthétiser les GA. La caractérisation des gibbérellines (GA1, GA4, GA9 et GA20) a été signalée pour la première fois chez *Rhizobium meliloti* (**Atzorn et al., 1988**), et depuis, plusieurs genres bactériens tels qu'*Acetobacter*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Bacillus* et *Pseudomonas* ont été caractérisés pour leur capacité à produire des GA (**Maheshwari et al., 2015**).

Bien que la fonction des GA chez les bactéries ne soit pas encore complètement comprise, elles pourraient agir comme des molécules de signalisation vers les plantes. Cependant, diverses études ont mis en évidence la stimulation de la croissance et du rendement des plantes. Par exemple, l'inoculation de *Solanum lycopersicum* avec la souche *Promicromonospora* a régulé à la hausse la voie de biosynthèse des GA tout en régulant à la baisse la synthèse d'acide abscisique chez la plante (**Kang et al., 2012**). La rhizobactérie *Leifsonia soli* a montré une capacité de production de GA et a stimulé la croissance des plants de concombre, de radis et de tomate (**Kang et al., 2014a**). Une autre souche de *Leifsonia xyli* productrice de GA a maintenu la croissance de *Solanum lycopersicum* sous contrainte de cuivre (Cu) (**Kang et al., 2017**). Le rôle des GA dans la diminution du stress thermique a également été signalé (**Kang et al., 2015**). De même, *Bacillus tequilensis* a amélioré la biomasse végétale du soja en produisant du GA1, GA3, GA5, GA8, GA19, GA24 et GA53 sous stress de haute température (**Kang et al., 2019**).

3-1-4-Production de sidérophore :

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

(Compant et al., 2005). Les sidérophores synthétisés par les Pseudomonas des ont une grande capacité à chélater le Fe et sont donc considérés comme des agents de biocontrôle (Cornelis, 2010 ; Weller et al., 2002)

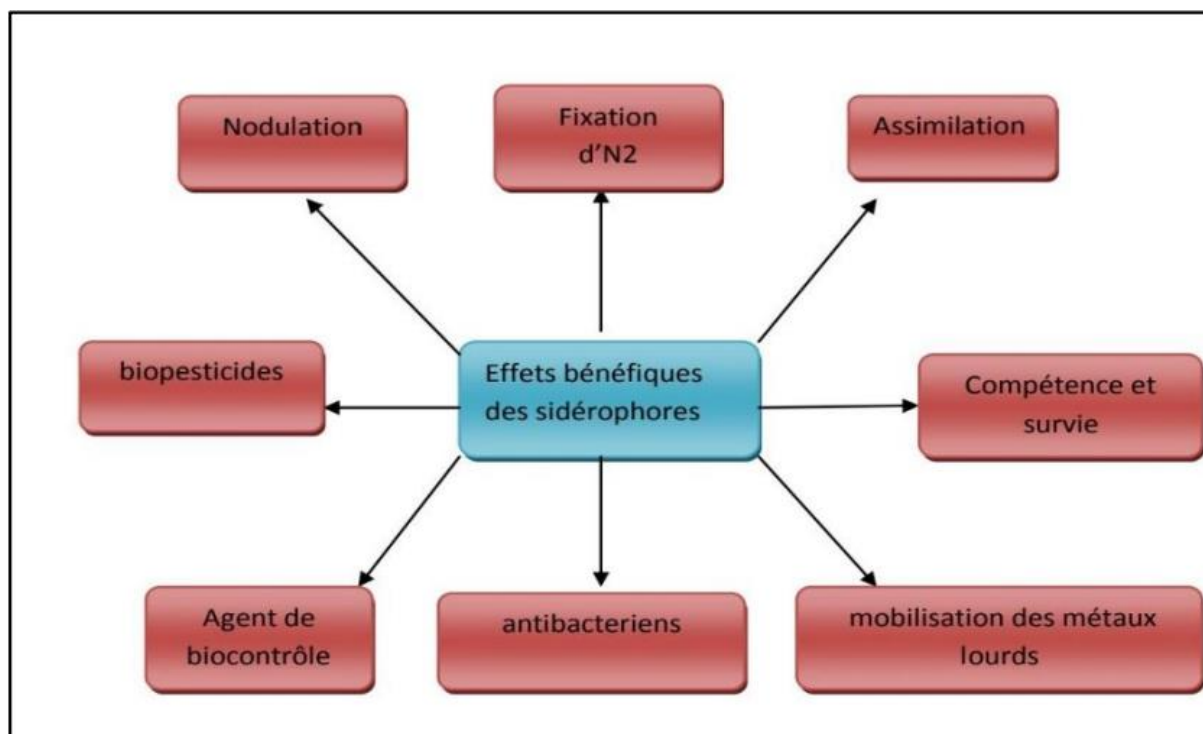


Figure 7: Fonctions biologiques des sidérophores (Khan et al., 2009)

3-1-5-Production des EPS :

Les exopolysaccharides bactériens (EPS) sont un assemblage naturel de polymères à poids moléculaire élevé que les bactéries libèrent dans leur environnement. Cette sécrétion est déclenchée en réaction à divers stress externes tels que la salinité, la sécheresse, la présence de métaux lourds toxiques et les fluctuations de température (Donot et al., 2012 ; Marvasi et al., 2010).

De plus, les EPS sont essentiels dans le processus d'agrégation cellule-cellule, qui revêt une importance cruciale pour l'ancrage des bactéries et leur adhésion aux racines des plantes (Hori et Matsumoto, 2010 ; Fazli et al., 2010). Ces propriétés font du SPE un facteur significatif à exploiter dans la protection des plantes contre divers types de stress grâce à l'application bactérienne. Comparativement à d'autres caractéristiques bien documentées des bactéries bénéfiques associées aux plantes, les effets des SPE sur l'amélioration du stress abiotique des plantes restent largement sous-étudiés.

De nombreux PGPR sont capables de sécréter des substances polymères extracellulaires ou des exopolysaccharides (EPS) qui forment des bio films et facilitent l'adhésion à la surface des racines des plantes. Par conséquent, PGPR produisant EPS peut jouer un rôle important dans le soulagement des stress abiotiques dans les plantes. Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont porté sur les effets bénéfiques de la PGPR pour améliorer la croissance des plantes et atténuer les stress biotiques et abiotiques (**Morcillo et al., 2021**).

3-1-6-Production des solutés compatibles :

Les PGPR synthétisent ou accumulent des molécules appelées "solutés compatibles". Ces molécules sont ainsi nommées car elles sont compatibles avec le fonctionnement physiologique de la cellule dans son ensemble. Elles aident la cellule à s'adapter aux conditions sévères de stress, telles que le stress salin, thermique, nutritionnel, oxydatif etc (**Caldas et al., 1999 ; Oren, 2003**). De plus, le stress abiotique stimule chez les PGPR la synthèse de biomolécules actives qui interviennent dans l'absorption des nutriments et favorisent l'adaptation de ces microorganismes ainsi que des plantes environnantes aux conditions environnementales inhabituelles.

L'accumulation de solutés compatibles est fréquemment considérée comme une stratégie fondamentale pour la protection et la survie des plantes en situation de stress salin et hydrique. L'administration externe de solutés compatibles, tels que la proline et la glycine bêtaïne, a suscité l'intérêt de nombreux chercheurs depuis plusieurs années.

La proline exogène et la glycine bêtaïne augmentent la tolérance des plantes au stress salin (**Appel et Hirt, 2004**). Ces osmoprotecteurs peuvent atténuer les effets délétères de la salinité.

3-2-Mécanismes indirects :

3-2-1-Antibiose :

L'antibiose est définie comme « l'inhibition d'un organisme par le produit métabolique d'un autre organisme » (**Angélique , 2011 ; Belkadi et Koliai, 2016**). Il s'agit du mode d'action le plus étudié et le plus puissant contre les microbes pathogènes, qui consiste généralement en la production d'antibiotiques par les souches de rhizobactéries.

La production d'antibiotiques représente un mécanisme extrêmement efficace des rhizobactéries pour inhiber les infections pathogènes dans la rhizosphère des plantes (**Hakim et al., 2021**). Ce mécanisme consiste à produire des antibiotiques efficaces contre l'agent

pathogène par l'intermédiaire de l'agent antagoniste. Ces molécules bioactives sont des métabolites secondaires à faible poids moléculaire, tels que l'amphicine, le 2,4-diacétylphloroglucinol (DAPG), le cyanure d'hydrogène (HCN) et la phénazine. Ils agissent comme des agents de défense contre l'attaque des pathogènes (**CORBAZ, 1990 ; BABALOLA, 2010 ; SHAMEER et PRASAD, 2017**).

3-2-2-Enzymes lytiques :

La production d'enzymes lytiques utilisés par les agents de lutte biologique contre des pathogènes cibles consiste à produire des enzymes dégradant les parois cellulaires telles que la déshydrogénase, les chitinases, la β -glucanase, les protéases, les phosphatases, les lipases sécrétées par les souches de bio-contrôle de PGPR (**Raafat and Sahl, 2009**).

Cette action des enzymes lytiques, protègent les plantes contre plusieurs pathogènes tels que les champignons pathogènes comme *Sclerotium rolfsii*, *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Pythium ultimum*, *Phytophthora sp.* et *Rhizoctonia solani*. (**Hakim et al., 2021**). De plus, *Bacillus cereus* et *Bacillus cepacia* produisent de l'amylase, de la β -1,3-glucanase, de la cellulase, de la protéase, de la xylanase et de la lipase, qui rompent les parois cellulaires de plusieurs microbes pathogènes du sol (**Hakim et al., 2021**).

3-2-3-La compétition pour l'espace et les nutriments :

La compétition pour l'espace et les nutriments est une interaction indirecte dans laquelle les agents pathogènes de la rhizosphère se disputent la nourriture et l'occupation physique de leur espace. L'environnement de la rhizosphère est souvent pauvre en nutriments et, pour que les micro-organismes réussissent à coloniser et à survivre, ils occupent des zones où l'eau et les nutriments peuvent être absorbés. Pour survivre dans de tels environnements, les micro-organismes sécrètent des sidérophores qui ont une forte affinité pour le fer, les rendant moins disponibles pour les agents pathogènes et inhibant la croissance du fer dans la rhizosphère. (**Tabasum et coll., 2017**). Il sécrète aussi des hormones (auxines, gibberellines, cytokinines, etc.) qui facilitant l'absorption de nutriments (**Glick B.R et al ; 2007**).

3-2-4-Résistance Systémique Induite (ISR) :

La résistance systémique induite (ISR) est un état de résistance active dépendant des barrières chimiques ou physiques de la plante hôte. C'est une forme de résistance stimulée par les PGPR. Il est souvent difficile de distinguer l'ISR des résistances systémiques acquises (SAR) car les deux utilisent des composés similaires pour supprimer les pathogènes. Il convient de

noter que le SAR est activé par les pathogènes eux-mêmes pour éliminer d'autres agents pathogènes (**Tabassum et al., 2017**).

L'ISR s'est avérée être induite par des microorganismes variés et plus particulièrement par des rhizobactéries. Celles-ci incluent des bactéries Gram+ ou des bactéries Gram- qui sont les plus étudiées dans le contexte de l'ISR. Ainsi, l'induction des rhizobactéries produisent un signal qui se propage de façon systémique à l'intérieur de la plante et augmente la défense, et la capacité des tissus d'éloigner l'infection causée par les agents pathogènes, (**Jourdan et al, 2008 ; Benhamou et Rey, 2012**).

3-2-5-Production du cyanure d'hydrogène :

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire qui fait partie des cyanides. Il peut être produit directement de la glycine ou des glycosides cyanogènes (**Bakker et Schippers, 1987**). La glycine est un acide aminé considéré comme le meilleur précurseur de la production des cyanides chez les microorganismes (**Askeland et Morrison, 1983**).

L'HCN produit par les PGPR assure un rôle bénéfique pour la plante par son effet antagoniste contre les maladies des racines (**Defago et Haas, 1990**). Cette production est largement variable selon les conditions environnementales dans lesquelles les rhizobactéries évoluent, notamment la composition des acides aminés dans la rhizosphère et les exsudats racinaires, les pratiques culturales, la disponibilité du fer ferrique dans le sol et la présence des sidérophores (**Knowles et Bunch, 1986**).

4-La génétique des caractéristiques des pgpr :

4-1-Nitrogénase et gènes de fixation d'azote :

Le complexe enzymatique de la nitrogénase permet la fixation d'azote, selon la réaction :

$$\text{N}_2 + 8 \text{H}^+ + 8 \text{e}^- + 16 \text{MgATP} \Rightarrow 2 \text{NH}_3 + \text{H}_2 + 16 \text{MgADP} + 16 \text{Pi}$$
 et constitué de deux métalloprotéines (Figure 6).

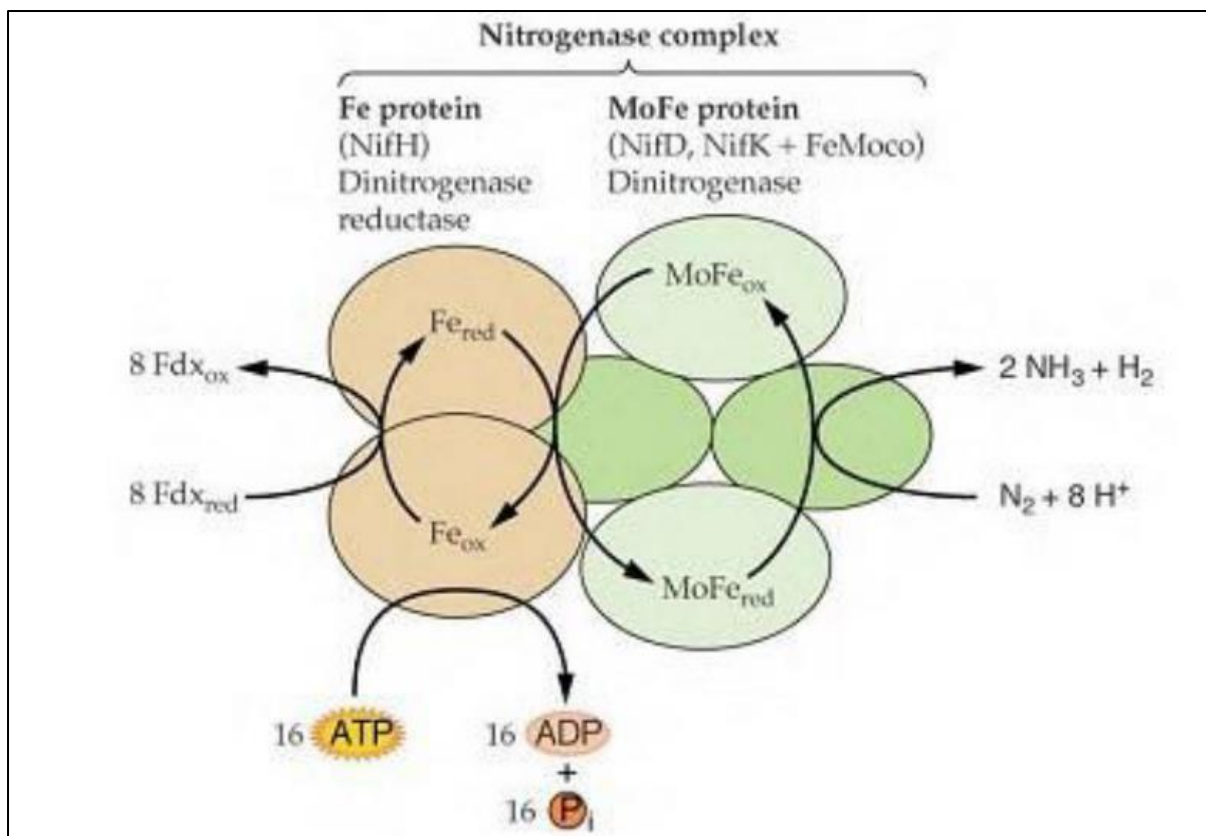


Figure 8: Mécanisme moléculaire de la réduction de l'azote atmosphérique (Taiz and Zeiger, 2003).

La structure du complexe nitrogénase et des séquences codant les différentes unités polypeptidiques sont très conservées chez les diazotrophes libres et symbiotiques (Franche et al., 2009). Ce sont les gènes *nif* et *fix* bactériens qui sont impliqués dans l'activité nitrogénase et la fixation d'azote.

La caractérisation et l'organisation des gènes *nif* ont principalement été étudiées chez un fixateur libre : *Klebsiella pneumoniae*. Plus de vingt gènes *nif* organisés en opérons interviennent dans la synthèse et le fonctionnement du complexe nitrogénase (Glick, 2012) dont les gènes *nifHDK* qui représentent les gènes de structure.

-Les gènes *nifDK* codent les chaînes $\alpha\beta$ de la protéine I, à cofacteur FeMo de la nitrogénase, responsable de la réduction de N_2 en NH_3 .

-Le gène *nifH* code pour la protéine II, ou réductase, qui assure le transfert d'électrons nécessaires à la réduction de N_2 .

Parmi ces gènes, *nifH* est le plus largement séquencé et est devenu le marqueur de choix pour l'étude de l'écologie et de la diversité des organismes fixateurs d'azote.

L'assemblage complet de la nitrogénase nécessite les produits de gènes *nif* impliqués dans la synthèse de FeMo-Co, tels que : *nifB*, *nifQ*, *nifE*, *nifN*, *nifX*, *nifU*, *nifS*, *nifV*, *nifY* et *nifH* ainsi que d'autres gènes *nif* : *nifS*, *nifU*, *nifW* et *nifZ*. *Klebsiella* porte également des gènes de transport d'électrons (*nifF* et *nifJ*), ainsi que des régulateurs transcriptionnels *nifLA* des opérons *nif* (Dixon and Kahn, 2004).

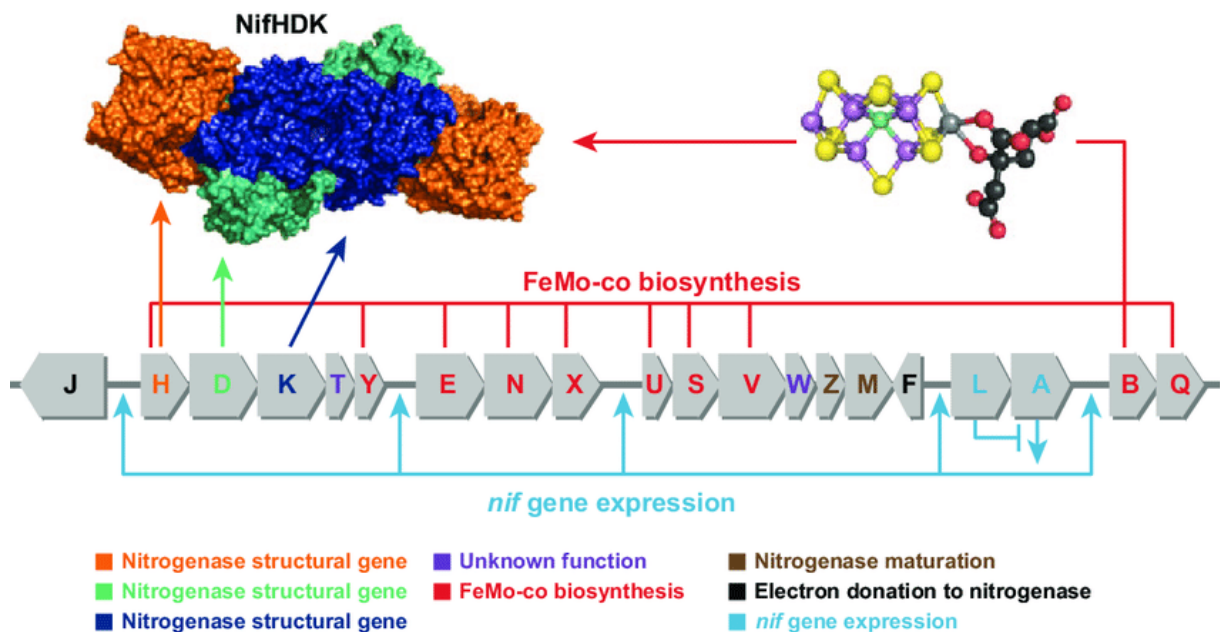


Figure 9: Groupe de gènes de fixation de l'azote (*nif*) de *Klebsiella pneumoniae*. Les gènes codant pour les protéines du composant nitrogénase, *nifHDK*, sont présentés à gauche. Les gènes dont les produits sont impliqués dans la fixation de l'azote sont codés par couleur en fonction de leurs fonctions. (Luis M Rubio and Paul w Ludden 2008).

Les gènes *nifH*, *nifD*, *nifK*, *nifY*, *nifB*, *nifQ*, *nifE*, *nifN*, *nifX*, *nifU*, *nifS*, *nifV*, *nifW*, *nifZ*, nécessaires à la synthèse et au fonctionnement de la nitrogénase, sont conservés chez tous les diazotrophes. Ces gènes *nif* diffèrent au niveau de leur localisation : soit plasmidique ou chromosomique ; de leur organisation et de la régulation de leur expression, et leur activation symbiotique chez les rhizobia dépend de la concentration en oxygène ; elle-même régulée par une série de gènes *fix* (Newton and Dilworth, 2011).

Tableau 1: les différents types de gènes Nif et leurs fonctions (**Gharzouli, 2006**).

Gènes nif		Fonctions
Gènes régulateurs	nif A	Régulation positive ; régulateur de la transcription de tous les gènes nif, fix et autres gènes
	nif L	Régulation négative ; Inhibe l'expression de gènes nif
Gènes de structure	nif H	Code la Protéine Fe nitrogénase
	nif D	Code la sous unité α protéine MoFe
	nif K	Code sous unité β protéine MoFe
	nif E	Code la biosynthèse cofacteur MoFe
	nif N	Code la biosynthèse cofacteur MoFe
	nif B	Code la biosynthèse cofacteur MoFe
	nif S	Code pour la Cystéine désulfurase
	nif W	Requis pour l'activité de la protéine MoFe
	nif X	Inconnue

D'autres gènes (*rnfABCDGEF*) peuvent également être impliqués dans l'activité de la nitrogénase, chez des souches rhizobiennes symbiotiques telles que : *B. japonicum*, *R. leguminosarum* et *A. caulinodans* dans des conditions favorable limitée en oxygène (**Newton and Dilworth, 2011**).

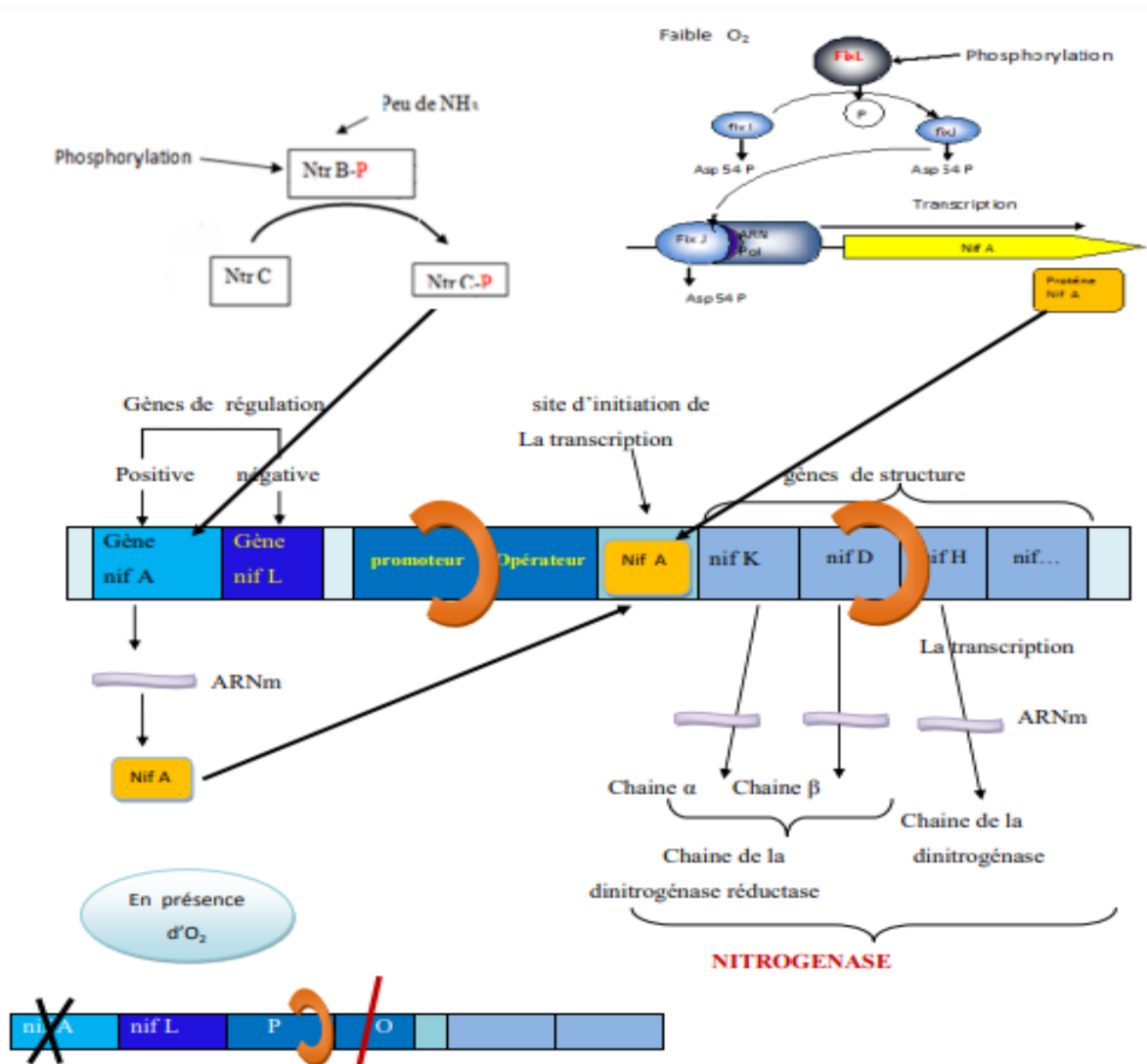


Figure 10 : la régulation de l'expression des gènes nif (Spaink et al, 1998).

4-2-Génétique de la biosynthèse de l'IAA :

Il y a des études portant sur l'identification et la caractérisation des gènes et protéines clés impliqués dans la synthèse d'IAA. Cependant, ces études se concentrent généralement sur un gène ou une protéine spécifique dans une voie de synthèse donnée (Sarwat et Al... 1992). Chez les bactéries à Gram positif, il n'y a pas de produit de gènes impliqué dans la synthèse d'IAA qui a été identifié jusqu'à présent (Idris et Al... 2007). Certaines études ont mis en évidence, chez *Bacillus amyloliquefaciens* FBZ42, l'existence de gènes homologues à certains gènes impliqués dans la biosynthèse de l'IAA. Par exemple, on trouve le gène *ysnE* qui code pour une protéine similaire à l'IAA acétyltransférase chez *Azospirillum brasilense*, le gène *dhaS* similaire à l'indole-3-acétaldéhyde déshydrogénase chez *Ustilago maydis*, et le gène *yhcX* codant pour une nitrilase putative semblable à la nitrilase 2 retrouvée chez *Arabidopsis thaliana* (Idris et Al... 2007).

L'IAA est un acide faible ($pK_a = 4.8$) qui a un pH neutre se retrouve dans son état dissocié (Srivastava, L.M. 2002). Moins de 1 % d'IAA est retrouvé sous sa forme protonée à pH physiologique et peut diffuser à travers la membrane cellulaire des bactéries (Patten et Al...2012). Dans les plantes, l'IAA est principalement retrouvé sous sa forme conjuguée, soit lié à un sucre ou à un sucre alcool par un lien ester, ou encore lié à un acide aminé, à des peptides voire même à une protéine par un lien amide (Srivastava, L.M. 2002). L'IAA conjuguée est impliquée dans le transport, l'entreposage, la protection de l'IAA contre la dégradation enzymatique et permet même de réguler le niveau cellulaire d'IAA (Spaepen et Al... 2007). Du côté des bactéries, la présence d'IAA conjugué a été démontrée seulement chez *P. savastoni* pv. *Savastoni* (Spaepen, S. and Vanderleyden, J. 2011).

Chez les bactéries, l'IAA peut servir de signal entre les cellules et également être utilisé pour l'acquisition d'azote et le catabolisme des acides aminés. Certaines bactéries, comme *Pseudomonas* et *Arthrobacter*, peuvent même l'utiliser comme source de carbone. (Patten et Al...2012). Il a été démontré que l'IAA permet de moduler les réponses à divers stress chez *E. coli* et *B. subtilis* (Repar et Al...2013).

4-3-Génétique de la solubilisation du phosphate :

La génétique de la solubilisation des phosphates est étudiée pour comprendre le mécanisme de la solubilisation des phosphates au niveau moléculaire et comment précisément le PSB fait ressortir la solubilisation des phosphates insolubles. Les gènes impliqués dans la solubilisation du phosphate insoluble ont été isolés et identifiés.

-Famille de gène *pho*

Il existe trois familles de gènes: *phoA*, *phoD* et *phoX*, qui codent pour la phosphatase alcaline, courante chez les organismes procaryotes. La phosphatase alcaline libère un phosphate inorganique soluble libre à partir de nombreux composés organiques contenant du phosphate et fournit aux bactéries le phosphate inorganique soluble comme nutriment (Neal et al., 2017).

Il existe des preuves que les gènes de la phosphatase alcaline *phoB* et *phoX* sont plus répandus que *phoA* dans les écosystèmes aquatiques. Le gène *phoD* est le gène dominant de la phosphatase alcaline dans les écosystèmes terrestres et aquatiques. La *phoD* est répandue dans les écosystèmes terrestres et aquatiques (Ragot et al., 2015).

Le gène *phoA* se retrouve dans de nombreuses bactéries, comme *E. coli*, qui codent pour la phosphatase alcaline, ces phosphatases alcalines produites par différentes bactéries ont des domaines fonctionnels importants similaires (Wu et al., 2007). Le gène *phoD* se trouve principalement dans les *actinobactéries*, les *Cyanobactéries*, les *déinocoques*, les *Thermus*, les *Planctomycètes* et les Protéobactéries. Le gène *phoX* se trouve principalement dans les *phylums bactériens Protéobactéries* et *Cyanobactéries*, mais a également été trouvé dans les *actinobactéries*, les *Bacteroidetes*, les *Chloroflexi* et les *Lentisphaerae* (Ragot et al., 2016).

Les gènes codant pour la phosphatase acide non spécifique de la bactérie *Morganella morganii* sont généralement classés en deux classes, la classe A (*PhoC*) et la classe B (*NapA*) (Rodriguez et al., 2006). Le gène *alpha* code pour la phosphatase acide isolée de *Chryseobacterium meningosepticum* et est classé dans la classe C (Passariello et al., 2003).

-La famille de gène *nap*

Les deux gènes (*napD* et *napE*) ont été isolés et caractérisés à partir du codage de *Sinorhizobium meliloti* pour les phosphatases acides périplasmiques non spécifiques, qui sont impliquées dans la solubilisation des composés phosphatés insolubles et transportent le phosphate vers les cellules bactériennes (Deng et al., 2001).

-La famille de gène *pqq*

La pyrroloquinoléine quinone (*PQQ*) est un cofacteur redox actif utilisé par plusieurs microorganismes. Il a été démontré que la *PQQ* est nécessaire à la solubilisation du phosphate chez plusieurs espèces bactériennes. L'analyse génétique de la synthèse de la *PQQ* a été étudiée dans de nombreux genres, y compris *Acinetobacter*, *Gluconobacter*, *Hyphomicrobium*, *Klebsiella*, *Paracoccus*, *Pseudomonas*, *Methylobacillus*, *Methylobacterium*, *Mycobacterium*, *Thiobacillus* et *Xanthobacter* (Ogut et al., 2010, Anzuay et coll., 2013). Les gènes codant pour la *PQQ* sont régulés dans l'opéron *pqq* composé d'au moins 5 à 7 gènes tels que les gènes *pqqA*, *pqqB*, *pqqC*, *pqqD* et *pqqE*, comme rapporté chez des espèces bactériennes comme *Klebsiella pneumonia* et *Rahnella aquatilis*, ces gènes sont hautement conservés dans plusieurs bactéries (Han et al. 2008; Anzuay et coll., 2013).

Les gènes *pqq* (*pqq* A-E) de *Gluconobacter oxydans* ont montré une homologie avec les gènes *pqq* (*pqq* I-V) d'*Acinetobacter calcoaceticus* (Felder et al., 2000). Les gènes responsables de la production de *PQQ* sont impliqués dans l'expression du phénotype de solubilisation du phosphate via l'activation de la voie d'oxydation directe du glucose, ce qui

conduit à la production d'acides gluconique et 2 - céto gluconique. Ces acides résultent de la voie d'oxydation extracellulaire (espace périplasmique) du glucose via une glucose déshydrogénase dépendante de la pyrroloquino-oline-quinone liée à la membrane (PQQ-GDH), et le processus phosphorylatif intracellulaire implique l'absorption active du glucose et son oxydation ultérieure en 6-phosphogluconate (Rodríguez et al., 2000).

-La famille de gène *gcd*

Le gène *gcd* responsable de la production de l'enzyme glucose déshydrogénase (GDH) intervient dans la solubilisation des composés phosphatés inorganiques (Liang et al., 2020).

-la Famille de gène *gab*

Le gène *gabY* est impliqué dans la production d'acide gluconique (GA) et la solubilisation des phosphates minéraux (MPS); par conséquent, la MPS a été impliquée dans la production d'acide organique. L'acide gluconique est le principal acide organique produit par les bactéries via l'oxydation directe du glucose et joue un rôle important dans la solubilisation du phosphate dans le sol (Rodríguez et al., 2006).

-La famille de gène *phn*

Le gène *phnX* code pour l'enzyme phosphatase, qui clive la liaison Cp du substrat phosphonate pour produire de l'acétaldéhyde et du Pi. L'expression du gène *phnX* est induite sous la condition de famine Pi. La voie de la phosphatase est une partie du régulon *Pho* qui a été caractérisée chez *Enterobacter aerogenes* et *Salmonella typhimurium* (Villarreal-Chiu et al., 2012).

Les produits de sept gènes (*PhnGHIJKLM*) constituent les composants de base de l'enzyme C-P lyase, où le gène *PhnJ* code pour un composant catalytique de l'enzyme C-P lyase, et son produit est connu pour catalyser la réaction centrale pour libérer des phosphates solubles libres (Kamat et al., 2011; Villarreal-Chiu et coll., 2012).

-Autre gènes

Certains autres gènes tels que *pst* (transporteur spécifique de Pi), *glpQ* (glycérophosphoryldiester phosphodiesterase) et *ushA* (nucléotidase) sont impliqués dans la solubilisation des composés phosphatés organiques et le transport du phosphate a été stimulé par la privation de phosphate (Zeng et al., 2017).

4-4-La génétique de la biosynthèse des sidérophores :

La production de sidérophores est régulée en fonction de la quantité de fer présente dans l'environnement bactérien. Les gènes impliqués dans la consommation de fer sont affectés négativement par les métalloprotéines qui utilisent le fer comme corépresseurs (Wandersman, C , and Delepelaire, P. 2004). Chez certaines bactéries, l'expression de gènes liés à la biosynthèse des sidérophores est médiée par la protéine de liaison à l'ADN sensible aux métaux, la protéine *Fur* (répresseur de l'absorption du fer) (Bsat, N. and Helmann, J.D. 1999). Le *fur* est un régulateur global du fer dans plusieurs bactéries Gram-négatives et Gram-positives à faible G+C (Miethke, M. and Marahiel, M.A 2007). Le régulon *Fur* se compose d'environ 40 gènes impliqués dans la synthèse et l'absorption des sidérophores (Moore, C.M. and Helmann, J.D. 2005).

La boîte *Fur* est représentée comme une répétition inversée de 19 pb contenant deux sites opérateurs se chevauchant avec un élément de reconnaissance minimal 7-1-7 (Gaballa et Al...2008). La séquence consensus de l'opéron *Fur* box est GA T AA TGAT AA TCA TT ATC, conduisant à de nombreuses différences dans l'ADN régulateur des systèmes sensibles au fer de différentes espèces microbiennes (Neilands, J. B. 1995).

Bacillus subtilis possède un seul opéron, désigné *dhbACEBF*, qui est responsable de la biosynthèse du sidérophore. Cet opéron code pour les enzymes nécessaires à la production de la bacillibactine, un type spécifique de sidérophore (Ollinger et al...2006).

Les gènes *dhb* sont organisés en un opéron comprenant *dhbACEBF*, qui présente des similitudes avec les gènes responsables de la biosynthèse de l'entérobactine chez *Escherichia coli* (Rowland et Al 1996).

-Le gène *dhbA* code pour une enzyme appelée 2,3-dihydro-2,3-dihydroxybenzoate déhydrogénase (Hoffmann et Al 2002),

-Le gène *dhbC* code pour une isochorismate synthase (Rowland et Al 1996).

-le gène *dhbE* code pour une 2,3-dihydroxybenzoate adénylase (Hoffmann et Al 2002),

-le gène *dhbB* code pour une isochorismate lyase et une protéine porteuse de peptidyl (PCP) (Hoffmann et Al 2002),

- le gène *dhbF* code pour un peptide dimoléculaire synthétase (Hoffmann et Al 2002).

De plus, l'expression de *dhb*, ainsi que d'autres opérons impliqués dans le transport du fer, est régulée par la protéine Fur (**Bsat, N. and Helmann, J.D. 1999**).

La transcription de l'opéron *dhb* est régulée par un unique promoteur, appelé σ^A , qui inclut un site de liaison à la protéine Fur (**Rowland et Al 1996**). Ce promoteur est localisé en amont de *dhbA* (**Moore, C.M. and Helmann, J.D. 2005**). La pètrrobactine produite par *Bacillus anthracis* est synthétisée de manière indépendante de l'NRPS (Non-Ribosomal Peptide Synthetase) (**Miethke, M. and Marahiel, M.A 2007**).

Dans le processus de synthèse des sidérophores, les peptides non-ribosomiques synthétases (NRPS) interviennent. Ces enzymes sont également impliquées dans la production de peptides présentant une grande variété structurale ainsi que des peptides dotés d'un large spectre d'activités biologiques (**Raza et Al...2012**).

-Le régulon *Fur* comprend au moins quatre transporteurs ABC ainsi que cinq lipoprotéines liant le substrat. Parmi eux, le locus *FeuABC*, qui code pour un transporteur de type ABC, qui est essentiel pour la croissance en conditions de carence en fer et pour l'assimilation de la bacillibactine. Ce locus comprend la protéine périplasmique *FeuA* ainsi que les perméases membranaires *FeuB* et *FeuC* (**Miethke et Al...2006**).

-Pour l'assimilation des sidérophores de type hydroxamate, le système *FhuBCG* (un transporteur de type ABC) est requis, avec *FhuBG* agissant en tant que protéine transmembranaire et *FhuC* en tant qu'ATPase, ainsi que *FhuD* qui agit comme une lipoprotéine liant le substrat, nécessaire pour le ferrichrome ou *YxeB* pour la ferrioxamine (**Cendrowski et Al..2004**).

-Le système *YwbLMN* est un système élémentaire d'assimilation de fer orthologue au système cuivre oxydase Fe(III) dépendant chez *Saccharomyces cerevisiae*. La protéine *YwbLMN* fournit une voie dominante pour l'assimilation de fer lorsque le milieu est pauvre en acide citrique (**Cendrowski et Al..2004**).

Conclusion

Conclusion

La génétique est un domaine de recherche fondamental pour comprendre les mécanismes moléculaires qui sous-tendent les interactions bénéfiques entre les microorganismes et les plantes. Ainsi, les avancées dans ce domaine ont permis d'identifier et de caractériser de nombreux gènes impliqués dans des fonctions essentielles des PGPR, ouvrant ainsi la voie à des applications biotechnologiques prometteuses pour une agriculture plus durable.

L'identification de gènes clés, tels que ceux impliqués dans la fixation de l'azote, la solubilisation des phosphates et la production de métabolites bénéfiques, offre de nouvelles opportunités pour améliorer l'efficacité des inoculants microbiens. Il est envisageable de développer des souches PGPR génétiquement modifiées, présentant des capacités améliorées pour promouvoir la croissance des plantes et résister aux stress environnementaux.

Cependant, il est important de garder à l'esprit que les interactions entre les PGPR et les plantes sont complexes et influencées par de nombreux facteurs environnementaux. L'application des connaissances génétiques doit donc se faire de manière réfléchie et en tenant compte de ces interactions multifactorielles.

En conclusion, la génétique des PGPR est un domaine de recherche essentiel pour relever les défis de l'agriculture durable. Les connaissances acquises permettront de développer des solutions innovantes basées sur les microorganismes, contribuant ainsi à une production alimentaire plus écologique et plus efficace.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Ahemad M, Kibret M (2014) Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *J King Saud Univ Sci* 26:1–20
- Ahmad F, Ahmad I et Khan MS. (2005). Indole acetic acid production by the indigenous isolates of *Azotobacter* and fluorescent *Pseudomonas* in the presence and absence of tryptophan. *Turk. Journal. Biology*, 29: 29-34
- Angélique B. (2011). Molécules antifongiques et activité antagoniste de deux souches de *Pseudomonas* envers *Helminthosporium solani*, agent responsable de la tache argentée de la pomme de terre. Mémoire de maîtrise. Université Laval. Québec.
- Anzuay, M. S., Frola, O., Angelini, J. G., Ludueña, L. M., Fabra, A. and Taurian, T. (2013). Genetic diversity of phosphate- solubilizing peanut (*Arachis hypogaea* L.) associated bacteria and mechanisms involved in this ability. *Symbiosis*, 60(3), 143–154. doi:10.1007/s13199-013-0250-2
- Appel K. and Hirt H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 55:373-399.
- Arora NK, Tewari S, Singh S, Lal N, Maheshwari DK .(2012). PGPR for protection of plant health under saline conditions. In: Maheshwari DK (ed.) *Bacteria in agrobiology: Stress management*, pp.239-258.
- Askeland, R.A., Morrison, S.M., (1983) . Cyanide production by *pseudomonas fluorescens* and *pseudomonas aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology* 45, 1802-1807
- Atzhorn, R., A. Crozier, C.T. Wheeler et G. Sandberg (1988). Production of gibberellins and indole- 3-acetic acid by *Rhizobium phaseoli* in relation to nodulation of *Phaseolus vulgaris* roots. *Planta* 175:532–538 (Maheshwari et al., 2015).
- Babalola, O.O. (2010). Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol Lett* 32:1559–1570.
- Bakker , A.W .. Schippers, B.,(1987) . Microbial cyanides production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *pseudomonas* spp . Mediated plant growth stimulation . *Soil biology and soil biochemistry* 19. 451-457
- Binenbaum, J., Weinstain, R., and Shani, E. (2018). Gibberellin localization and transport in plants. *Trends Plant Sci.* 23, 410–421. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.005

- Bsat, N. and Helmann, J.D. (1999) Interaction of *Bacillus subtilis* Fur (ferric uptake repressor) with the *dhb* operator in vitro and in vivo. *J. Bacteriol* 181 : 4299-4307.
- Campbell R, Greaves MP. (1990). Anatomy and community structure of the rhizosphere in the rhizosphere (ed. J.M.Lunch), John Wiley & Sons, Ltd, Essex. Pp:11-34.
- Cendrowski, S., MacArthur, W. and Hanna, P. (2004) *Bacillus anthracis* requires siderophore biosynthesis for growth in macrophages and mouse virulence. *Mol. Microbiol.* 51: 407-417.
- Chakraborty U, Chakraborty B, Basnet M, Chakraborty A (2009) Evaluation of *Ochrobactrum anthropi* TRS-2 and its talc based formulation for enhancement of growth of tea plants and management of brown root rot disease. *J App Microbiol* 107:625–634
- Compant S, Duffy B, Nowak J, Clément C, Barka EA (2005) Use of plant growthpromoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *App Env Microbiol* 71:4951–4959.
- Corbaz R. (1990). Principe de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes. Presse polytechniques et universitaires romandes.
- Cornelis P (2010) Iron uptake and metabolism in *Pseudomonads*. *App Microbiol Biotech* 86:1637–1645.
- Crowley DE (2006) Microbial siderophores in the plant rhizosphere. In: Barton LL, Abadia J (eds) Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms. *Plant Microb.* Springer, Dordrecht, pp 169–198
- Defago , G .,Hass , D., (1990). *Pseudomonas* are antagonist of soilborne plant pathogens : mode of action and genetic analysis . *Soil biochemistry* 6, 249-291
- Deng, S., Elkins, J., Da, L., Botero, L. and McDermott, T. (2001). Cloning and characterization of a second acid phosphatase from *Sinorhizobium meliloti* strain 104A14. *Arch. Microbiol.*, 176(4): 255–263. doi:10.1007/s002030100311.
- Dey R., Pal K.K., Bhatt D.M. and Chauhan S.M., (2004). Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria *microbial res.* 159: 371-394
- Dixon, R., and Kahn, D. (2004). Genetic regulation of biological nitrogen fixation. *Nat. Rev. Microbiol.* 2, 621–631.

- Donot, F.; Fontana, A.; Baccou, J.C.; Schorr-Galindo, S. (2012). Microbial exopolysaccharides: Main examples of synthesis, excretion, genetics and extraction. *Carbohydr. Polym.* 87, 951–962.
- Fazli, M.; Almblad, H.; Rybtke, M.L.; Givskov, M.; Eberl, L.; Tolker-Nielsen, T. (2014) Regulation of biofilm formation in *P.seudomonas* and *B. urkholderia* species. *Environ. Microbiol.* 16, 1961–1981.
- Firew Elias, Delelegn Woyessa, and diriba Muleta.(2016). Phosphate Solubilization potential of rhizosphere fungi isolated from plants in jimma Zone,Southwest Ethiopia. *International Journal of Microbiologie* ;3 :1.
- Franche, C., Lindström, K., and Elmerich, C. (2009). Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant Soil* 321, 35–59.
- Gaballa, A , Antelmann, H., Aguilar, c., Khakh, S.K., Song, K.-B., Smaldone, G.T. and Helmann, J.D. (2008) The *Bacillus subtilis* iron-sparing response is mediated by a Fur-regulated small RNA and three small, basic proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105: 11927-11932.
- Gharzouli R. (2006). Influence d’agents mutagènes, les rayons Ultra-violet, sur la nodulation et les caractères phénotypiques de quelques espèces de *Rhizobium* sp. Mémoire de Magister. Université Constantine 1. p : 13
- Glick B.R., Penrose D. and Li J. (1998). A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *Journal of Theoretical Biology.* 190: 63- 68.
- Glick BR. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbial.* 41:109-117.
- Glick, B.R. (2012). Plant Growth-Promoting Bacteria Mechanisms and Applications. *Scientifica* Article ID 963401, 15 p.
- Glick, B.R., 2012. Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and applications. In: *Scientifica*. Octobre 2012. Vol. 2012, p. 1-15.
- Glick, B.R., Z. Cheng, J. Czarny, et J. Duan (2007). Promotion offre plant growth by ACCdeaminase producing soil bacteria. *Eur. J. Plant Pathol.* 119:329–339.
- Gray and L.M. Smith (2005). Influence of land use on postmetamorphic body size of playa lake amphibians. *Journal of Wildlife Management.* 69:515-524.

- Großkinsky, D. K. et al. (2016). Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Sci. Rep.* 6, 23310; doi: 10.1038/srep23310.
- Gyaneshwar P, Kumar GN, Parekh LJ, Poole PS. (2002). Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant soil.* 245(1): 83-93.
- Hakim S, Naqqash T, Nawaz M S, Laraib I, Siddique MJ, Zia R, Mirza MS and Imran A., (2021) : Rhizosphere Engineering With Plant Growth-Promoting Microorganisms for Agriculture and Ecological Sustainability. *Front. Sustain. Food Syst.* 5:617157. doi: 10.3389/fsufs.2021.61715
- Hakim S, Naqqash T, Nawaz M S, Laraib I, Siddique MJ, Zia R, Mirza MS and Imran A., (2021) : Rhizosphere Engineering With Plant Growth-Promoting Microorganisms for Agriculture and Ecological Sustainability. *Front. Sustain. Food Syst.* 5:617157. doi: 10.3389/fsufs.2021.61715.
- Han, S. H., Kim, C. H., Lee, J. H., Park, J. Y., Cho, S. M., Park, S. K., Kim, K. Y., Krishnan, H. B. and Kim, Y. C. (2008). Inactivation of pqq genes of *Enterobacter intermedium* 60-2G reduces antifungal activity and induction of systemic resistance. *FEMS Microbiol. Lett.*, 282:140–146.
- Herman MAB, Nault BA, Smart CD (2008). Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on bell pepper production and green peach aphid infestations in New York. *Crop. Protect.* 27: 996- 1002.
- Hoffmann, T., Schutz, A., Brosius, M. , Volker, A., Volker, U. and Bremer, E. (2002) High-salinity-induced iron limitation in *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.* 184: 718-727.
- Hori, K.; Matsumoto, S. (2010) Bacterial adhesion: From mechanism to control. *Biochem. Eng. J.* 48, 424–434.
- Idris, S.E., Iglesias, DJ., Talon, M. and Borriss, R. (2007) Tryptophan-Dependent Production of Indole-3-Acetic Acid (IAA) Affects Level of Plant Growth Promotion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 *Molecular Plant-Microbe Interactions* 20: 6, 619-626.
- Jourdan, E., M. Ongena, et P. Thonart. , 2008. Caractéristiques moléculaires de l'immunité des plantes induite par les rhizobactéries non pathogènes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 12: 437-449.
- Kamat, S. S., Williams, H. J. and Raushel, F. M. (2011). Intermediates in the transformation of phosphonates to phosphate by bacteria. *Nature*, 480, 570– 573.

- Kang, S.-M., Khan, A. L., Hamayun, M., Hussain, J., Joo, G.-J., You, Y.-H., et al. (2012). Gibberellin-producing *Promicromonospora* sp. SE188 improves *Solanum lycopersicum* plant growth and influences endogenous plant hormones. *J. Microbiol.* 50, 902–909. doi: 10.1007/s12275-012-2273-4
- Kang, S.-M., Khan, A. L., Waqas, M., Asaf, S., Lee, K.-E., Park, Y.-G., et al. (2019b). Integrated phytohormone production by the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus tequilensis* SSB07 induced thermotolerance in soybean. *J. Plant Int.* 14, 416–423. doi: 10.1080/17429145.2019.1640294
- Kang, S.-M., Khan, A. L., Waqas, M., You, Y.-H., Hamayun, M., Joo, G.-J., et al. (2015). Gibberellin-producing *Serratia nematodiphila* PEJ1011 ameliorates low temperature stress in *Capsicum annuum* L. *Eur. J. Soil Biol.* 68, 85–93. doi: 10.1016/j.ejsobi.2015.02.005
- Kang, S.-M., Khan, A. L., You, Y.-H., Kim, J.-G., Kamran, M., and Lee, I.-J. (2014a). Gibberellin production by newly isolated strain *Leifsonia soli* SE134 and its potential to promote plant growth. *J. Microbiol. Biotechnol.* 24, 106–112. doi: 10.4014/jmb.1304.04015.
- Kang, S.-M., Waqas, M., Hamayun, M., Asaf, S., Khan, A. L., Kim, A.-Y., et al. (2017). Gibberellins and indole-3-acetic acid producing rhizospheric bacterium *Leifsonia xyli* SE134 mitigates the adverse effects of copper-mediated stress on tomato. *J. Plant Int.* 12, 373–380. doi: 10.1080/17429145.2017.1370142
- Khan M.S., Zaidi A., Wani P.A., Ahemad M., Oves M. (2009) Functional Diversity Among Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Current Status. In: Khan M., Zaidi A., Musarrat J. (eds) *Microbial Strategies for Crop Improvement*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kloepper JW, Gutierrez-Estrada A, McInroy JA. (2007). Photoperiodregulates elicitation of growth promotion but not induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Can J Microbiol* 53(2):159–167.
- Kloepper, J W. (1992). Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents. In: FB Metting Jr, ed, *Soil Microbial Ecology: Applications in Agricultural and Environmental Management*. Marcel Dekker Inc., New York, pp 255-274.
- Kloepper, J W., R. Litshitz et R. M. Zablutowicz (1989). Free living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends Biotechnol.* 7: 39-43.

- Kloepper, J. W. (1993). Plant-growth-promoting rhizobacteria as biological control agents, In: Soil Microbial Ecology, (Ed.) F. B. Jr., Metting. Marcel Dekker inc., N. Y. p.255-273.
- Knowles, C.J ., Bunch , A.W ., (1986) . Microbial cyanide metabolism . Advances in Microbial physiology 27, 73-111
- Kochar, M., Upadhyay, A., and Srivastava, S. (2011). Indole-3-acetic acid biosynthesis in the biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* Psd and plant growth regulation by hormone overexpression. Res. Microbiol. 162: 426-35
- Kumar, V. et N. Narula (1999). Solubilization of inorganic phosphates and growth emergence of wheat as affected by *Azobacter chroococcum* mutants. Boil. Fert. Soils, 28(3): 301-305.
- Lauriane giroux (2015) caractérisation de rhizobactéries du groupe des bacillus bénéfiques à la croissance de la tomate
- Liang, J.-L., Liu, J., Jia, P., Yang, T., Zeng, Q., Zhang, S.-C., Liao, B., Shu, W.-S. and Li, J.-T. (2020). Novel phosphate- solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. The ISME J., 14:1600– 1613 doi:10.1038/s41396-020-0632-4
- Liu, F., Xing, S., Ma, H., Du, Z. & Ma, B, (2013). Cytokinin-producing, plant growthpromoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. Appl. Microbiol. Biotechnol. 97, 9155–9164
- Luis M Rubio and Paul w Ludden 2008, Biosynthesis of the Iron-Molybdenum Cofactor of Nitrogenase
- Maheshwari, D. K., Dheeman, S., and Agarwal, M. (2015). “Phytohormoneproducing PGPR for sustainable agriculture,” in Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem, ed D. Maheshwari (Cham: Springer), 159–182. doi: 10.1007/978-3-319-24654-3_7
- Martínez-Viveros 1, O., M.A. Jorquera, D.E. Crowley, G. Gajardo and M.L. Mora. (2010). Mechanisms and practical considerations Involved in plant growth promotion by rhizobacteria. J. Soil Sci. Plant Nutr. 10: 293 – 319.
- Marvasi, M.; Visscher, P.T.; Martinez, L.C. (2010) Exopolymeric substances (EPS) from *Bacillus subtilis*: Polymers and genes encoding their synthesis. FEMS Microbiol. Lett.313, 1–9

- Matos-Moreira, M., et al., (2017). High-resolution mapping of soil phosphorus concentration in agricultural landscapes with readily available or detailed survey data. *Eur. J. Soil Sci.* 68, 281–294.
- Mehta, P., Walia, A., Chauhan, A., Kulshrestha, S. and Shirkot, C.K. (2013) Phosphate solubilisation and plant growth promoting potential by stress tolerant *Bacillus* sp. isolated from rhizosphere of apple orchards in trans Himalayan region of Himachal Pradesh. *Ann. Appl. Biol.* 163 : 430-443.
- Miethke, M., Klotz, O., Linne, U., May, J.J., Beckering, C.I. and Marahiel, M.A. (2006) Ferri-bacillibactin uptake and hydrolysis in *Bacillus subtilis*. *Mol. Microbiol.* 61: 1413-1427.
- Miethke, M. and Marahiel, M.A. (2007) Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 71: 413-451.
- Minorsky PV (2008). On the inside. *Plant. Physiol.* 146: 323-324.
- Moore, C.M. and Helmann, J.D. (2005) Metal ion homeostasis in *Bacillus subtilis*. *CUIT. Opin. Microbiol.* 8: 188-195.
- Morcillo, R.J.L.; Manzanera, M. (2021). The Effects of Plant-Associated Bacterial Exopolysaccharides on Plant Abiotic Stress Tolerance. *Metabolites* 11, 33.
- Neal, A. L., Blackwell, M., Akkari, E., Guyomar, C., Clark, I. and Hirsch, P. R. (2017). Phylogenetic distribution, biogeography and the effects of land management upon bacterial non-specific Acid phosphatase Gene diversity and abundance. *Plant Soil*, 427(1-2), 175– 189. doi:10.1007/s11104-017-3301-2.
- Neilands, J. B. (1995) Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.* 270: 26723-26726.
- Newton, W.E., and Dilworth, M.J. (2011). Assays of Nitrogenase Reaction Products. In *Nitrogen Fixation*, (Humana Press), pp. 105–127.
- Ogut, M., Er, F. and Kandemir, N. (2010). Phosphate solubilization potentials of soil *Acinetobacter* strains. *Biol. Fertil. Soils*, 46:707–715.
- Ollinger, J., Song, K.B., Antelmann, H., Hecker, M., and Helmann, J.D. (2006) Role of the Fur regulon in iron transport in *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.* 188: 3664-3673.
- Osugi, A., and Sakakibara, H. (2015). Q&A: how do plants respond to cytokinins and what is their importance? *BMC Biol.* 13:120. doi: 10.1186/s12915-015-0214-5

- Pallavi Kumari Punam.(2018).Role of different carbon Source on Phosphate Solubilisation by Psycrotolerant Isolatete. International Journal of Current Microbiologie and Applied Sciences, India ;7(10) :2597.
- Passariello, C., Schippa, S., Iori, P., Berlutti, F., Thaller, M. C. and Rossolini,G. M. (2003). The molecular class C acid phosphatase of Chryseobacterium meningosepticum (OlpA) is a broad- spectrum nucleotidase with preferential activity on 5'-nucleotides. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics, 1648(1-2), 203–209. doi:10.1016/s1570-9639(03)00147-x.
- Patten, CL., Blakney, A.IC and Coulson, T.J.D. (2012) Activity, distribution, and function of indole-3-acetic acid biosynthetic pathways in bacteria. Crit. Rev. Microbiol. 10: 1-21.
- Patten, CL., Blakney, A.IC and Coulson, T.J.D. (2012) Activity, distribution, and function of indole-3-acetic acid biosynthetic pathways in bacteria. Crit. Rev. Microbiol. 10: 1-21.
- Paul, E. A., et F. E. Clark (1996). Soil Microbiology and Biochemistry, 2nd Edition. Academic Press, New York.
- Pujic, P., Normand, P. (2009) La symbiose racinaire entre la bactérie Frankia et les plantes actinorhiziennes. Biofuture, 26-29.
- Qureshi M. A., Ahmad Z. A., Akhtar. N., Iqbal A., Mujeeb F. and Shakir M. A. (2012) Role of phosphate solubilizing bacteria (psb) in enhancing P availability and promoting cotton growth. The Journal of Animal & Plant Sciences, 22(1): 204-210.
- Raafat, D., and Sahl, H.-G. (2009). Chitosan and its antimicrobial potential - a critical literature survey. Microb. Biotechnol. 2, 186–201
- Ragot, S. A., Kertesz, M. A. and Bünemann, E. K. (2015). phoDAAlkaline Phosphatase Gene Diversity in Soil. Appl.
- Ragot, S. A., Kertesz, M. A., Mészáros, É., Frossard, E. and Bünemann, E. K. (2016). Soil phoD and phoX alkaline phosphatase gene diversity responds to multiple environmental factors. FEMS Microbiol. Ecology, 93(1), doi:10.1093/femsec/fiw212.
- Raza, W., Wu ,H. and Shen, Q. (2012) Production, regulation and transportation of bacillibactin in Bacillus subtilis. J. Chem. Soc. Pak. 34: 996-1002.
- Repar, J., Suéurovié, S., Zahradka, K., Zahradka, D. and éurkovié-Perica, M. (2013) Stress resistance of Escherichia coli and Bacillus subtilis is modulated by auxins_Can J microbiol59: 766-770.

- Rodríguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T. and Bashan, Y. (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant and Soil*, 287: 15-21.
- Rodríguez, H., Gonzalez, T. and Selman, G. (2000). Expression of a mineral phosphate solubilizing gene from *Erwinia herbicola* in two rhizobacterial strains. *J. Biotechnol.*, 84(2), 155– 161. doi:10.1016/s0168-1656(00)00347-3
- Rowland, B.M. and Taber, H.W. (1996) Duplicate isochorismate synthase genes of *Bacillus subtilis*: regulation and involvement in the biosyntheses of menaquinone and 2,3-dihydroxybenzoate. *J. Bacteriol.* 178: 854-861.
- Rowland, B.M., Grossman, T.H., Osburne, M.S. and Taber, H.W. (1996) Sequence and genetic organization of a *Bacillus subtilis* operon encoding 2,3-dihydroxybenzoate biosynthetic enzymes. *Gene* 178: 119-123.
- Ryan RP, Germaine K, Franks A, Ryan DJ et Dowling DN. (2008). Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS. Microbiol. Lett*, 278: 19.
- Ryu, R. et C.L. Patten (2008). Aromatic amino acid-dependent expression of indole-3-pyruvate decarboxylase is regulated by 4TyrR in *Enterobacter cloacae* UW5. *Am. Soc. Microbiol.*, 19: 1-35.
- Sarwar, M., Arshad, M. , Martens, D.A. and Frankenberger, W.T. Jr. (1992) Tryptophan-dependent biosynthesis of auxins in soil. *Plant Soil* 147: 207-215.
- Shahab, S. and Ahmed, N. (2011) Growth Promotion Of Chick Pea By Native Phosphate Solubilizing And Auxin Producing Bacteria. *The Internet Journal of Microbiology* Volume 9 Number 1.
- 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.
- Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism. *Plant signaling. FEMS Microbiol. Rev.*, 31(4): 425-448.
- Spaepen, S. and Vanderleyden, J. (2011) Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, vol. 3, no. 4.
- Spaepen, S., Vanderleyden, J. and Remans, R. (2007) Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol. Rev.* 31: 425-448.
- Spaink H. P., Kondorosi A., Hooykaas P. J. J. (1998). The Rhizobiaceae: molecular biology of model plant associated bacteria. *Kluwer Academic Publishers*. 566 p. In :

Domergue O. (2006). Diversité des rhizobia associés à ononis repens : une légumineuse adaptée aux milieux méditerranéens. Mémoire. École Pratique des Hautes Études. p : 11

- Srivastava, L.M. (2002) Chapter 6: Auxin in Plant Growth and Development: Hormones and Environment. CA: Academic Press.
- Srivastava, L.M. (2002) Chapter 6: Auxin in Plant Growth and Development: Hormones and Environment. CA: Academic Press.
- Tabassum, B., Khan, A., Tariq, M., Ramzan, M., Iqbal Khan, M.S., Shahid, N., and Aaliya, K. (2017). Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR. *Appl. Soil Ecol.* 121, 102–117.
- Taiz L, Zeiger E. 2003. Assimilation of mineral nutrients. In: *Plant Physiology*, First Indian reprint. Panima Publishing Corp. New Delhi, India. pp: 259-282.
- Vessey J.K. (2003) Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil* 255, 571- 586.
- Villarreal-Chiu, J. F., Quinn, J. P. and McGrath, J. W. (2012). The genes and enzymes of phosphonate metabolism by bacteria, and their distribution in the marine environment. *Front. Microbiol.*, 3. doi:10.3389/fmicb.2012.00019.
- Wandersman, C , and Delepelaire, P. (2004) Bacterial iron sources: from siderophores to hemophores. *Annu. Rev. Microbiol.* 58: 611-647
- Weller DM, Raaijmakers JM, Gardener BBM, Thomashow LS. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens 1. *Annu Rev Phytopathol.* 2002;40:309–348.
- Wong, W., Tan, S., Ge, L., Chen, X., and Yong, J. (2015). “The importance of phytohormones and microbes in biofertilizers,” in *Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem*, ed D. Maheshwari (Cham: Springer), 105–158. doi: 10.1007/978-3-319-24654-3_6
- Wu, J.-R., Shien, J.-H., Shieh, H. K., Hu, C.-C., Gong, S.-R., Chen, L.-Y. and Chang, P.-C. (2007). Cloning of the gene and characterization of the enzymatic properties of the monomeric alkaline phosphatase (PhoX) from *Pasteurella multocida* strain X-73. *FEMS Microbiol. Lett.*, 267(1), 113– 120. doi:10.1111/j.1574- 6968.2006.00542.x
- Yuan, C-L., Mou, C-X., Wu, W.-L. and Guo, Y-B. (2011) Effect of different fertilization treatments on indole-3-acetic acid producing bacteria in soil. *J Soils Sediments* 11: 322-329.

- Z. Belkadi, K. Yasmina, (2016). Isolation of Rhizospheric Bacteria with Antagonistic Activity and Testing in the Biocontrol of Botrytis Cinerea on Tomato Thesis.
- Zahir, Z A, M. Arshad et WT. Frankenberger (2004). Plant Growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. Adv. Agron., 81, 97-168.
- Zeng, Q., Wu, X., Wang, J. and Ding, X. (2017). Phosphate solubilization and gene expression of phosphate-solubilizing bacterium Burkholderia multivorans ws-fj9 under different levels of soluble phosphate. J. Microbiol. Biotechnol., 27(4), 844–855, doi.org/10.4014/jmb.1611.11057

<p>Année anniversaire 2023/2024 Présenté par : Bougandoura Abdelhak</p>
<p>Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de Master en Génétique</p>
<p>La génétique des caractères Pgp des Rhizobactérie</p>
<p>Les PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) sont des bactéries bénéfiques qui colonisent les racines des plantes et stimulent leur croissance par divers mécanismes génétiques. Ce travail étudie les aspects génétiques des PGPR, notamment les gènes impliqués dans la fixation de l'azote, la solubilisation des phosphates, la production de phytohormones comme l'auxine, et la suppression des maladies par la production de sidérophores. Les études génomiques ont révélé des réseaux complexes de régulation génétique qui permettent aux PGPR d'adapter leurs fonctions en réponse aux conditions environnementales et aux besoins des plantes hôtes. La recherche sur la génétique des PGPR non seulement approfondit notre compréhension sur les interactions plante-microbe, mais ouvre également des avenues pour l'ingénierie de souches bactériennes optimisées pour une agriculture durable, réduisant la dépendance aux intrants chimiques et améliorant la santé des sols et des plantes.</p> <p>Mots clés : PGPR, Rhizosphère, Plante, Génétique, Interactions.</p>
<p>Devant le jury :</p>
<p>Présidente : BENDJEMANA Katia Pr Université Abbés Laghrour Khenchela Directrice : SEBIHI Fatima Zohra MCA Université Abbés Laghrour Khenchela Examinatrice : DEROUICHE Faouzia Dr Université Abbés Laghrour Khenchela</p>
<p>Date de soutenance :</p>