

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

Université A. Mira de Béjaïa
Faculté des Sciences de la Nature et de Vie
Département du Microbiologie



Réf :

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

En vue de l'obtention du diplôme de Master

Spécialité : Microbiologie appliquée

Thème

*Utilisation de certaines bactéries du sol dans la
restauration des plantes sous stress salin*

Présenté par :

Yahiaoui Zouina & Tigrine Karima

Soutenu le : 11 septembre 2022

Devant le jury composé de :

Mr. NABTI El-Hafid	Prof.	Promoteur
Mr. BENSALD Karim	M.A.A	Président
Mme. BENSIDHOUM Leila	M.C.B	Examineur

Année universitaire: 2021 / 2022

Remerciements

Nous tenons à exprimer dans un premier temps nos vives gratitudee
et notre profonde reconnaissance à notre encadreur Monsieur

NABTI, pour son aide et ses conseils,

Nous remercions les membres du jury Monsieur BENSALD et
Madame BENSIDHOUM qui nous ont fait l'honneur de bien vouloir
juger et évaluer notre travail.

Nos remerciements vont également à tous les enseignants de notre
faculté qui nous ont suivi et formé tout le long de notre cursus
universitaire, et à toute l'équipe pédagogique responsable de notre
formation.

Enfin, nous tenons à remercier nos chers parents, qui ont été toujours
là pour nous, ainsi que nos proches et amis pour leurs
encouragements.

Dédicace

Je dédie ce modeste travail :

À la mémoire de mon père qui repose en paix

À ma mère qui m'a soutenu et encouragé durant ces années d'études

À ma chère petite sœur Rima

À tous les membres de ma famille

À mon âme sœur et meilleur ami Rassim, ma source d'énergie et de
motivation

À mes amis Cilia, Lamia², Sarah et Tina qui font mon équilibre, pour
leur présence dans ma vie

À ma binôme Karima.

Zouina

Dédicace

Je dédie ce travail :

A ma mère : qui m'as encouragée et soutenue durant toutes mes
années d'études

A mes grands parents qui ont tout fait pour ma réussite

A mes soeurs Sonia, Sassa, Lydia et Imen qui m'ont toutes aidées d'une
façon ou d'une autre à réussir mes études

A mon cher Toufik qui m'as aidé, soutenu et encouragé

A mon père

A mon frère Tayeb

A la mémoire de mon arrière grand-mère et de ma grand-mère
paternelle qu'elles reposent en paix

A mes amis et à tous les membres de ma promotion

A ma binôme Zouina

Karima

Liste des abréviations

ACC : Acide 1-Aminocyclopropane-1- carboxylique

AsA : Acide ascorbique

CAT : catalase

CE : conductivité électrique

Da : Dalton

dS /m : Décisiemens par mètre

EPS : Exopolysaccharides

GB : Glycine bêtaïne

ISR : Induced Systemic Resistance

mmhos /cm : milli mhos par centimètre

ONU : Organisation des Nations unies

PAMPs : Pathogen Associated Molecular Patterns

PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria

POX : peroxydase

Ppm : parties par million

PRR : Pattern Recognition Receptor

ROS : Reactive oxygen species

SOD : superoxyde dismutase

TDS : Total dissolved solids

Liste des figures

Figure 1: Présentation générale de la Rhizosphère.....	4
Figure 2: La structure de la Rhizosphère.....	4
Figure 3: <i>Bacillus thuringiensis</i> sous microscope électronique.....	6
Figure 4: Nodules racinaires contenant chacun des bactéries appartenant au genre <i>Rhizobium</i>	6
Figure 5: Observation au microscope électronique d'une souche d' <i>Azotobacter sp.</i>	7
Figure 6: Observation au microscope électronique d'une souche de <i>Pseudomonas fluorescens</i>	8
Figure 7: « Symptômes foliaires causés par la toxicité du Na ⁺ chez des plantes de riz » Un cultivar sensible au stress salin (droite) et un autre tolérant (gauche) sont cultivés en solution hydroponique contenant du NaCl.....	18
Figure 8: Effet du sel sur la partie aérienne de la plante.....	19
Figure 9: Vue d'ensemble de l'osmorégulation chez les bactéries halophiles.....	31
Figure 10: L'activité antioxydante: les composants enzymatiques et non enzymatiques.....	33
Figure 11: Les différents mécanismes d'action des PGPRs en conditions salins.....	34

Sommaire

Liste des abréviations	
Liste des figures	
Introduction.....	1
Chapitre 1 : Les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes.....	3
I.1. Présentation générale des bactéries du sol.....	3
I.2. Présentation générale de la Rhizosphère.....	3
I.2.1. Définition.....	3
I.2.2. La structure de la Rhizosphère.....	3
I.3. Généralité sur les Rhizobactéries.....	4
I.4. Quelques groupes des Rhizobactéries et leurs caractéristiques.....	4
I.4.1. Le genre <i>Bacillus</i>	5
I.4.2. Le genre <i>Rhizobium</i>	6
I.4.3. Le genre <i>Azotobacter</i>	7
I.4.4. Le genre <i>Pseudomonas</i>	8
I.4.5. <i>Actinobacteria</i>	9
I.5. Les mécanismes de la stimulation de la croissance des plantes par les PGPR.....	9
I.5.1. Les mécanismes directs.....	9
I.5.1.1. La fixation de l'azote.....	9
a. Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote.....	10
b. Les bactéries fixatrices d'azote libres.....	10
I.5.1.2. La production de sidérophores.....	10
I.5.1.3. La solubilisation de phosphore.....	11
I.5.1.4. La production de phytohormones.....	11
I.5.2. Les mécanismes indirects.....	12
I.5.2.1. L'antibiose.....	12
I.5.2.2. La compétition pour l'espace et les nutriments.....	13
I.5.2.3. La résistance systémique induite.....	13
Chapitre 2 : le stress salin.....	15
II.1. Définitions.....	15
II.1.1. Notion de stress.....	15
II.1.2. La salinité.....	15

II.1.3. La salinisation.....	15
II.1.3.1. La salinisation primaire (naturelle)	16
II.1.3.2. La salinisation secondaire (anthropique).....	16
II.2. Le stress salin et les plantes.....	16
II.2.1. L'impact du stress salin sur les plantes.....	16
II.2.1.1. Les halophytes.....	17
II.2.1.2. Les glycophytes.....	17
II.2.2. Effet du stress salin sur la morphologie de la plante.....	18
II.2.2.1. Effet du stress salin sur la partie aérienne.....	18
II.2.2.2. Effet du stress salin sur la partie racinaire.....	19
II.2.3. Effet du stress salin sur la physiologie de la plante.....	20
II.2.3.1. Effet du stress salin sur La photosynthèse et les échanges gazeux.....	20
II.2.3.2. Effet du stress salin sur La nutrition minérale des plantes.....	20
II.2.3.3. Effet du stress salin sur la physiologie de la reproduction.....	21
II.2.4. Effet du stress salin sur La germination.....	21
II.3. Le stress salin et les microorganismes du sol.....	22
II.3.1. l'effet du stress salin sur la densité de la population microbienne.....	22
II.3.2. l'effet du stress salin sur l'activité microbiologique.....	23
II.3.2.1. l'effet du stress salin sur la minéralisation du carbone.....	23
II.3.2.2. l'effet du stress salin sur la nitrification.....	23
II.3.2.3. l'effet du stress salin sur la sulfato-réduction.....	24
II.4. Le stress salin et les interactions plante-MO.....	24
II.4.1. effet du stress salin sur la nodulation.....	24
II.4.2. effet du stress salin sur la fixation d'azote symbiotique.....	25
Chapitre 3 : utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin.....	26
III.1. La tolérance des bactéries au sel.....	26
III.1.1. Les bactéries halophiles.....	26
III.1.2. Les bactéries halotolérantes.....	26
III.2. Les stratégies d'adaptation des PGPR halophiles et halotolérantes au sel et leurs mécanismes d'action.....	27
III.2.1. L'osmorégulation.....	27

• L'étape primaire.....	28
• L'étape secondaire.....	28
➤ La proline.....	28
➤ Le Tréhalose.....	29
➤ La glycine bêtaïne.....	29
➤ L'ectoïne.....	30
➤ Le glutamate.....	30
III.2.2. Autres moyens de réponse au stress osmotique.....	30
□ L'ACC désaminase.....	30
□ Exopolysaccharides.....	31
□ Activité antioxydante.....	32
Conclusion.....	35
Références bibliographiques.....	36
Résumé	

Introduction

Introduction

Les plantes occupent une place importante au sein de l'écosystème puisqu'elles fournissent des éléments indispensables à la vie. Elles sont considérées comme la base de la chaîne alimentaire, elles présentent une excellente source de minéraux et d'éléments dotés de propriétés pharmaceutiques (Jenkins, 2003).

Toutefois, les plantes sont soumises à différents types de stress. Ce qui entraîne une diminution de la production végétale, et donc, un effet négatif sur l'ensemble des organismes vivants qui dépendent directement ou indirectement des plantes (Orhan, 2016).

L'excès de salinité fait partie des conditions défavorables à la survie des plantes (Chérifi et *al.*, 2017). Ce facteur correspond à l'accumulation excessive des sels solubles à la surface du sol (Herbert et *al.*, 2015). Ce qui entraîne des effets négatifs sur les plantes qui se retrouvent ainsi dans un état de stress salin (cheik, 2021). Il est donc considéré comme l'un des facteurs majeurs de la diminution de la productivité végétale (Herbert et *al.*, 2015). En effet, près d'un milliard d'hectare de terre a été endommagé par ce phénomène, et selon l'ONU, la population humaine devrait augmenter au cours des prochaines années, passant de 7,3 milliards à 9,7 milliards en 2050. Il faudra donc augmenter la production agricole afin de fournir suffisamment de nutriments (cheik, 2021).

Afin de résoudre ce problème, les chercheurs ont fait appel à plusieurs stratégies permettant de renforcer la résistance des plantes soumises au stress salin. Parmi ces stratégies : il y a le traitement des plantes stressées avec des bactéries rhizosphériques (Bouchenak et *al.*, 2019). En effet, les plantes ne sont pas les seules à habiter le sol, les micro-organismes sont également des habitants du sol. Parmi ces micro-organismes il y a : les bactéries rhizosphériques qui sont bénéfiques pour les plantes, en ayant une relation symbiotique avec elles. Elles sont connues sous le terme de PGPR (Plant growth promoting rhizobacteria : rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes), en raison de leur capacité à stimuler la croissance des plantes (Giroux, 2015). La présence de ces bactéries dans le sol fait qu'elles s'affectent également par les facteurs physico-chimiques du sol. Et donc par l'accumulation des sels dans le sol (Zhang et *al.*, 2019).

Elles répondent à ce facteur par des stratégies leur permettant de s'adapter aux conditions salines, tels que : la synthèse des osmoprotecteurs. En effet, l'objectif des chercheurs est d'inoculer les plantes soumises au stress salin par des bactéries rhizosphériques productrices d'osmoprotecteurs naturels afin qu'ils remplacent les solutés compatibles artificiels qui sont très onéreux (Arif, 2015).

Introduction

L'objectif de notre recherche est de faire une présentation des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes, de montrer l'impact du stress salin sur la production agricole et la sécurité alimentaire et enfin, montrer l'importance et le rôle des PGPR dans la restauration des problèmes liés au stress salin des plantes.

Pour cela, nous avons divisé notre travail en trois chapitres :

- Les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes ;
- Le stress salin ;
- L'utilisation des bactéries rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin.

Pour enfin conclure le travail avec un ensemble de synthèses qui résument la corrélation entre ces trois axes fondamentaux de notre étude bibliographique.

Chapitre I :

Les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

I. Les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

I.1. Présentation générale des Bactéries du sol

Dans un gramme de sol, la biomasse bactérienne est estimée à environ 10^9 cellule/g. Ces bactéries avec les autres organismes vivants qui peuplent le sol participent tous d'une manière ou d'une autre à son évolution. Leur abondance diminue dans les profondeurs du sol, et augmente aux alentours des racines, dans une partie du sol appelée « rhizosphère », là où les bactéries trouvent les éléments nécessaires à leur survie (Gobat et *al.*, 2010).

I.2. Présentation générale de la Rhizosphère

Le mot « Rhizosphère » a été décrit pour la première fois par le microbiologiste Lorenz Hiltner en 1904. « Rhizo » est un mot qui vient de la langue grecque « Rhiza » signifiant « racine » et « sphère » signifie « globe » (Curl et Truelove, 2012).

I.2.1. Définition

La rhizosphère est la zone du sol, qui est sous l'influence des exsudats racinaires, dans laquelle se trouve des bactéries appelées les rhizobactéries qui sont capables de se multiplier et de se rivaliser avec les autres micro-organismes pour occuper cette zone riche en éléments nutritifs (Beauchamp, 1993).

C'est le lieu des interactions principales entre la plante et les micro-organismes telluriques d'une part et des interactions entre les micro-organismes eux-mêmes d'autre part (Alabouvette et Cordier, 2018).

I.2.2. La structure de la Rhizosphère

La rhizosphère est constituée de trois parties :

- Le rhizoplan : représente la partie externe des racines, c'est le siège de la rhizosphère.
- L'ectorrhizosphère : représente la partie du sol qui adhère aux racines.
- L'endorrhizosphère : représente la partie intracellulaire du cortex racinaire, elle est envahie par les micro-organismes (Roger et Garcia, 2001).

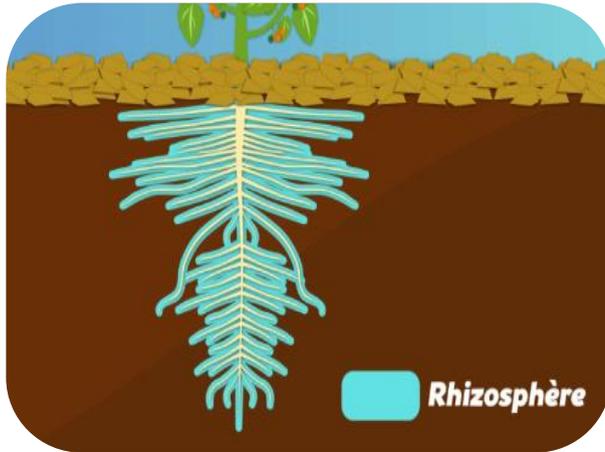


Figure 1 : Présentation générale de la rhizosphère (Anonyme 1).

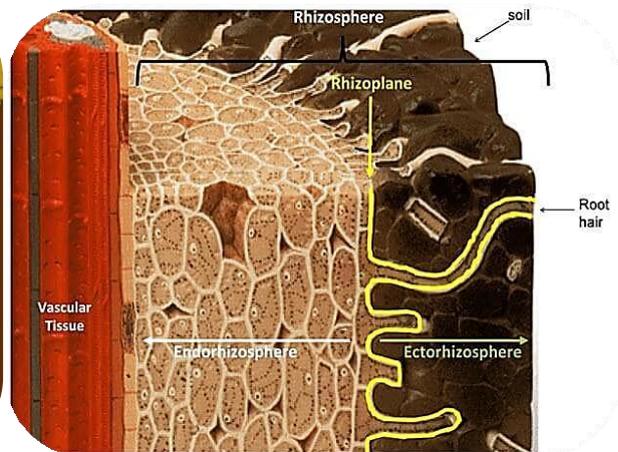


Figure 2 : La structure de la rhizosphère (Padhan, 2020).

I.3. Généralité sur les Rhizobactéries

Les rhizobactéries représentent l'ensemble des Bactéries vivantes dans la zone Rhizosphérique. Elles sont connues sous le nom de PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Elles sont appelées ainsi vu leur effets bénéfiques sur la santé et la croissance de la plante avec laquelle ces bactéries en question interagissent en formant une relation symbiotique (Giroux, 2015).

Les rhizobactéries ne sont pas les seules à occuper la rhizosphère, elles partagent cette zone avec d'autres organismes qui sont : Les protozoaires ; Les virus ; Les algues ; Les arthropodes ; Les nématodes ; Les champignons et les algues (Vacheron, 2015). Ces organismes vivants sont essentiellement hétérotrophes (ils ne peuvent pas synthétiser leurs propres constituants, ils ont donc besoin d'une source de carbone organique). Donc leur abondance dans la rhizosphère s'explique par la richesse de cette zone en éléments carbonés qui sont connus sous le terme « Rhizodéposition » qui sont libérés par les racines des plantes (Morgan et *al.*, 2005).

I.4. Quelques groupes des Rhizobactéries et leurs caractéristiques

Le nombre de PGPRs identifiés augmente chaque année, et cela grâce aux différents travaux de recherche multiples qui s'effectuent continuellement. Ces travaux ont démontré les effets des PGPRs sur la croissance des plantes notamment après les avoir utilisés comme une alternative aux produits chimiques, par exemple : les PGPRs sont utilisés en agriculture afin de renforcer la reprise de la végétation au printemps. Ils sont également appliqués au gazon pour une meilleure reprise après les travaux de rénovation (Alabouvette et Cordier, 2018).

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

Cela représente en effet une opportunité pour l'Homme afin de minimiser l'utilisation de produits chimiques et donc de sauver les ressources naturelles aux générations futures (Kirdi, 2011).

Les principaux genres de bactéries stimulatrices de la croissance des plantes appartenant principalement aux trois embranchements suivants : *Firmicutes*, *Proteobacteria* et *Actinobacteria* (Hugenholtz, 2002).

I.4.1. Le genre *Bacillus*

Le genre *Bacillus* a été découvert en 1972 par Ferdinand Cohn (Botaniste et microbiologiste Allemand). Il appartient au :

- Règne : *Bacteria*
- Embranchement : *Firmicutes*
- Classe : *Bacilli*
- Ordre : *Bacillales*
- Famille : *Bacillaceae* (Harwood, 1989).

Le genre *Bacillus* renferme des espèces de forme bâtonnets, donc ce sont des bacilles, d'où leur nom *Bacillus*. Elles sont des bactéries à Gram positif, elles sont aérobies ou aéro-anaérobies facultatives, mais certaines sont anaérobies stricts, elles sont immobiles ou mobiles avec des flagelles péritriches. Elles sont des catalase positives et ce sont des bactéries qui se présentent en chaînette, en paires ou isolées (Dromigny, 2009).

Ces bactéries sont également caractérisées par leur grande capacité à résister aux conditions les plus extrêmes, elles peuvent résister aux températures basses et élevées, aux milieux acides et alcalins et aux fortes concentrations en sel (Awais et al., 2007). Leur capacité à produire des endospores leur permettent également de résister aux conditions défavorables à leur survie tels que : la dessiccation et les radiations, etc. (Dromigny, 2009).

Les espèces appartenant au genre *Bacillus* se retrouvent dans divers milieux, principalement dans le sol et plus particulièrement dans la rhizosphère, mais également dans l'air, dans les profondeurs des mers et dans les sables du désert (Harwood, 1989).

La formation des biofilms par les *Bacillus* permet de protéger les plantes contre les bactéries pathogènes, et servent également de biofertilisants (Carrier, 2018).

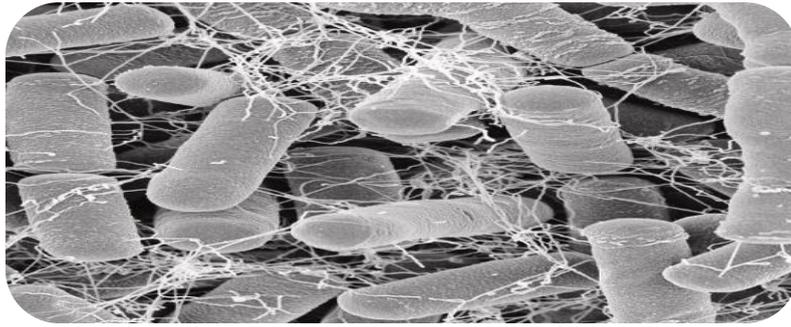


Figure 3 : *Bacillus thuringiensis* sous microscope électronique (anonyme 2).

I.4.2. Le genre *Rhizobium*

Le genre *Rhizobium* appartient au :

- Règne : *Bacteria*
- Embranchement : *Proteobacteria*
- Classe : *Alpha Proteobacteria*
- Ordre : *Rhizobiales*
- Famille : *Rhizobiaceae*

Les espèces appartenant au genre *Rhizobium* sont des bactéries en forme bâtonnet, à Gram négatif, elles sont mobiles et non sporulées (Zakhia et Lajurdie, 2001).

Les *Rhizobia* se trouvent dans le sol, soit à l'état libre ou en symbiose avec les légumineuses. Cette relation symbiotique aboutit à la formation des nodules au niveau des racines de ces légumineuses dans lesquelles ces bactéries fixent l'azote atmosphérique puis le transforment en forme assimilable. Ces bactéries reçoivent en retour les éléments carbonés libérés par ces plantes lors de la photosynthèse (Giraud, 2007).

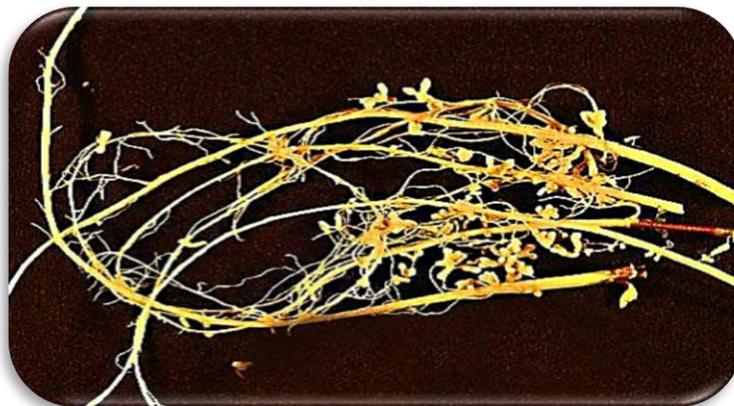


Figure 4 : Nodules racinaires contenant chacun des bactéries appartenant au genre *Rhizobium* (Anonyme 3).

I.4.3. Le genre *Azotobacter*

Le genre *Azotobacter* a été découvert en 1901 par Beijerinck. Il appartient au :

- Règne : *Bacteria*
- Embranchement : *Proteobacteria*
- Classe : *Gammaproteobacteria*
- Ordre : *Pseudomonadales*
- Famille : *Pseudomonadaceae*

Ce genre représente les bactéries à Gram négatif, larges et ovoïdes de 1,5 à 2 microns de diamètre, aérobies, hétérotrophes, mobiles par des flagelles péritriches et non sporulées. Ce sont des cellules pléomorphes (bâtonnets à coccobacilles) et catalase positive. Leur principale caractéristique est leur capacité à fixer l'azote atmosphérique sans être associées aux racines des plantes (à l'état libre), puis le transformer à une forme assimilable par les plantes. Elles sont également capables de dégrader la cellulose, le phosphate et la lignine. Ce sont des bactéries ubiquitaires, mais elles se trouvent essentiellement dans le sol là où elles survivent longtemps en raison de leur capacité à former des kystes en absence de nutriments. Elles produisent également des phytohormones tels que les auxines, les gibbérellines et cytokines (Jain et al., 2021).

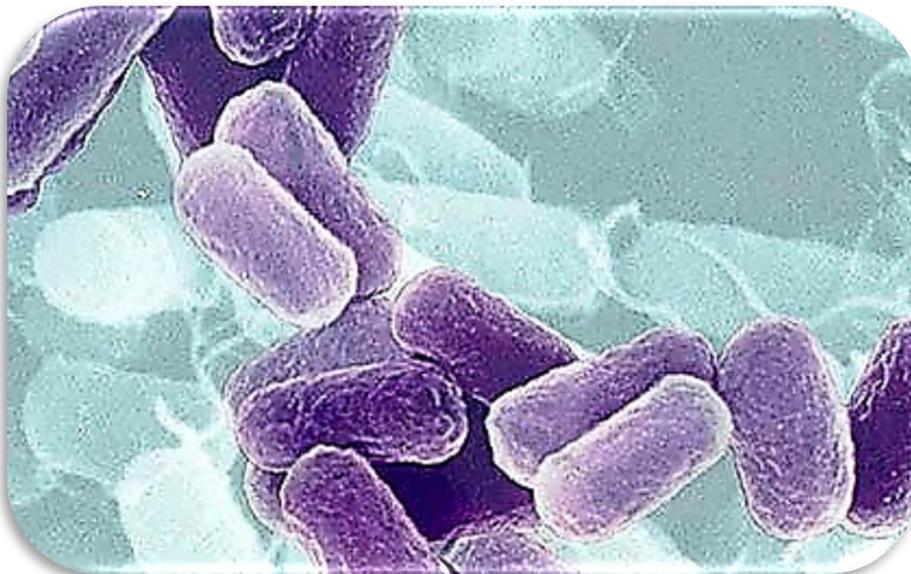


Figure 5 : Observation au microscope électronique d'une souche d'*Azotobacter* sp (Anonyme 4)

I.4.4. Le genre *Pseudomonas*

Le genre *Pseudomonas* a été découvert par Midula en 1894 (Meghdas et *al.*, 2004). Il appartient au :

- Règne : *Bacteria*
- Embranchement : *Proteobacteria*
- Classe : *Gammaproteobacteria*
- Ordre : *Pseudomonadales*
- Famille : *Pseudomonadaceae*

Les bactéries appartenant au genre *Pseudomonas* sont des bacilles à Gram négatif, mobiles par des flagelles polaires. Elles sont aérobies strictes, catalase positive, oxydase positive à l'exception des espèces phytopathogènes. Ce sont des bactéries chimiotrophes et se développent entre -1 C° et +55 C°.

Ce sont des espèces ubiquitaires (elles sont essentiellement telluriques et aquatiques, mais on les trouve également sur les végétaux, dans les sécrétions, dans les selles et à la surface de la peau) (Monaia et Moore, 2002).

Malgré qu'il y a des espèces de *Pseudomonas* qui sont pathogènes pour les plantes, mais il existe d'autres qui sont très bénéfiques aux plantes (Meghdas et *al.*, 2004).

Plusieurs études ont montré l'effet des souches appartenant au genre *Pseudomonas* sur la stimulation des plantes. Cela par l'amélioration de leur nutrition et la synthèse des substances de croissance tels que les sidérophores, ainsi que par la stimulation des interactions entre les micro-organismes symbiotiques et les plantes, par exemple : certaines études ont montré la capacité de certaines souches de *Pseudomonas fluorescens* à stimuler la formation des nodules au niveau des racines des légumineuses suite à sa symbiose avec les *Rhizobia*.

Ces études montrent l'effet de ces souches sur les plantes en les protégeant contre les micro-organismes pathogènes par compétition pour les nutriments et pour l'espace (Lemanceau, 1992).

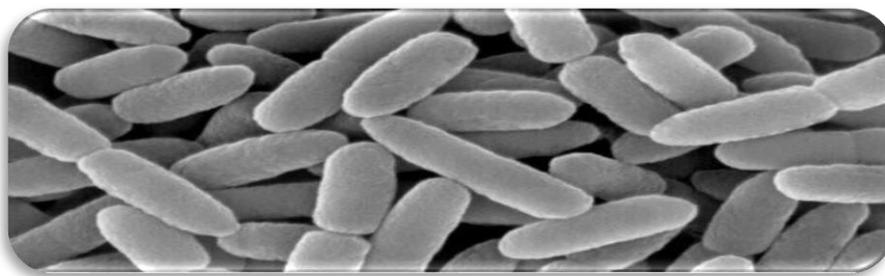


Figure 6 : Observation au microscope électronique d'une souche de *Pseudomonas fluorescens* (Vojtková et *al.*, 2012)

I.4.5. Actinobacteria

Les actinobactéries sont les plus abondantes dans le sol. Ce sont des bactéries à Gram positif. Les actinobactéries sont très bénéfiques aux plantes, elles constituent une source nutritive pour les plantes en minéralisant la matière organique, elles produisent des phytohormones, des sidérophores et des antibiotiques (Ameur, 2014).

Les principaux genres d'Actinobactérie qui stimulent la croissance des plantes sont :

- *Arthrobacter* : le nom de ce genre a été donné par Horold Joen Conn et Isabel Dimmick en 1947. Ce sont des bâtonnets irréguliers, aérobies, pléomorphes (Mulder et Antheunisse, 1963).
- *Frankia* : les espèces appartenant à ce genre sont capables de fixer l'azote atmosphérique.
- *Micrococcus*.
- *Curtobacterium* (Bouras, 2018).
- *Streptomyces* (Khamna et al., 2010).

I.5. Les mécanismes de la stimulation de la croissance des plantes par les PGPR

Les effets positifs qu'exercent les PGPR sur les plantes ont été illustrés par divers chercheurs. En effet les PGPR agissent sur les plantes directement ou indirectement par différents mécanismes.

Leur mode d'action se traduit par une meilleure résistance de la plante aux différents types du stress auxquels elles sont constamment soumises. Ce stress peut être biotique et abiotique tels que l'excès ou le manque d'eau, les températures extrêmes et l'excès de salinité (Alabouvette et cordier, 2018).

I.5.1. Les mécanismes directs

Les effets directs des PGPR consistent à stimuler directement la croissance des plantes en facilitant aux plantes l'acquisition des éléments nutritifs, et cela par l'amélioration de l'absorbance des éléments minéraux par les plantes, par la fixation de l'azote atmosphérique ou solubilisation du phosphore ou bien par la production des phytohormones et des sidérophores (Beauchamp, 1993).

I.5.1.1. La fixation de l'azote

Les plantes ont besoin des éléments nutritifs pour leur développement, parmi ces éléments il y a l'azote. L'azote est responsable de la couleur de la plante et du développement

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

racinaire, en effet, si la quantité d'azote absorbée par la plante n'est pas suffisante, les autres éléments nutritifs en seront moins absorbés.

Néanmoins, dans l'atmosphère, l'azote se présente sous forme organique, il n'est donc pas assimilable par la plante. C'est là où intervient le rôle des bactéries rhizosphériques fixatrices d'azote. Elles convertissent l'azote de la forme organique en azote ammoniacal assimilable par la plante (N'Dayegamiye, 2007).

Pour que ces bactéries puissent convertir l'azote sous une forme assimilable par la plante, elles ont besoin de grandes quantités de carbone. En effet, l'azote peut être fixé soit par les bactéries symbiotiques (*Rhizobium*, *Frankia*) qui se procurent de la quantité nécessaire du carbone via la plante en s'associant avec elle, soit par les bactéries libres (*Azotobacter*, *Azomonas*, *Clostridium*) qui obtient ce carbone via la matière organique du sol.

a. Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote

Ce type de bactéries s'associe aux racines des plantes. De cette association résulte la formation des nodules au niveau du système racinaire des plantes, à l'intérieur desquels se multiplient ce type de bactéries et fixent l'azote atmosphérique et le convertissant en azote ammoniacal qui est une forme d'azote assimilable par la plante. La plante en retour fournit l'énergie nécessaire à la survie de ces bactéries.

Cette association forme donc une symbiose c'est à dire une relation réciproquement profitable (Revellin, 2012).

b. Les bactéries fixatrices d'azote libres

Ces bactéries vivent librement dans la rhizosphère, c'est à dire qu'elles ne s'associent pas aux racines des plantes comme dans le cas des bactéries symbiotiques. Elles se nourrissent des éléments sécrétés par les racines, et en retour, elles fixent l'azote et le fournissent à la plante sous une forme assimilable (Merky et al., 1995).

I.5.1.2. La production de sidérophores

Le fer est également l'un des éléments minéraux indispensable à la plante. En effet, la plante utilise le fer dans différents processus vitaux telles que la respiration et la photosynthèse (Briat, 2005). Toutefois, son importance n'est pas observée uniquement chez les plantes mais chez l'ensemble des organismes vivants, allant des bactéries jusqu'à l'Homme (Vaulont et Schalk, 2015).

Dans certaines conditions comme l'aérobiose ou à faible taux d'oxygène et à pH neutre ou alcalin, le fer dans la rhizosphère se retrouve sous une forme non assimilable par les plantes (Berthelin et al., 2004).

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

Dans le but de rendre le fer assimilable, les bactéries produisent des molécules appelées les sidérophores. Ces derniers sont des molécules à faibles poids moléculaire (200 à 2000 Da) sécrétées par les bactéries et capables de chélater avec une très haute affinité le fer ferrique. Les complexes sidérophores-Fe³⁺ sont ensuite récupérés par les bactéries à travers des récepteurs spécifiques (Vaulont et Schalk., 2015).

La production de sidérophores par les bactéries rhizosphériques affecte les plantes positivement par deux manières. D'une part, les plantes absorbent le fer sous une forme assimilable puisque ces molécules sont reconnues par des récepteurs spécifiques présents au niveau des racines des plantes (Morrissey et Guerinot., 2009). Et d'autre part, la production des idérophores par les PGPR constitue un moyen pour ces bactéries de gagner la compétition avec les autres micro-organismes qui habitent dans la rhizosphère. En effet, la production de sidérophores prive les micro-organismes phytopathogènes du fer, ce qui va ralentir ou stopper leur croissance. Alors que les plantes vont mieux croître et se développer d'avantage (Adam, 2008).

I.5.1.3. La solubilisation de phosphore

Le phosphate comme, l'azote ; le fer et d'autres éléments, est un élément indispensable aux êtres vivants y compris les plantes. Il intervient dans les processus physiologiques de la plante telle que la photosynthèse. Il favorise la croissance du système racinaire et intervient également dans la production de l'énergie comme il joue un rôle dans la structuration des acides nucléiques, mais le phosphore majoritaire dans le sol n'est pas disponible aux plantes puisqu'il se trouve sous une forme non assimilable (Lazali et *al.*, 2020).

Pour que le phosphore devienne disponible aux plantes, il doit être sous une forme assimilable et plus proche des racines, donc c'est là où intervient le rôle des bactéries rhizosphériques tels que les espèces appartenant aux genres *Bacillus* et *Pseudomonas*, qui ont la capacité de solubiliser le phosphore en produisant des acides organiques. Et comme ces bactéries vivent autour des racines donc elles mettent le phosphore soluble à la disposition des plantes (Oteino et *al.*, 2015). Exemples des espèces qui sont connues par leurs capacité à solubiliser le phosphore : *Bacillus megaterium var phosphaticum* et *Pseudomonas spp. fluorescens* (Lemanceau, 1992).

I.5.1.4. La production de phytohormones

Les phytohormones sont des molécules produites par les plantes qui leurs permettent de s'adapter aux conditions environnementales. Celles qui interviennent dans la stimulation de la croissance des plantes sont : les auxines, les cytokinines et les gibbérellines (Xu et Huang, 2017). Cependant, les phytohormones ne sont pas produites uniquement par les plantes (Stall, 2020).

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

Plusieurs études ont montré que les bactéries rhizosphériques ont la capacité de produire des phytohormones. Certaines souches d'*Azotobacter spp* produisent des cytokinines et des gibbérellines (Glick, 2012), les cytokinines sont également produites par certaines souches de *Bacillus spp.* comme *Bacillus subtilis* IB-22 (Garcia de Salamone et al., 2011). Et les auxines sont produites par plusieurs bactéries de la rhizosphère telles que les bactéries appartenant au genre *Pseudomonas* (Khamna et al, 2010).

La production de phytohormones par les bactéries rhizosphériques constitue donc un des mécanismes de stimulation de la croissance des plantes (Glick, 2012). Par ailleurs, les gibbérellines et les cytokinines agissent sur différents processus permettant aux plantes de se développer, par exemple, elles affectent les cellules au cours de leur division en participant à l'élongation cellulaire. Elles interviennent également dans la germination des graines (Garcia de Salamone et al., 2011).

L'acide indole 3-acétique est une auxine qui peut être produite également par les bactéries rhizosphériques. Elle favorise la croissance des plantes en stimulant la longueur des racines ce qui permet aux plantes une meilleure absorption des éléments nutritifs (Glick, 2012).

I.5.2. Les mécanismes indirects

Les effets indirects des PGPRs concernent leurs effets antagonistes *vis-à-vis* des micro-organismes pathogènes des plantes, ces effets antagonistes consistent à produire des substances antimicrobiennes tels que les antibiotiques, à former des biofilms, à stimuler les systèmes de défenses des plantes et à concurrencer avec les germes pathogènes pour l'espace et les nutriments (Beauchamp, 1993).

Les micro-organismes phytopathogènes sont responsables des pertes agricoles considérables à cause de la diminution de la production végétale. Leur inhibition par les bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes constitue donc un moyen indirect pour l'amélioration du développement et de la croissance des plantes (Lemanceau, 1992).

Leurs effets indirects consistent également à stimuler la formation des nodules suite à la symbiose entre les légumineuses et les rhizobiums (Beauchamp, 1993).

I.5.2.1. L'antibiose

La production des métabolites aux propriétés antimicrobiennes par les PGPRs constitue un moyen de lutte biologique protégeant les plantes contre les différentes maladies fongiques et bactériennes (Bouras, 2018).

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

En effet, certaines souches de *Pseudomonas fluorescens* sont connues par leur capacité à synthétiser des molécules antifongiques telles que la pyolutéorine et la pyrrolnitrine qui sont sécrétées par la souche PF5 de *Pseudomonas fluorescens* et qui ont des effets antagonistes *vis à vis* de *Pythium ultimum* et de *Rhizoctonia solani*. La tropolone est une molécule antifongique qui est également sécrétée par certaines souches de *Pseudomonas fluorescens* et qui ont des effets inhibiteurs à l'égard de plusieurs champignons comme : *Cladosporium*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Alternaria*, *Diplodia*, *Helminthosporium*, *Fusarium* et *Pyricularia* (Lemanceau, 1992).

Les souches de *Bacillus subtilis* synthétisent des métabolites aux propriétés antifongiques comme la kanosamine et la zwittermycine-A, et des enzymes hydrolytiques à savoir : la β -1,3-glucanase qui dégrade les parois cellulaires fongiques (Adam, 2008).

Les actinobactéries sont également connues par leur capacité à produire des antibiotiques (Hamza et al., 2018).

I.5.2.2. La compétition pour l'espace et les nutriments

Les PGPRs stimulent la croissance des plantes par deux types de compétition : la compétition pour l'espace et la compétition pour les nutriments.

La diminution de l'installation des micro-organismes pathogènes est due à la densité importante de la population des PGPRs aux endroits où la production des exsudats racinaires est intense, c'est le cas des sites d'émergences des racines secondaires (Lemanceau, 1992). Leur intensité dans ces endroits est tributaire du chimiotactisme et la mobilité bactérienne (Adam, 2008).

Concernant la compétition pour les nutriments, les PGPRs adoptent plusieurs stratégies afin qu'elles puissent acquérir le maximum de nutriments présents dans la rhizosphère, parmi ces stratégies il y a la production de sidérophores. La synthèse de ces molécules est un mécanisme précédemment cité et expliqué (Lemanceau, 1992).

I.5.2.3. La résistance systémique induite

La barrière physique de la plante (paroi et membrane) et la barrière chimique correspondant aux composés antimicrobiens synthétisés par la plante protègent cette dernière des différentes attaques auxquelles elle est exposée. Dans le cas où le germe pathogène arrive à s'échapper à ces barrières, la plante a la capacité d'exprimer des récepteurs PRR (Pattern recognition receptor) qui reconnaissent des motifs moléculaires associés aux pathogènes PAMPs (Pathogen associated molecular patterns), ce qui permet aux plantes de se défendre contre les micro-organismes pathogènes.

Chapitre 1 : les bactéries stimulatrices de la croissance des plantes

Cependant, parfois les voies de défenses des plantes se désactivent à cause de certaines sécrétions des micro-organismes pathogènes. Et c'est là où apparaît un autre effet bénéfique des PGPRs qui est l'immunisation de la plante à travers un mécanisme appelé « résistance systémique induite (ISR) ».

Parmi les bactéries rhizosphériques bénéfiques qui sont connues par leur capacité à induire l'immunité de la plante, il y a celles appartenant au genre *Bacillus* (*Bacillus pumilus*, *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus amyloquefaciens* et *Bacillus subtilis*), celles qui appartiennent au genre *Serratia* (*Serratiamarcesens* et *Serratiaplymuthica*) et celles appartenant au genre *Pseudomonas* (*Pseudomonas fluorescens* et *Pseudomonas aeruginosa*).

La résistance systémique induite se fait en trois étapes : En première étape, la plante perçoit les molécules produites par les PGPRs qui sont appelées « éliciteurs ». Ensuite, un signal sera diffusé dans l'ensemble de la plante dans le but de l'alerter et enfin, dans le cas où la plante subit une attaque par un germe pathogène, elle pourra se défendre contre l'agression.

La santé de la plante se renforce grâce à l'induction de son système de défense par les PGPRs, donc en renforçant la santé de la plante, les bactéries rhizosphériques bénéfiques stimulent sa croissance indirectement (Jourdan et *al.*, 2008 ; Claverie et *al.*, 2016).

Chapitre II :
Le stress salin

II. Le stress salin

II.1. Définitions

II.1.1. Notion de stress

Un stress est considéré comme toute pression exercée par un paramètre, perturbant le fonctionnement habituel d'un organisme. Ou bien c'est une condition défavorable pour le fonctionnement physiologique d'être vivant. Il y'a deux types du stress qui peuvent affecter les plantes :

- Un stress biotique causé par des organismes vivants ;
- Un stress abiotique dû aux facteurs physico-chimiques environnementaux (Michel, 2016).

II.1.2. La salinité

La salinité est la concentration de sels minéraux dissous dans les eaux et les sols sur une unité de volume ou du poids, elle est exprimé en différentes manières : mol/l (équivalent par litre), en mg/ l (ppm), la conductivité électrique CE (dS /m ou mmhos /cm) et le total des solides dissous (TDS, %)

Les éléments chimiques qui sont importants à considérer dans l'étude de la salinité sont :

- Cations : Ca^{2+} , Na^+ , Mg^{2+} , Li^+ .
- Anions : Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , NO_3^- .
- Autres éléments chimiques : Si, B, Se (Majerus, 1996).

II.1.3. La salinisation

La salinisation est l'accumulation excessive des sels dissous dans la solution du sol à un niveau nuisible qui affecte négativement la croissance des plantes et leurs développements (Munns et *al.*, 2006).

Elle est considérée comme un facteur abiotique limitatif principal de la productivité et le rendement agricole et constitue un défi majeur pour la sécurité alimentaire (Chandna et *al.*, 2013). Elle affecte aussi les sols des régions arides et semi arides en constante progression (Djerroudi et *al.*, 2010).

Un sol affecté par le sel est reconnu par des croutes blanches du sel sur la surface ; un développement de taches salées ; une détérioration des eaux souterrains et de surface et une présence des cristaux de sel (Srivastava et *al.*, 2019).

Le processus d'accumulation des sels peut être primaire ou bien secondaire :

II.1.3.1. La salinisation primaire (naturelle)

Il existe de nombreux facteurs naturels qui génèrent des sels solubles sur la planète, on peut citer : l'altération et la dissolution des minéraux contenus dans les sols et les roches, sources géothermales, érosion éolienne, nécrose des êtres vivants, etc. Il y'a aussi des facteurs qui transportent ces sels et les accumulent dans les sols comme les pluies, rivières, eaux souterraines, eaux de mer, vents, etc. (Montoroi, 2017).

II.1.3.2. La salinisation secondaire (anthropique)

Elle est induite par l'activité humaine, liée aux pratiques agricoles et en particulier à l'irrigation, le plus souvent mal contrôlée (Rai, 2017). En effet, plus de la moitié des sols irrigués sont touchés par la salinité à cause de l'accumulation des sels et tout particulièrement le Na^+ provenant de l'eau d'irrigation salée et de mauvaise qualité et aussi l'utilisation excessive des intrants chimiques (Kouadria et *al.*, 2020).

II.2. Le stress salin et les plantes

Les plantes, comme les autres organismes, sont menacées par des différents types du stress (biotique et abiotique). Etant sessiles, elles n'ont pas les mécanismes nécessaires pour s'échapper de ces situations défavorables (Hakeem et *al.*, 2013).

La salinisation a comme impact sur les plantes, une accumulation excessive des ions (Na^+ et Cl^-) dans les tissus de leurs organes (Chérifi et *al.*, 2017). En conséquence, les plantes deviennent stressés, ceci se manifeste par des changements morphologiques et physiologiques (Benmahioul et *al.*, 2009).

II.2.1. L'impact du stress salin sur les plantes

La réponse des plantes aux conditions salines varie en fonction des familles, des genres et des espèces auxquels les plantes appartiennent, leur réponse dépend également de la concentration en sel présente dans le sol (Levigneron et *al.*, 1995).

Le degré de sensibilité au stress salin dépend aussi du stade végétatif au cours duquel la plante subit le stress. Chez certaines espèces, c'est le stade juvénile qui est le plus sensible, mais chez d'autres espèces, c'est le stade adulte qui est le plus sensible (Benderradji, 2013).

Les plantes sont classées en deux groupes selon leur tolérance à la salinité et leur habilité à croître et à compléter leur cycle de vie sur un substrat contenant la forte concentration en sel soluble (Waśkiewicz et *al.*, 2013).

II.2.1.1. Les halophytes

Il existe un certain nombre de plantes appelées halophytes qui sont naturellement résistantes et capables de se développer sur les sols riches en sels (Levigneron et *al.*, 1995). Elles sont potentiellement utiles pour des applications écologiques et la réhabilitation des écosystèmes endommagés (Hajlaoui et *al.*, 2016).

En fonction de leur capacité à tolérer le sel, les plantes halophytes sont caractérisées par une grande diversité morphologique et physiologique qui leur permet de faire face à des conditions salines. On peut citer comme exemple *Atriplex vesicaria* qui peut produire des rendements élevés en présence de 700 mM NaCl ou bien *Salicornia europaea* resterait en vie à 1020 mM NaCl (Nguyen, 2012).

Les halophytes concernent surtout les plantes qui vivent au bord des mers, des marais salants, des lacs salés et les plantes du désert. Par exemple : les salicornes (*Salicornia sp.*), l'euphorbe maritime (*Euphorbia paralia*), le chiendent des sables (*Elymus farctus*) et le lys de mer (*Pancreatium maritimum*) (Luu, 2020).

II.2.1.2. Les glycophytes

La majorité des plantes sont incapables de se développer sur des sols salins, ces plantes sont les glycophytes. Elles concernent surtout les plantes agricoles, comme le riz (*Oryza sativa*), le blé dur (*Triticum tirgidum ssp. durum*) et le blé panifiable (*Triticum aestivum*) etc. (Luu, 2020).

Le stress salin touche plusieurs aspects de la plante, son impact et ses dégâts se manifestent par une série de changements morphologiques et physiologiques (Benmahioul et *al.*, 2009).

Le stress salin des glycophytes se manifeste par une altération de leur métabolisme, telles que : l'altération de la respiration, de la photosynthèse, de la synthèse des acides nucléiques et des protéines et de l'activité des enzymes (El-iklil et *al.*, 2002). Il se manifeste également par une réduction de la croissance de ces plantes (Ayala-Astorga et Alcaraz-Meléendez, 2010).

Les fortes doses de sels parviennent à l'inhibition de la croissance et du développement des plantes (Zribi et *al.*, 2008), et touchent tout les stades allant de la germination jusqu'à la fructification (Hanana et *al.*, 2011).



Figure 7 : « Symptômes foliaires causés par la toxicité du Na^+ chez des plantes de riz »
Un cultivar sensible au stress salin (droite) et un autre tolérant (gauche) sont cultivés en solution hydroponique contenant du NaCl (Luu, 2020).

II.2.2. Effet du stress salin sur la morphologie de la plante

II.2.2.1. Effet du stress salin sur la partie aérienne

La salinité touche toute la plante mais elle limite davantage la croissance de la partie aérienne que la partie racinaire (Munns, 2002)

La partie aérienne de la plante est constituée de tiges et de feuilles, plusieurs études ont montré que cette partie est affectée par le stress salin. L'expansion des feuilles est importante pour l'établissement des semis car elle fournit un apport continu d'énergie et de CO_2 par la photosynthèse, elle permet également le développement d'autres organes comme les thalles, les épis et les grains (Hu et *al.*, 2005).

La présence excessive en sels dans le milieu entraîne une réduction significative de la longueur des tiges et feuilles (Belfakih et *al.*, 2013). Selon Munns et Rawson (1999), l'impact le plus visible du stress salin sur la plante réside dans le taux d'apparition des feuilles et leurs développements ainsi que la réduction de l'expansion de la surface foliaire. En présence du NaCl, le nombre de feuilles par plante est réduit en fonction de l'augmentation de la concentration en sel, cette diminution est due essentiellement à un retard de tallage. Le feuillage commence aussi à perdre sa couleur verte intense et certaines feuilles présentent un dessèchement apical (Ben Khaled et *al.*, 2007).

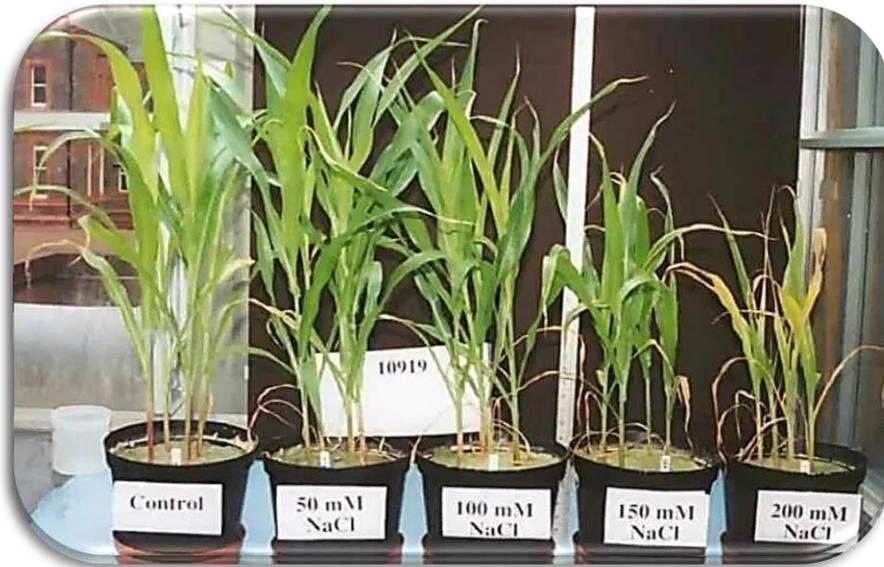


Figure 8 : Effet du sel sur la partie aérienne de la plante (Zaoui et Brun, 2020)

Des nombreux travaux prouvent que le nombre de feuilles et la hauteur de la plante sont affectés par le stress salin, par exemple l'étude réalisée sur le piment de Cayenne (*Capsicum frutescens*) montre que :

- Le nombre de feuilles chez le témoin est de 27, mais lors de l'addition du sel on note une réduction de ce nombre : en présence d'une légère concentration (2g/l de NaCl), le nombre de feuilles est réduit à 9. Alors qu'à 12g/l, le nombre régresse drastiquement.
- Pour le témoin, la plante mesure environ 28.7 cm, mais quand on ajoute du sel à l'eau d'irrigation, la hauteur diminue à 22.9 cm (2g/l) puis à 13.3 cm à la plus forte concentration (12g/l) (Mani et Hannachi, 2015).

II.2.2.2. Effet du stress salin sur la partie racinaire

La salinité affecte en premier lieu les racines, donc c'est la première partie qui va réagir (Ben Yahmed, 2013). Par conséquent, on notera des modifications dans leur structure anatomique ainsi que la taille et la densité des poils absorbants (Benidire et *al.*, 2015).

Djerrah et Oudjehih (2015) ont exhibé que plus la concentration des sels augmentent, plus la longueur des racines diminue. Par ailleurs, plusieurs travaux illustre l'effet négatif du stress salin sur les racines des plantes, par exemple : le stress salin chez l'anacardier (*Anacardium occidentale*) entraîne une réduction de la longueur de ses racines (Samb et *al.*, 2020). Un autre exemple est celui de piment (*Capsicum annum*), sa partie racinaire est plus touchée par la salinité que sa partie aérienne (R'him et *al.*, 2013).

Selon Mani et Hannachi (2015), la longueur de la racine principale de piment de Cayenne (*Capsicum frutescens*) est raccourcie de 12% à 50% quand le sel est ajouté par rapport au témoin.

II.2.3 Effet du stress salin sur la physiologie de la plante

II.2.3.1 Effet du stress salin sur La photosynthèse et les échanges gazeux

La photosynthèse est un phénomène biologique qui permet à la plante de synthétiser de la matière organique et l'O₂ à partir du CO₂, de l'eau (H₂O) et de l'énergie (Rumelharrrd, 1985). C'est le processus le plus important qui est affecté par la salinité. Ceci est démontré par plusieurs études (Li et *al.*, 2010).

Les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère s'effectuent à travers les stomates présents sur les surfaces foliaires (Guyat, 1966). Mais en conditions du stress, il y'a une diminution de la surface foliaire et la fermeture des stomates qui sont causées par l'accumulation excessive des sels dans les tissus cellulaires. La structure des chloroplastes est aussi affectée par le stress salin qui entraîne une désorganisation des systèmes granaires et lamellaires (Benderradji, 2013). La salinité cause une réduction dans l'assimilation de CO₂ via les réductions de la surface foliaire, de la conductance stomatique et de l'efficacité des enzymes photosynthétiques (Mouhaya, 2008). Elle limite aussi la concentration des pigments photosynthétiques (Okon, 2019).

Il existe une phytohormone (hormone végétale) appelée Acide abscissique ou bien ABA, qui influence et régule la fermeture des stomates. Elle est synthétisée au niveau des feuilles et des racines des plantes stressées, cette hormone provoque la sortie des ions K⁺ à l'extérieur des cellules provoquant ainsi la baisse de leur turgescence et la fermeture des stomates (Mouhaya, 2008).

II.2.3.2 Effet du stress salin sur La nutrition minérale des plantes

Pour croître et survivre dans des conditions menaçantes, la plante aura besoin d'une grande variété d'éléments nutritifs plus particulièrement les minéraux (Tourte et *al.*, 2005).

La salinisation du sol cause des perturbations nutritives chez les végétaux. Ce désordre est le résultat des effets de la salinité sur la disponibilité, l'absorption et le transport des éléments nutritifs dans la plante. Le stress salin provoque des déficiences et des déséquilibres dans les nutriments des plantes (Goyal et *al.*, 2021) en raison de la compétition des ions Na⁺ et Cl⁻ avec certains éléments tels que le calcium et le potassium au niveau des sites d'absorption membranaire. L'absorption du potassium et du calcium par la plante diminue avec l'augmentation du NaCl (R'him et *al.*, 2013).

Il a été signalé que des fortes concentrations en NaCl provoquent une augmentation des concentrations en Na^+ et en Cl^- et une baisse des concentrations en N, P, K et de Mg dans de nombreux végétaux étudiés. La salinité a aussi réduit l'apport en azote en raison des interactions entre le Na^+ et le NH_4^+ ou entre le Cl^- et le NO_3^- . L'absorption de Ca^{2+} est aussi fortement freinée par le stress salin (Goyal et al., 2021).

II.2.3.3 Effet du stress salin sur la physiologie de la reproduction

Le stress salin peut affecter d'une façon remarquable le déroulement et le succès des processus de reproduction et de fécondation des plantes (Giorno et al., 2013).

La salinité est susceptible de diminuer le nombre de fleurs par épi, elle peut aussi causer une augmentation de la période de floraison et de maturation (Munns et Rawson, 1999).

Une étude faite sur la tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) montre que le stress salin a prolongé le temps d'apparition des premières fleurs passant de 9 jours après l'application du stress chez le témoin à environ 11 jours, ce qui n'est pas une incidence significative donc cela dépend de l'espèce et du génotype (Kinsou et al., 2021).

Chez le blé dur (*Triticum durum*) et le blé tendre (*Triticum aestivum*) une réduction de l'embryogenèse somatique et des capacités de régénération sont remarquées dans les conditions du stress salin. Ces aptitudes varient selon le génotype et la concentration en NaCl dans le milieu de culture (Oudija et Ismaili, 2002).

II.2.4. Effet du stress salin sur La germination

La germination est une étape cruciale pour l'établissement des plantes (Hajlaoui et al., 2016) et ainsi la détermination d'une production agricole réussie. C'est le premier stade physiologique affecté par la salinité (Levignon et al., 1995).

Un retard de germination est observé chez les graines soumises au stress salin (Hassani, 2009) et cela se fait de deux façons :

- En diminuant la vitesse d'entrée et la quantité d'eau absorbée par les graines.
- En augmentant la pénétration d'ions qui peuvent s'accumuler dans les graines à des doses qui deviennent toxiques (Arbaoui, 2016).

Le premier effet est osmotique et réversible, et le deuxième est considéré toxique et irréversible. La connaissance de la tolérance à la salinité au cours de la germination indique la capacité de l'espèce à croître sur des sols très salins. Le choix et la sélection des espèces sont basés sur le taux et la vitesse de germination qui diminuent quand les concentrations en sel ont augmenté (Dahli, 2019).

Plusieurs travaux ont également prouvé la diminution du taux de germination de plusieurs espèces végétales, par exemple : la germination des tubercules de pomme de terre peut être retardée de 3 à 7 jours selon le degré de salinité du sol (Levigneron et *al.*, 1995).

Un autre exemple est celui de *Gossypium hirsutum*, on constate que les graines de *Gossypium hirsutum* germent mieux en absence du sel ou en concentrations faibles en NaCl (2,92 g/l⁻¹). À une concentration de 5,84 g/l⁻¹, le taux de germination des graines diminue. Dans le cas d'une concentration très élevée en sel (11,68 g/l⁻¹), le nombre de graines germées diminue de 60% (Ndiaye et *al.*, 2014).

II.3. Le stress salin et les microorganismes de sol

La diversité microbienne est immense sur le plan taxonomique et fonctionnel (Karabi, 2016).

La communauté microbienne du sol occupe une place fondamentale dans le cyclage des éléments nutritifs et dans la préservation de la productivité des plantes. Il faut donc comprendre l'impact du stress environnemental et la réaction des microorganismes à l'égard de ces derniers (Maganhotto et *al.*, 2012) car tout effet négatif sur les propriétés microbiennes du sol a des conséquences extrêmement nuisibles (Chowdhury, 2016).

Les sols salés affecte négativement leurs microflore (Dellal et Halitim, 1992). Sous l'influence de la salinité élevée, des processus physiologiques qui sont importants pour la survie et le maintien de la biodiversité microbienne sont touchés (Bourahla, 2017).

II.3.1. L'effet du stress salin sur la densité de la population microbienne

La densité de la population microbienne des sols salés sont relativement inférieures à celles des sols non salés. Notamment les germes nitrifiants sont plus vulnérables que les germes ammonifiants, ce qui veut dire que la salinité affecte les espèces microbiennes à des différents degrés (Dellal et Halitim, 1992).

Une expérience faite sur les sols côtiers du Bangladesh par Chowdhury (2016) montre que le nombre des bactéries et de champignons dans les sols non salés diffèrent considérablement par rapport au nombre de bactéries et champignons des sols excessivement salés, et que le rapport champignons-bactéries a diminué avec une salinité accrue, révélant la suprématie bactérienne dans la communauté de décomposeurs. Ce rapport diminue dans les sols salins dus à la sensibilité des champignons au stress salin comparé aux bactéries.

II.3.2. L'effet du stress salin sur l'activité microbiologique

La salinité influence l'activité microbiologique du sol, elle intervient dans la plupart des activités microbiennes (Garcia et *al.*, 1974). Le stress salin peut réduire l'activité microbienne et la croissance des microorganismes qui peut survivre dans les conditions salines en raison de la charge métabolique imposée par les mécanismes de tolérance. La salinité réduit aussi les processus microbiens (Elmajdoub, 2014). Plus particulièrement, le processus de la minéralisation du carbone et celui de la minéralisation de l'azote appelé aussi la nitrification (Oustani et *al.*, 2018). Ces deux processus sont essentiels à la décomposition de la matière organique et à la libération des éléments nutritifs nécessaires au maintien du rendement (Pathak et Rao, 1998).

I.3.2.1. L'effet du stress salin sur la minéralisation du carbone

La minéralisation du carbone est principalement un processus effectué par les microorganismes du sol qui le transforment de la forme organique à la forme minérale (inorganique) (Lefevre, 2015).

Des faibles teneurs en sel ont une influence stimulante sur la minéralisation du carbone, mais à des concentrations plus élevées, il devient toxique pour les microorganismes (Chowdhury, 2016).

Un bon nombre d'études ont confirmé les effets néfastes du stress salin sur la minéralisation du carbone organique du sol (Mancer et *al.*, 2020). On peut citer celle de Pathak et Rao (1998) qui ont trouvé après leur expérience que la minéralisation du carbone par les microorganismes dans les sols affecté par le sel a été raccourcie de 38.6% à 16.8%.

II.3.2.2. L'effet du stress salin sur la nitrification

La nitrification est un procédé biologique qui se fait en deux étapes visant à transformer l'ammonium (NH_4) en nitrate (NO_3) par les bactéries du sol (Kashyap et *al.*, 2017).

Les résultats de l'étude faite par Dellal et Halitim (1992) révèle qu'il y'a une inhibition de la nitrification dans les sols excessivement salés et une diminution de dégagement de CO_2 de 33%

Oustani et *al.*, en 2018 ont également souligné que le taux de production des nitrates semble diminuer considérablement ($p < 0,001$), passant du sol non salé au sol salé. La diminution de la nitrification en raison de la salinité est de 23,50%.

II.3.2.3. L'effet du stress salin sur la sulfato-réduction

Les bactéries sulfato-réductrices diffèrent de tous les microorganismes par leur habilité à utiliser les composés minéraux du soufre tels que les récepteurs d'électrons pour l'oxydation des composés carbonés. Le sulfate ou le soufre élémentaire sont alors transformés en sulfure (Garcia et Roger, 2000).

Des expériences faites par Jacq (1970) montrent que dans les sols salés le nombre de bactéries sulfato-réductrices augmentent considérablement. Ces micro-organismes sont favorisés : leur densité relative augmente de 0,01 à 6 % dans la première expérience et de 0,06 à 7 % dans la deuxième et que ces sols causent une accumulation simultanée des sulfures produits par ces bactéries.

De plus, il a été rapporté que les bactéries sulfato-réductrices sont stimulées d'avantage dans les sols salins (Dommergues et *al.*, 1969).

II.4. Le stress salin et les interactions plante-MO

Les microorganismes du sol sont en interactions permanentes avec les racines des plantes. Ces interactions peuvent être négatives dans le cas des pathogènes ou bien positives dans le cas où ces microorganismes jouent un rôle bénéfique pour la plante comme les relations symbiotiques (Lesuffleur, 2007).

II.4.1. L'effet du stress salin sur la nodulation

La salinité a un effet négatif sur la nodulation, ce facteur environnemental cause l'inhibition de ce procédé et un faible nombre ou une absence totale de formation des nodules (Mansouri, 2020). Elle freine la mise en place de la symbiose entre le rhizobium et les légumineuses pendant ces divers stades, généralement aux premiers stades de la nodulation (Zahran, 1999).

Le degré de l'inhibition du poids nodulaire par la salinité chez les différentes espèces de végétaux varie et peut atteindre 80% aux fortes concentrations en NaCl chez *l'Alfafa*, alors que chez le soja elle n'est que de 23% au moyen (Irekti, 2011).

Une expérience réalisée sur *l'Alfafa* "Luzerne" a montré que 80 à 100 mm de NaCl n'a presque aucun effet sur la nodulation de ces plantes mais une augmentation légère de cette concentration induit l'inhibition de la formation des nodules et de couleur. A la concentration 80 à 100 mm, les nodules apparaissent roses mais à la concentration 100 à 200 mm, ils ont une couleur blanche-rose (Mustafakulova et *al.*, 2020).

Chapitre 2 : le stress salin

Selon les résultats de Tegggar (2015) sur la lentille cultivée, les nodules se forment en présence et en absence du sel, mais il y'a une différence dans le nombre des nodules formés dans ces deux cas, puisqu'il y'a une diminution. En outre, les dimensions ; la forme et la couleur de ces petits organes diffèrent remarquablement. La couleur rose ou marron avec une forme ovoïde signifie que le nodule est actif. Cependant, la couleur blanchâtre avec une forme sphérique veut dire que le nodule est inefficace.

Un autre exemple de l'effet du stress salin sur la nodulation est celui des pois chiches (*Cicer arietinum*) ayant subi un traitement très élevé avec le sel. La nodulation est totalement inhibée au bout de quatre semaines. Des résultats similaires ont été signalés chez *Vigna radiata* où la nodulation a été réduite de 50% après avoir exposé la plante à des faibles niveaux de salinité (Cordovilla et al., 1999). Donc, pratiquement la majorité des résultats sont les mêmes et montrent que le stress salin touche la symbiose Rhizobium-légumineuses et affecte négativement la nodulation.

II.4.2. L'effet du stress salin sur la fixation d'azote symbiotique

La fixation de l'azote atmosphérique est un procédé dans lequel les microorganismes du sol convertissent l'azote de l'air (N₂ ou diazote) sous forme ammoniacale sous l'action d'une enzyme appelée "nitrogénase" pour que les plantes puissent l'assimiler facilement. La majorité des bactéries fixent l'azote en symbiose avec des plantes. C'est le cas du genre *Rhizobium* qui vit dans les nodosités qui se forment sur les racines des légumineuses.

La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique dans l'interaction "légumineuse - rhizobium" est hautement sensible au stress salin (Irekti, 2011).

Pour étudier l'effet du stress salin sur la fixation de l'azote symbiotique, deux variétés d'haricot "*Paulista* et *Efequinca*" ont été inoculées avec deux souches de *Rhizobium*, afin d'avoir des différentes combinaisons légumineuse - rhizobium, après un traitement salin, les résultats obtenus montrent que la salinité a provoqué une diminution de la fixation d'azote symbiotique chez toutes les combinaisons symbiotiques testées avec des degrés variés (Faghire, 2012).

Selon Zahran (1999), l'abaissement de l'activité fixatrice de l'azote par le stress salin chez *Vicia faba* est généralement attribuée à une réduction de la respiration des nodules et à une réduction de la production de protéines cytosoliques plus spécifiquement la leghémoglobine, par des nodules.

Chapitre III
Utilisation des bactéries
Rhizosphériques dans la restauration
de la croissance des plantes sous stress
salin

III. Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin :

Plusieurs recherches ont été faites afin d'adopter des stratégies permettant de protéger les plantes contre l'excès de salinité qui engendre une diminution de leur croissance et parfois un arrêt total est observé. Le but est donc de résoudre l'un des problèmes limitant la productivité des plantes (Bouchenak et *al.*, 2019).

L'une des stratégies la plus adoptée est de faire appel aux plantes tolérantes aux concentrations élevées en sel et les introduire pour réhabiliter les sols salins (Nasri et Benmahioul, 2015). Toutefois, une autre stratégie biologique est également développée. Elle consiste à traiter les plantes soumises au stress salin par des bactéries rhizosphériques bénéfiques halophiles et halotolérantes isolées des sols salins.

En effet, il a été démontré que ces bactéries jouent un rôle dans la réduction du stress salin des plantes, et cela en raison de leur capacité osmoprotectrice lorsqu'elles se retrouvent dans des conditions salines. Ce qui permet une meilleure résistance des plantes à l'excès de la salinité (Bouchenak et *al.*, 2019 ; Orhan, 2016).

III.1. La tolérance des bactéries au sel

III.1.1. Les bactéries halophiles

Les bactéries halophiles correspondent aux bactéries qui nécessitent la présence du sel dans leur milieu pour leur croissance et leur survie. Ce sel est généralement le chlorure de sodium (NaCl).

Il y a trois catégories de bactéries halophiles :

- Les légèrement halophiles : nécessitent entre 2 et 5% de NaCl.
- Les modérément halophiles : nécessitent entre 5 et 20% de NaCl.
- Les halophiles extrêmes : nécessitent entre 20 et 30% de NaCl (Fardeau, 2009).

III.1.2. Les bactéries halotolérantes

Les bactéries halotolérantes sont celles qui sont capables de se développer en présence ou en absence du sel. Il y a plusieurs catégories de bactéries halotolérantes :

- Les bactéries non tolérantes : elles tolèrent une faible quantité du sel, environ 1% (p/v).
- Les bactéries légèrement tolérantes : croissance en présence de 6 à 8% (p/v).
- Les bactéries modérément tolérantes : peuvent tolérer jusqu'à 18 à 20% (p/v).

- Les bactéries extrêmement tolérantes : capables de se développer dans des milieux où la concentration en sel peut être comprise entre zéro et la saturation en sel (Larsen, 1986).

III.2. Les stratégies d'adaptation des PGPR halophiles et halotolérantes au sel et leurs mécanismes d'action

Les micro-organismes y compris les bactéries comme les autres êtres vivants adoptent des stratégies leur permettant de s'adapter aux conditions extrêmes des milieux dans lesquels ils vivent afin qu'ils puissent survivre et croître.

L'adaptation aux conditions extrêmes se fait généralement grâce à l'adaptation morphologique et physiologique (Lavorel et *al.*, 2017).

Les micro-organismes qui s'adaptent aux milieux extrêmes sont donc connus sous le terme « extrémophiles ». Comme précédemment cité, ceux qui s'adaptent aux fortes concentrations en sel sont appelés les halophiles. Ces dernières adoptent des stratégies pour s'adapter aux conditions salines (Fardeau, 2009 ; Romeo et *al.*, 2001).

Les PGPR halotolérantes utilisent un ensemble de mécanismes qui participent directement ou indirectement à l'amélioration de la croissance et de la santé des plantes sous stress salin (Kerbab, 2022).

III.2.1. L'osmorégulation

Tous les procaryotes développent des stratégies adaptatives qui leur permettent de réguler les concentrations des solutés intracellulaires aux concentrations extracellulaires (Quérellou et Guézennec., 2010).

En effet, les bactéries possèdent une membrane cytoplasmique entourant leur cytoplasme qui a comme caractéristique principale « une perméabilité sélective » c'est à dire que le passage des solutés extérieurs et intérieurs se fait d'une manière spécifique. Par conséquent, la membrane cytoplasmique protège la bactérie en constituant une barrière efficace contre les solutés du milieu extérieur.

L'augmentation de la salinité est nuisible pour les bactéries. Donc, c'est là où intervient la membrane cytoplasmique bactérienne qui possède des systèmes du transport et déclenche la synthèse d'osmoprotecteurs (Romeo et *al.*, 2001). Il s'agit de l'osmorégulation qui permet de maintenir les concentrations en sel à un niveau optimal.

Chapitre 3 : Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin

L'osmorégulation se fait en deux étapes : une étape primaire qui consiste en l'accumulation des ions de potassium K^+ , et une étape secondaire qui consiste en la synthèse des osmoprotecteurs. L'étape secondaire intervient quand la concentration en sel augmente et l'intensité du stress persiste (Arif, 2015).

- **L'étape primaire**

Les ions potassium (K^+) constituent l'osmolyte principal dans la plupart des bactéries. Leur accumulation contribue à compenser l'osmolarité extérieure et à maintenir une turgescence cellulaire normale (Christian et Waltho, 1961).

Lorsque la concentration en sel dans le milieu environnant des bactéries augmente, leur réponse immédiate pour atteindre un équilibre osmotique est d'accumuler des ions K^+ dans leur cytoplasme, donc le but est que la concentration en ions K^+ interne soit supérieure à la concentration extracellulaire en ions Na^+ . Cela se fait grâce à la membrane cytoplasmique qui contient un antiport Na^+/H^+ (Oren, 2006).

- **L'étape secondaire**

Dans le cas où le choc persiste ou augmente, les bactéries basculent vers une réponse alternative secondaire qui est l'accumulation des molécules organiques, non chargées, avec un faible poids moléculaire, appelées osmoprotecteurs ou bien solutés compatibles. Ces dernières peuvent être exogènes, ce qui signifie qu'elles sont accumulées par absorption à partir de l'environnement ou bien endogène par la biosynthèse.

Cette étape est très importante car elle gère les dégâts causés par le stress salin et conserve une teneur en eau compatible avec le bon fonctionnement des cellules. L'accumulation de ces solutés/ osmoprotecteurs accorde un potentiel osmotique inférieur aux cellules, ce qui ramène l'eau à l'intérieur des cellules et permet ainsi la rétention de la turgescence cellulaire. Quand cette turgescence atteint des niveaux supérieurs, le rendement des végétaux et les processus physiologiques comme l'ouverture des stomates, la photosynthèse et le développement des feuilles sont améliorés et maintenus ainsi que le taux de transpiration pour pallier le manque d'eau chez les plantes (Bresson, 2013). Ces solutés peuvent être des acides aminés et leurs dérivées, des amines quaternaires, des glucides, des polyols, des tétrahydropyrimidines, etc.

- **La proline**

La proline est un acide aminé essentiel dans l'osmorégulation. L'habilité d'accumulation de cette substance est liée à la tolérance des végétaux au stress salin.

Chapitre 3 : Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin

Dans les conditions du stress, les cellules amassent des quantités élevées de proline afin de diminuer les effets indésirables de dessiccation car elle protège les enzymes, les structures des protéines et les membranes des organites contre les dommages causés par le stress et fournit aussi de l'énergie pour la croissance, la survie des plantes et la fixation symbiotique d'azote. C'est une molécule à action osmotique élevée qui favorise la stabilité de la membrane et réduit les effets du NaCl sur la rupture membranaire, elle peut servir de molécule de signalisation/régulation qui peut activer plusieurs réponses qui font partie du processus d'adaptation et d'ajustement osmotique (Benabderrahmane, 2021).

➤ **Le Tréhalose**

Le tréhalose est une molécule de sucre disaccharide servant de soluté compatible identifié dans une variété d'organismes. Il aide les cellules à faire face à la dessiccation et aux conditions du stress et sert aussi de molécule de signalisation et de source d'énergie dans diverses voies métaboliques (Mukhtar et *al.*, 2020). Il est considéré comme le plus efficace des osmoprotecteurs en termes de concentrations et la distinction d'être particulièrement stable à température, au pH et aux réactions avec d'autres molécules comme les acides aminés. (Silini, 2013).

La synthèse de cette substance en réponse au stress externe est contrôlée par l'accumulation de K⁺-glutamate (Kempf et Bremer, 1998). Les PGPRs jouent un rôle important dans la production de cet osmoprotecteur et aident les plantes à croître dans des conditions de stress salin, régulent leurs systèmes de défense et activent leurs enzymes antioxydantes (Kerbab, 2022).

➤ **La glycine bêtaïne**

La glycine bêtaïne (GB) est un osmoprotecteur à des concentrations aussi faibles que 1mM. Il est considéré comme étant le soluté compatible le plus performant chez de nombreux microorganismes soumis à un stress abiotique (Ameur, 2014).

La pression de turgescence et la croissance cellulaires sont rétablites par l'accumulation de cette substance en grandes quantités. Elle reconstitue l'équilibre osmotique entre la cellule et le milieu extérieur et donc, empêche la plasmolyse et la déshydratation de la cellule. Et elle atténue les contraintes induites par la salinité chez les plantes. Son accumulation ne touche pas le métabolisme et les fonctions enzymatiques cellulaires et elle ne stabilise pas uniquement la structure et la fonction des protéines mais les protège contre les altérations causées par la force ionique (Kerbab, 2018).

Chapitre 3 : Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin

La GB permet aux cellules de régler la pression osmotique dans le cytoplasme et de conserver une quantité d'eau appropriée de plus, elle protège les protéines contre la dénaturation provoquée par le NaCl et stimule l'activité enzymatique (Silini, 2013).

➤ L'ectoïne

L'ectoïne est un acide aminé cyclique chargé positivement qui s'accumule proportionnellement à l'augmentation de la force osmotique du milieu due au stress. Ce soluté compatible est synthétisé par un grand nombre de bactéries halotolérantes ou bien accumulée à partir du milieu externe, Il sert de puissant osmoprotecteur pour *Escherichia coli* et *Sinorhizobium meliloti*. (Cherif, 2014).

L'ectoïne protège plusieurs enzymes instables et acides nucléique contre les différents stress abiotiques notamment le stress salin (Lippert et Galinski, 1992).

➤ Le glutamate

Le glutamate est un acide aminé retrouvé chez de nombreuses espèces de *Pseudomonas* et d'*Azospirillum*. Il peut représenter plus de 90% des acides aminés accumulés dans beaucoup d'organismes exposés à des niveaux élevés de NaCl et contrebalance les charges positives des ions K⁺ (Ameur, 2014).

Le glutamate est utilisé par ces espèces durant la croissance dans un milieu de forte osmolarité et accumulé en fonction de l'osmolarité du milieu.

III.2.2. Autres moyens de réponse au stress osmotique

En plus de l'osmorégulation, Les bactéries fait face au stress et stimulent la croissance des plantes par d'autres mécanismes on peut citer :

□ L'ACC désaminase

L'ACC désaminase est une enzyme synthétisée par les rhizobia. Son rôle chez les PGPR est bien établi. Elle intervient dans la régulation de l'éthylène qui est une hormone végétale intervenant dans l'homéostasie endogène de la plante et entraîne une réduction dans la croissance des racines et également les plantules sous les conditions de stress (Benmati, 2014). Cette action se fait par la dégradation de l'acide 1-Aminocyclopropane-1- carboxylique (ACC) afin de stimuler la croissance des plantes (Cheng et *al.*, 2007).

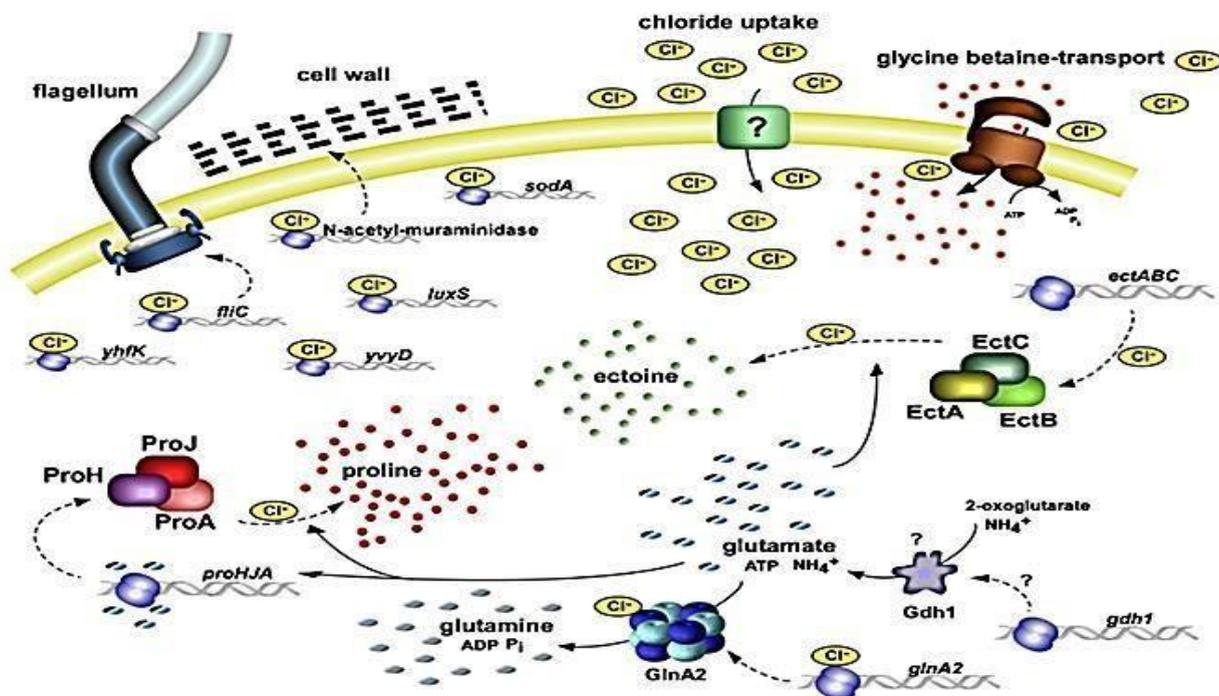


Figure 9 : Vue d'ensemble de l'osmorégulation chez les bactéries halophiles (Mukhtar et al., 2020).

Cette enzyme peut soulager les contraintes causées par plusieurs stress. La bactérie diminue la production d'éthylène dans les plantes après exposition à des concentrations croissantes de sel et augmente l'efficacité de l'utilisation de l'eau en milieu salin.

Plusieurs études ont montré l'expression de cette enzyme chez plusieurs rhizobactéries tels que *Alcaligenes* spp., *Bacillus pumilus*, *Burkholderia cepacia*, *Enterobacter cloacae*, *Pseudomonas* spp. et *Variovorax paradoxus* et que l'inoculation des plantes avec des PGPR qui synthétisent l'ACC-désaminase présentent souvent une croissance de système racinaire remarquable, une résistance aux solutions salines et fournit un rendement accru par rapport à celles inoculées avec des souches dépourvues de cette enzyme (Kerbab, 2022).

□ Exopolysaccharides

Les EPS sont un complexe de polymères qui ont un poids moléculaire élevé ($PM \geq 10\ 000$) et sécrétés par des bactéries comme une réponse à des contraintes de l'environnement (Kerbab, 2022).

Chapitre 3 : Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin

Les PGPR peuvent produire des exopolysaccharides (EPS) qui se lient à différents cations tels que le sodium Na^+ en diminuant sa teneur dans le milieu et par conséquent le rapport Na^+/K^+ . Ces substances protègent les bactéries de la dessiccation en altérant leur microenvironnement. Quand ils atténuent la quantité de Na^+ disponibles pour l'absorption des plantes, ils contribuent à alléger l'effet de stress salin et augmentent la résistance de la plante (Silini, 2013).

En outre, les EPS bactériens jouent un rôle dans l'agrégation et l'adhérence du sol, Ils forment l'interface entre les micro-organismes et leur environnement et ils contribuent à la formation d'agrégats bactériens par l'augmentation du volume des macropores dans le sol rhizosphérique, cela se traduit par une meilleure aération du sol et infiltration d'eau ce qui mène à l'augmentation de la rétention d'eau et la disponibilité des éléments nutritifs pour les plantes (Rabhi, 2011 ; Kerbab, 2022).

Parmi les bactéries halophiles productrices d'EPS, on trouve les espèces qui appartiennent aux familles *d'Halomonadaceae* et *Alteromonadaceae*, l'espèce type des genres *Salipiger*, *Palleronia* et la cyanobactérie halophile *Aphanotece halophytica*.

□ **Activité antioxydante**

Dans les conditions de stress salin, les plantes produisent des espèces réactives d'oxygène nommées ROS : Reactive Oxygen Species (les radicaux superoxide O_2^- , le peroxyde d'hydrogène H_2O_2 et les radicaux hydroxyles OH). La haute teneur en ROS peut causer des dommages à des biomolécules telles que les lipides, les protéines et l'ADN ce qui mène éventuellement à la mort de la plante (Cherif, 2014 ; Zitouni, 2015).

Les PGPR synthétisent ainsi des enzymes antioxydantes pour faire face à ces substances comme :

- La superoxyde-dismutase (SOD) : Il catalyse la réaction d'élimination des radicaux superoxydes et sert comme la première ligne de défense contre la toxicité des ROS.
- La catalase (CAT) : est une enzyme impliquée dans l'élimination de H_2O_2 (le principal inhibiteur de la photosynthèse). Elle catalyse, très rapidement, la dismutation du peroxyde d'hydrogène en oxygène et en eau, protégeant ainsi les cellules des effets oxydants causés l'augmentation de H_2O_2 . Les catalases sont les seules enzymes capables de dégrader le H_2O_2 sans molécule réductrice, limitant ainsi la consommation d'énergie (Yaiche, 2017).

Chapitre 3 : Utilisation des bactéries Rhizosphériques dans la restauration de la croissance des plantes sous stress salin

- La peroxydase (POX) : réduit au minimum les effets dommageables des radicaux libres en dégradant le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) en molécule(s) non toxiques pour la plante (Miller et *al.*, 2008).

Et des antioxydants non enzymatiques comme :

- L'ascorbate : ou bien l'acide ascorbique (AsA) est crucial à la défense contre le stress oxydatif causé par une augmentation de niveau des ROS, il est considéré comme un puissant antioxydant grâce à sa capacité de donner des électrons dans un certain nombre de réactions enzymatique et non enzymatique (Zitouni, 2015). Il est responsable de la désactivation de O_2^- et OH et de la régénération d'antioxydants (Yaiche, 2017).
- Le glutathion : il agit comme un piègeur de ROS, il permet aussi la stabilisation des membranes et l'élimination des déchets d'oxydation (Yaiche, 2017).

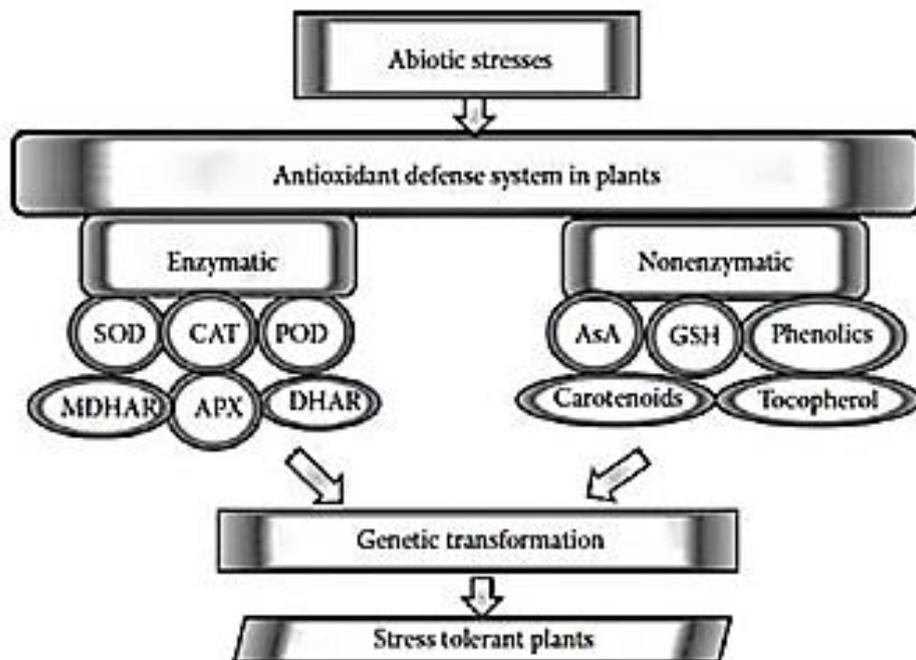


Figure 10 : L'activité antioxydante : les composants enzymatiques et non enzymatiques (Ben Yahmed, 2013)

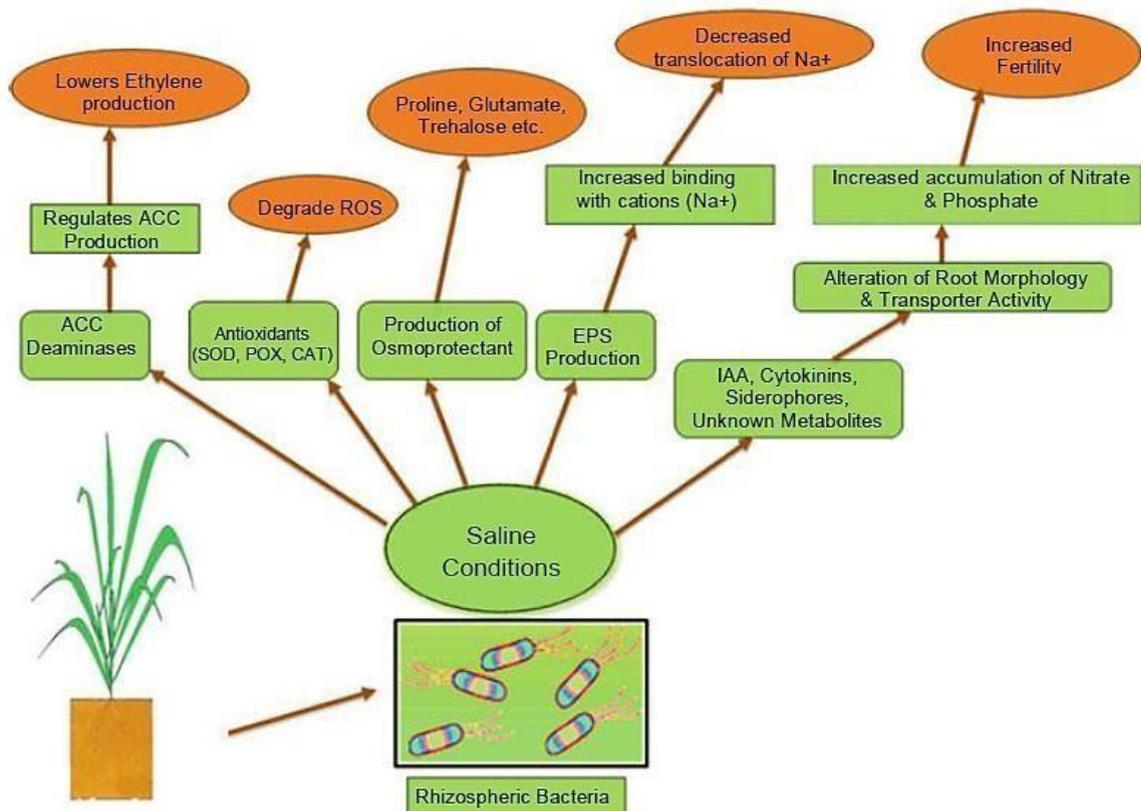


Figure 11 : Les différents mécanismes d'action des PGPRs en conditions salins (Ashraf et al., 2008).

Conclusion

Conclusion

La conscience des êtres humains sur l'importance des plantes au sein de l'écosystème les a poussés à rechercher tous les facteurs limitant leur croissance et leur reproductivité et donc à rechercher des moyens permettant aux plantes de faire face et de résister à ces facteurs. Le stress salin étant l'un de ces derniers, plusieurs études ont y été consacrées.

De ce fait, plusieurs stratégies ont été proposées. La plus intéressante est l'inoculation des plantes au niveau de la rhizosphère par des bactéries rhizosphériques. En effet certaines bactéries rhizosphériques ont la capacité de stimuler la croissance des plantes en y exerçant plusieurs mécanismes. Certaines de ces bactéries sont halotolérantes, leur tolérance au sel se manifeste par leur capacité à accumuler des osmoprotecteurs tels que : la proline, le tréhalose et la glycine bêtaïne, etc. Par conséquent, la présence des bactéries halotolérantes dans la rhizosphère conduit à une meilleure tolérance des plantes au stress salin. Cela améliore ainsi la croissance et la productivité des plantes.

Les résultats de ces études servent le développement durable en général, et l'agriculture biologique en particulier. Puisque l'utilisation des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes en tant que biofertilisants constitue une meilleure alternative à l'utilisation des engrais chimiques tels que les pesticides qui représentent des effets négatifs sur l'environnement notamment sur la santé humaine. Contrairement aux bio fertilisants qui constitue une solution respectueuse de l'environnement. Par conséquent, le marché mondial des biofertilisants devrait encore croître.

Références bibliographiques

Les références bibliographiques

Adam A. (2008). Elicitation de la résistance systémique induite chez la tomate et le concombre et activation de la voie de la lipoxygénase par des rhizobactéries non-pathogènes. Thèse en vue de l'obtention du grade de Doctorat en science, université de Liège, Belgique, 165p.

Alabouvette C. et Cordier C. (2018). Fertilité biologique des sols : des micro-organismes utiles à la croissance des plantes. *Innovations agronomiques*. 69. 61-70.

Ameur H. (2014). Effet d'osmoprotecteurs naturels sur la restauration de croissance de *Streptomyces* et des plantes d'intérêt agricole sur sol salé ou aride. Thèse de Doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Sétif, 121p.

Anonyme 1 : <https://chezleperemagrain.com/blog/micro-macro-rhizosphere-agroecosystemes/>

Anonyme 2 : <https://www.sciencephoto.com/media/873914/view/bacillus-thuringiensis-soil-bacterium-sem>

Anonyme 3 : <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Soybean-root-nodules.jpg>

Anonyme 4 : <https://alchetron.com/Azotobacter#azotobacter-f023b317-f442-444d-a72d-e66ccaf7f0f-resize-750.jpeg>

Arbaoui M. (2016). Effets du stress salin sur les plantules de tomates (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivées sur substrat sableux amendés en Bentonite. Thèse de doctorat, Université Ahmed Ben Bella, Oran 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Oran, 168p.

Arif F. (2016). Effet du stress salin et d'osmoprotecteurs naturels sur la germination de blé dur (*Triticum durum*) inoculé par *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas, Sétif 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie. Sétif, 156p.

Ashraf M., Athar H.R., Harris P.J.C. et Kwon T.R. (2008). Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Advances in Agronomy*. 97. 45-110.

Awais M., Aamer A-S., Abdul H. et Fariha H. (2007). Isolation, identification and optimization of bacitracin produced by *Bacillus sp.* *Pakistan Journal of Botany*. 4. 1303-1312.

Ayala-Astorga G.I. and Alcaraz-Meléndez L. (2010). Salinity effects on protein content, lipid peroxidation, pigments, and proline in *Paulownia imperialis* (Siebold & Zuccarini) and *Paulownia fortunei* (Seemann & Hemsley) grown *in vitro*. *Electronic Journal of Biotechnology*. 133(5). 1-15.

Beauchamp C.J. (1993). Mode d'action des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et potentiel de leur utilisation comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection*, 74(1). 19- 27.

Belfakih M., Ibriz M. et Zouahri A. (2013). Effet de la salinité sur les paramètres morpho-physiologiques de deux variétés de bananier (*Musa acuminata* L.). *Journal of Applied Biosciences*. 70. 5652- 5662.

Les références bibliographiques

- Benabderrahmane S. (2021).** Réponse biochimique et phytochimique d'une Fabacéesoumisse au stress salin, cas de *Vicia faba* L. Thèse de doctorat, Université Djillali Liabes de Sidi Bel Abbes. Faculté des sciences de la nature et de la vie. Sidi Bel Abbes, 115p.
- Benderradji L. (2013).** Sélection *in vitro* pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.). Thèse de doctorat, Université Constantine 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Constantine, 142p.
- Benidire L., Daoui K., Fatemi Z.A., Achouak W., Bouarab L. et Oufdou K. (2015).** Effet du stress salin sur la germination et le développement des plantules de *Vicia faba* L. Journal of materials and Environmental science. 6(3). 840-851.
- Ben Khaled L., Ouarraqi E.M. et Zid E. (2017).** Impact du NaCl su la croissance et la nutrition de la variété du blé dur Massa cultivée en milieu hydroponique. Acta Botanica Gallica. 154(1). 101-116.
- Benmahioul B., Daguin F. et Kaid-Harche M. (2009).** Effet du stress salin sur la germination et la croissance *in vitro* du pistachier (*Pistaciavera* L.). Comptes rendus Biologies. 332. 752-758.
- Benmati M. (2014).** PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Aspects moléculaires et génétiques. Thèse de doctorat, Université Constantine 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Constantine, 183p.
- Ben Yahmed J. (2013).** Etude des propriétés de tolérance au déficit hydrique et au stress salin de génotype appartenant au genre *Poncirus* et au groupe des mandariniers. Thèse de doctorat, Centre international d'études supérieures en sciences agronomiques Montpellier. Biologie intégrative des plantes, Montpellier, 200p.
- Berthelin J., Quantin C., Stemmler S. et Leyval C. (2004).** Biodisponibilité du fer dans les sols : Rôle majeur des activités microbiennes. Du sol à la plante : Trajets et fonctions du fer. Académie d'agriculture de France. 1-2.
- Bouchenak F., Degaicha H., Zibouche F. et Chaouia C. (2019).** Effets de l'inoculation pour des rhizobactéries et des molécules osmoprotectrices sur l'adaptation de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) aux contraintes salines. Agro biologie. 9. 1255- 1266.
- Bourahla L. (2017).** Etude du comportement de la biomasse microbienne des sols steppiques d'Algérie. Thèse de doctorat, Université Mustapha Stambouli. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Mascara, 120p.
- Bouras F-Z. (2018).** Micro-organismes producteurs de métabolites secondaires et enzymes. Thèse de Doctorat, Université Djillali Liabes de Sidi Ben Abbés. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Sidi Bel Abbés, 95p.

Les références bibliographiques

- Bresson J. (2013).** Interaction plante-microorganismes : Implication de la rhizobactérie *Phyllobacterium brassicacearum* dans les réponses d'*Arabidopsis thaliana* au stress hydrique. Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Biologie Intégrative des Plantes, Montpellier, 220p.
- Briat J-F. (2005).** Le fer du sol aux produits végétaux. Académie nationale de médecine. 1609-1621.
- Calatayud P., Garrec J-P. et Nicole M. (2013).** Adaptation des plantes aux stress environnementaux, *In* : Sauvian N., Calatayud P., Thiéry D. et Marion-Poll F. (eds.), interactions insectes-plantes, institut de recherche pour le développement, Marseille, pp 229-245.
- Carrier J. (2018).** Implication d'HFDQ dans la formation de biofilm et dans la colonisation des racines de plantes chez *Bacillus subtilis*. Mémoire présenté au département de biologie en vue de l'obtention du grade de maitre de sciences (M. Sc). Faculté des sciences, Sherbrooke, 57p.
- Chandna R., Azouz M.M. and Ahmad P. (2013).** Recent Advances of metabolomics to reveal plant response during salt stress. *In* : Ahmad p., Azouz M.M., Prasad M.N.V (eds.), Salt stress in plants : Signalling, Omics and Adaptations, Springer Sciences and Business Media New York, pp 1-14.
- Cheik S. (2021, 21 novembre).** La salinisation des sols, un défi majeur pour la sécurité alimentaire mondiale. The Conversation. <https://theconversation.com/la-salinisation-des-sols-un-defi-majeur-pour-la-securite-alimentaire-mondiale-170347>.
- Cheng Z., Park E. and Glick B.R. (2007).** 1-Aminocyclopropane-1- carboxylate desaminase from *Pseudomonas putida* UW4 facilitates the growth of canola in the presence of salt. Canadian Journal of Microbiology. 53(7). 912-918.
- Cherif H. (2014).** Amélioration de la croissance du blé dur en milieu salin par inoculation avec *Bacillus sp.* Et *Pantoea agglomerans* isolées de sols arides. Thèse de Doctorat, Université Ferhat Abbas, Sétif 1. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sétif, 162p.
- Chérifi K., Anagri A., Boufous El-H. et El Mousadik A. (2017).** Effet du chlorure de sodium (NaCl) sur la croissance de six espèces d'acacia. American journal of innovative research and applied sciences. 4. 105-113.
- Chowdhury N. (2016).** Influence of Rice Straw Incorporation on the microbial biomass and activity in Coastal saline soils of Bangladesh. Open Journal of Soil science. 6. 159-173.
- Christian J. H. B. and Waltho J.A. (1961).** The Sodium and Potassium Content of Non-Halophilic Bacteria in Relation to Salt Tolerance. Journal of General Microbiology. 25. 97- 102.

Les références bibliographiques

- Claveriel J., Teyssier L., Brulé D., Héloir M-C., Cannat J-L., Lamotte O. et Poinsot B. (2016).** Lutte contre les infections bactériennes : le système immunitaire des plantes est aussi très efficace!. *Nouvelles/ magazine*. 32. 335- 338.
- Cordovilla M.P., Ligerio F. and Lluch C. (1999).** Effect of salinity on growth, nodulation and nitrogen assimilation in nodules of faba bean (*Vicia faba* L.). *Applied Soil Ecology*. 11. 1- 7.
- Curl E. et Truelove B. (2012).** *The rhizosphere*. Springer science/ business media, 288p.
- Dahli K. (2019).** Action combinée d'un herbicide et de la salinité sur la germination du Gombo (*Abelmoschus esculentus* L.). Thèse de doctorat, Université Ahmed Ben Bella, Oran 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Oran, 87p.
- Dellal A. et Halitim A. (1992).** Activités microbiologiques en conditions salines : cas de quelques sols salés de la région de Relizane (Algérie). *Cahiers Agricultures*. 1. 335-340.
- Djerrah A. et Oudjehih B. (2015).** Effet du stress salin sur la germination de seize variétés d'orge (*Hordeum vulgare* L.). *Courrier du savoir*. 20. 47-56.
- Djerroudi-Zidane O., Belkhoudja M., Bissati S. et Hadjadj S. (2010).** Effet du stress salin sur l'accumulation de proline chez deux espèces d'*Atriplex Halimus* L. et *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *European Journal of Scientific Research*. 41. 249-260.
- Dommergues Y., Combremont R., Beck G. et Ollat C. (1996).** Note préliminaire concernant la sulfato-réduction rhizosphérique dans un sol salin Tunisien. *Revue d'écologie et de biologie du sol*. 6(2). 115-129.
- Dromigny E. (2009).** *Bacillus anthracis*. Monographies de Microbiologie. Edition médicale internationales, Paris, 461p.
- El Iklil Y., Karrou M., Mrabet R. et Benichou M. (2002).** Effet du stress salin sur la variation de certains métabolites chez *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon sheesmanii*. *Canadian journal of plant science*. 82(1). 177-183.
- Elmajdoub B. (2014).** Microbial Activity and Biomass in saline soils as affected by Carbon availability. Thèse de doctorat, Université d'Adélaïde. Faculté des sciences, Adélaïde, 170p.
- Faghire M. (2012).** Rôle des microorganismes symbiotiques (cas de rhizobia) dans l'amélioration de la production agricole de *Phaseolus vulgaris* sous stress salin. Thèse de doctorat, Université Cadi Ayyad. Faculté des sciences et techniques, Marrakech, 96p.
- Fardeau M-L. (2009).** Les micro-organismes de l'extrême. *La presse thermique et climatique*. 146. 49-61.
- Garcia de salamone I.E., Hynes R.K. et Nelson L.M. (2001).** Cytokinin production by plant growth promoting rhizobacteria and selected mutants. *Canadian Journal of Microbiology* .47. 404-411.

Les références bibliographiques

- Garcia J.L., Raimbault M., Jacq G., Rinaudo G. et Roger P. (1974).** Activités microbiennes dans les sols de rizière du Sénégal : relations avec les caractères physico- chimiques et influence de la rhizosphère. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 11 (2). 169- 185.
- Garcia J.L. et Roger P. (2000).** Le cycle du soufre. Ecole supérieure d'ingénieurs de Luminy. Marseille : Université de la méditerranée, 29p.
- Giorno F., Wolters-Arts M., Mariani C. and Rieu I. (2013).** Ensuring Reproduction at High temperatures : The heat stress Response during Anther and Pollen development. *Plants*. 2. 489-506.
- Giraud E. (2007).** Symbiose rhizobium/ légumineuse : un nouveau sésame. *Medecine/ Sciences*. 23. 663-634.
- Giroux L. (2015).** Caractérisation de rhizobactéries du groupe des *bacillus* bénéfiques à la croissance de la tomate, université du Québec à trois rivières, Québec, 90p.
- Glick B-R. (2012).** Plant growth-promoting Bacteria : Mechanisms and applications. *Scientifica*. 1-15.
- Gobat J-M., Argno M., Matthey W. (2010).** Le sol vivant : bases de pédologie-biologie des sols. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Suisse, 817p.
- Goyal G., Yodav A., Dubey G. (2019).** Effect of salt stress on soil chemistry and Plant-Atmosphere Continuum (SAAC), *In* : Singh P., Singh R.K. and Prasad S.M. (eds.), *Physiology of salt stress in plants : Perception, signalling, omics and tolerance mechanisms*, Wiley USA, pp 106-128.
- Hajlaoui H., Maatallah S. and Nasr H. (2016).** Germination capacity of some halophytic plants species under increasing salinity. *African Journal of Agricultural Research*. 11. 4333-4342.
- Hakeem K.R., Chandna R., Rehman R., Tahri I., Sabir M. and Iqbal M. (2013).** Unravelling salt stress in plants through proteomics, *In* : Ahmad P., Azouz M.M., Prasad M.N.V (eds.), *Salt stress in plants : Signalling, Omics and Adaptations*, Springer Sciences and Business Media New York, pp 47-61.
- Hamza K., Bouali H., Bouras N., Bouallala M., Badji B., klenk H-P. et Sabaou N. (2018).** Effet des monosaccharides sur la croissance et la production de chloramphénicol chez deux souches de *Saccharothrix longispore* (Pal 54 et Pal 42) isolées d'un sol de la palmeraie de Ghardaïa. *African review of science. Technology and development*. 3. 38-50.
- Hanana M., Hamrouni L., Cagnac O. et Blumwald E. (2011).** Mécanismes et stratégies cellulaires de tolérance à la salinité (NaCl) chez les plantes. *Dossiers environnement*. 19. 121-140.

Les références bibliographiques

- Harwood C. (1989).** *Bacillus*. Library of congress cataloging in publication data. New-York, 407p.
- Hassani A. (2009).** L'influence du stress salin et hydrique sur la morphologie, l'anatomie, la physiologie et la biochimie de l'orge (*Hordeum vulgare*) et du Triticale (*Triticosecale witt.*). Thèse de doctorat, Université Es-Senia d'Oran. Faculté des sciences. Oran. 140p.
- Herbert E-R., Boon P., Brugin A-J., Neubauer S-C., Franklin R-B., Arbon M., Hopfensperger K-N., Lamers L-P-M. et Gell P. (2015).** A global perspective on wet land salinization ecological consequences of a growing threat to fresh water wet lands. *Ecosphere*. 6. 1- 43.
- Hugenholtz P. (2002).** Exploring prokaryotic diversity in the genomic era. *Genome biology*. 3.1- 8.
- Hu Y., Fricke W. and Schmidhalter U. (2005).** Salinity and the growth of non- halophytic grass leaves : The role of mineral nutrient distribution. *Functional Plant Biology*. 32. 973-985.
- Irekti H. (2011).** Effet de la Salinité sur la Physiologie de la Fixation Symbiotique de l'Azote Atmosphérique chez le Haricot (*Phaseolus vulgaris* L.). Thèse de doctorat, Ecole nationale supérieure agronomique. Sciences et Techniques des Production Végétales, Alger, 63p.
- Jacq V. (1970).** Recherches Préliminaires concernant la sulfato-réduction rhizosphérique et la sulfato-réduction spermosphérique. Thèse de doctorat. Université de Nancy. Faculté des sciences. Nancy. 144p.
- Jain D., Kaur G., Bhojiya A. A., Chauhan S., Khandelwal S., Meena R., Rajpurohit D. and Mohanty S. R. (2021).** Phenetic Characterization of Nitrogen Fixing Azotobacter from Rhizospheric Soil of Southern Rajasthan. *Journal of Pure and Applied Microbiology*. 15(1). 428-436.
- Jenkins, M. (2003).** Prospects for Biodiversity. *Science*. 302(5648). 1175-1177.
- Jourdan E., Ongena M. et thonart P. (2008).** Caractéristiques moléculaires de l'immunité des plantes induite par les rhizobactéries non pathogènes. *Agron. Soc. Environ*. 12. 333-338.
- Karabi M. (2016).** Fonctionnement microbiologique des sols oasiens. Cas de quelques sols de la région de Ouargla. Thèse de doctorat, Université Kasdi Merbah de Ouargla. Faculté des sciences de la nature et de la vie. Ouargla. 227p.
- Kashyap A.S., Pandey V.K., Manzar N., Kannoja P., Singh U.B. and Sharma P.K. (2017).** Role of plant growth promoting rhizobacteria for improving crop productivity in sustainable agriculture, *In* : Singh D.P., Singh H.B., Prabha R. (eds.). *Plant-Microbe interactions in Agro-Ecological Perspectives*, vol 2, Springer Nature Singapore, pp 673-693.
- Kempf B. et Bremer E. (1998).** Uptake and synthesis of compatible solutes as microbial stress-responses to high-osmolality environments. *Archives of Microbiology*. 170(5). 319-330.

Les références bibliographiques

- Kerbab S. (2018).** Les actinomycètes d'un sol salé : rôle des osmoprotecteurs naturels. Mémoire de Magister, Université Ferhat Abbas Sétif 1, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sétif, 116p.
- Kerbab S. (2022).** Effets bénéfiques des bactéries halotolérantes isolées de la rhizosphère des halophytes sur la croissance du blé dur dans les sols salins. Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sétif, 124p.
- Khamna S., Yokota A., Peberdy J-F. et Lumyong S. (2010).** Indole-3-acétic acid production by *streptomyces* sp isolated from some the medicinal plant rhizospheres soil. Eurasian Journal of biosciences. 4. 23-32.
- Kinson E., Amoussa A.M., Mensah A.C.G., Kpinkoun J.K., Komlan F.A., Ahissou H., Lagnika L. et Gandonou C.B. (2021).** Effet de la salinité sur la floraison, la fructification et la qualité nutritionnelle des fruits du Cultivar local *Akikon* de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) du Bénin. International Journal of Biological and Chemical sciences. 15 (2).737-749.
- Kirdi B. (2011).** Rôle des PGPR « plant growth promoting rhizobacteria » dans la croissance végétale et la lutte contre les phanérogames parasites, école national supérieur agronomique- El Harrach-Alger, 83p.
- Kouadria M., Sahari M., Hassani A., Koulali F. et Zouablia S. (2020).** Effet du stress salin sur le système foliaire d'une légumineuse vivrière (*Phaseolus vulgaris L.*) cultivée dans un sol de bentonite. Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires. 8 (1). 37-41.
- Larsen H. (1986).** Halophilic and halotolerant micro-organisms-an over view and historical perspective. FEMS microbiology reviews. 39. 3-7.
- Lavorel S., Lebreton J-D. et Le Moho Y. (2017).** Les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques et leurs limites. Institut de France Académie des sciences. 23p.
- Lazali M., Brahim S., Benadis C.34 et Drevon J-J. (2020).** Stratégies et mécanismes d'adaptation des légumineuses à la faible disponibilité des sols en phosphore. Revue marocaine des sciences agronomiques et vétérinaires. 8(3). 294- 300.
- Lemenceau P. (1992).** Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas spp fluorescens*. Agronomie. 2. 413- 437.
- Lesuffleur F. (2007).** Rhizodéposition à court terme de l'azote et exsudation racinaire des acides aminés par le trèfle blanc (*Trifolium repens L.*). Thèse de doctorat, Université de Caen Basse Normandie. Sciences du Vivant, Caen, 260p.
- Levignon A., Lopez F., Vansuyt G., Berthomieu P., Fourcroy P. et Casse-Delbart F. (1995).** Les plantes face au stress salin. Cahiers agricultures. 4. 263-273.

Les références bibliographiques

- Li R., Shi F., Fukuda K. and Yang Y. (2010).** Effects of salt and Alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in Alfafa (*Medicago sativa* L.). Soil science and plant nutrition. 56. 725-733.
- Lippert K. and Galinski E.A. (1992).** Enzyme stabilization by ectoine-type compatible solutes : protection against heating, freezing and drying. Applied Microbiology and Biotechnology. 37. 61-65.
- Luu D-T. (2020).** Comment les plantes supportent elles un régime salé?. Encyclopédie de l'environnement. <https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/comment-plantes-supportent-regime-sale/>
- MacMillan J. (2002).** Occurrence of Gibberellins in Vascular Plants, Fungi, and Bacteria. Journal of Plant Growth Regulation. 20. 387-442.
- Majerus M. (1996).** Plants Materials for Saline-Alkaline soils .USDA natural resources concervation service, Bridger Plant Material Center. Bridger, MT. 5p.
- Maganhotto C.M., Silva S. and Fay E.F. (2012).** Effect of salinity on soil microorganisms, *In* : Henandez-Soriano M.C. (eds.), Soil Health and land use Management, INTECK Croatia, 178-198.
- Mancer H., Bettiche F., Chaib W., Dekki N., Benaoun S. et Rechachi M.Z. (2020).** Influence de la salinité des eaux d'irrigation sur la minéralisation du carbone organique dans le sol. Journal Algérien des Régions Arides (JARA). 14 (1). 48-55.
- Mani F. et Hannachi C. (2015).** Effet du stress salin sur le comportement physiologique du Piment de Cayenne (*Capsicum frutescens*). Journal of New Sciences, Agriculture and Biotechnology. 18 (1). 639-647.
- Mansouri L. M. (2020).** Etude des effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la nodulation chez le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.). Thèse de doctorat, Université Mustapha Ben Boulaid, Batna 2. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Batna, 126p.
- Meghdas I., Hamze M., Dabboussi F., Baida N. et Izard D. (2004).** Taxonomie du genre *Pseudomonas* : Rétrospective et Actualité. Lebanese Science Journal. 5(1). 115- 136.
- Merky S., Dulieu D., Pineau R., Rinaudau G. et Sarrailh J-M. (1995).** Étude de bactéries fixatrices d'azote atmosphériques associées aux plantes (graminées, légumineuses et cypéracées) afin de revégétaliser les terrains miniers. Deuxième conférence internationale sur l'écologie des milieux serpentiniques. 66p
- Michel M. (2016).** Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne. Sciences agricoles. 29p.
- Miller G., Shulaev V. et Mitter R. (2008).** Reactive oxygen signaling and abiotic stress. Physiologia Plantarum. 133(3). 481-489.

Les références bibliographiques

- Monaia C-M. et Moore E.R.B. (2002).** *Pseudomonas thermotolerans* sp. Nov., a thermotolerant species of the genus *Pseudomonas* sensu stricto. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 52(6). 2203- 2209.
- Montoroi J.P. (2017).** La salinisation des écosystèmes : de la dégradation insidieuse à la remédiation continue par les hommes. In : Loireau M. (ed.), Ben Khatra N. (ed.). Désertification et système terre : de la (re)connaissance à l'action. Liaison énergie-francophonie. 105. 67-69.
- Morgan J.A.W., Bending G.D. et white P.J. (2005).** Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. Journal of Experimental Botany. 56. 1729-1739.
- Morrissey J. et Guerinot M-T. (2009).** Iron uptake and transport in plants : the good, the bad and the ionome. Chemical Reviews. 109. 4553- 4567.
- Mouhaya W. (2008).** Caractérisation physiologique et moléculaire de la tolérance au stress salin chez les porte-greffes tétraploïdes d'agrumes. Thèse de doctorat, Université de Corse-Pascal Paoli. Faculté des sciences et techniques. Corse. 139p.
- Mukhtar S., Malik K. A., and Mehnaz S. (2020).** Osmoadaptation in halophilic bacteria and archaea. Research Journal of Biotechnology. 15(5). 154-161.
- Mulder E-G. et Antheunisse J. (1963).** Morphologie, physiologie et écologie des *Arthrobacter*. Annales de l'institut Pasteur. 74 p.
- Munns R. (2002).** Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environment. 25. 239-250.
- Munns R. et Rawson H.M. (1999).** Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in the apical meristem of wheat and barley. Australian Journal of Plant Physiology. 26. 459-464.
- Munns R., James R.A. and Läuchli A. (2006).** Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. Journal of Experimental Botany. 57 (5). 1025–1043.
- Mustafakulova F., Qobilov G.U., Khujamshukurov N.A. and Kuchkarova D.X. (2020).** Influence of salinity on growth, development and symbiotic properties of legumes, rhizobia symbiosis of alfalfa in vegetation experiments. International Journal of Fauna and Biological Studies. 7(3). 78-85.
- Nasri S et Benmahioul B. (2015).** Effet de la contrainte saline sur la germination et la croissance de quelques provenances algériennes d'Arganier (*Argania spinosa* L). Algerian Journal of Arid Environment. 5. 98-112.
- N'Dayegamiye A. (2007).** La contribution en azote du Sol reliée à la minéralisation de la MO : facteur climatique et régions agricoles influençant les taux de minéralisation d'azote. Colloque sur l'azote. 11p.

Les références bibliographiques

- Ndiaye A., Faye E. et Touré A-M. (2014).** Effets du stress salin sur la germination des graines de *Gossypium hirsutum* L. Journal of Applied Biosciences. 80. 7081-7092.
- Nguyen C.T. (2012).** Identification et caractérisation d'un canal chlorure, AtCLCg, impliqué dans la réponse au stress salin chez *Arabidopsis thaliana*. Thèse de doctorat, Université Paris Sud. Sciences agricoles, Paris, 102p.
- Okon O.G. (2019).** Effect of Salinity on Physiological Processes in Plants, *In* : Giri B., Varma A. (eds.), Microorganismes in Saline Environments : Strategies and Functions, Soil Biology, Vol 56, Springer Nature Switzerland, pp 237-262.
- Oren A. (2006).** Life at high salt concentrations, *In* : Dworkin M., Falkiws S., Rosenberg E., Schleifer K-H., Stackebrandt E. (eds.), prokaryotes, vol 2, Springer, New York, pp 263-282.
- Orhan F. (2016).** Alleviation of salt stress by halotolerant and halophilic plant growth-promoting bacteria in wheat (*Triticum aestivum*). Brizilian journal of microbiology. 47. 621-627.
- Oteino N., D-Lally R., Kiwanuka S., Llayd A., Ryan D., Kieran J-G. et N-Dowling D. (2015).** Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. Frontiers in microbiology. 6. 1-9.
- Oudija F. et Ismaili M. (2002).** Effet de NaCl sur l'embryogenèse somatique et sur les capacités de régénération chez le blé. Etude de la compétence embryogène des cultures de blé initiées directement en présence de NaCl. African Crop Science Journal. 10 (3). 221-229.
- Oustani M., Saker M.L., Belaroussi M. et Mahda I. (2020).** Effet de la salinité sur l'activité de la biomasse microbienne des sols dans les régions arides : Impact sur la minéralisation du carbone et de l'azote. Ressources et potentialités agrobiologiques des sols sahariens.
- Padhan D. (2020).** Rhizosphere : A microbiome for plant-soil interaction. Readers shelf. 17. 20-22.
- Pathak H. and Rao D.L.N. (1998).** Carbon and nitrogen mineralization from added organic matter in saline and alkali soils. Soil Biology and Biochemistry. 30 (6). 695-702.
- Quérellou J. et Guezennec J. (2010).** Biotechnologie des extrêmophiles. Techniques de l'ingénieur. BIO580. 5. 1-13.
- Rabhi N. (2011).** Isolement de *Pseudomonas* spp. *fluorescens* d'un sol salé. Effet d'osmoprotecteurs naturels. Mémoire de Magister, Université Ferhat Abbas Sétif, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sétif, 121p.
- Rai A. (2017).** Effet du stress salin sur les bactéries du sol : Rôle d'extraits dérivés de *Enteromorpha intestinalis*, *Ulva lactuca* et *Opuntia ficus-indica* sur la relation bactérie- plante sous stress salin. Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas, Sétif 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Sétif, 134p.

Les références bibliographiques

- Revellin C. (2012).** Les symbioses fixatrices d'azote, UMR Agroécologie. Inra/Université de Bourgogne. 32-36.
- R'him T., Tlili I., Hnan I, Ilahy R, Benali A. et Jebari H. (2013).** Effet du stress salin sur le comportement physiologique et métabolique de piment. Journal of Applied Biosciences .66. 5060-5069.
- Roger P.A. et Garcia J-L. (2001).** Introduction à la microbiologie du sol. Polycoché de cours, Université de Provence, université de la méditerranée, Marseille, 191p.
- Romeo Y., Bouvier J. et Gutierrez C. (2001).** La réponse au stress osmotique des bactéries lactiques *Lactococcus lactis* et *Lactobacillus plantarum*. Le lait. 81. 49-55.
- Samb C.O., Wade D. Faye E. et Diaw M.M. (2020).** Effet du stress salin sur la croissance de quatre provenances d'anacardier (*Anacardium occidentale* L.) en milieu semi-contrôlé. La revue électronique en sciences de l'environnement <http://journals.openedition.org/vertigo/28462>
- Silini A. (2013).** Effets des molécules osmoprotectrices sur la survie et l'activité de *Azotobacter* et sur la croissance du ble dur en milieu salin. Thèse de Doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1. Faculté des sciences de la nature et de la vie, Sétif, 138p.
- Srivastava P., Wu Q.S. and Giri B. (2019).** Salinity : An overview, In : Giri B., Varma A. (eds.), Microorganismes in Saline Environnements : Strategies and Functions, Soil Biology, Vol 56, Springer Nature Switzerland, pp 3-18.
- Stall J. (2020).** Phytohormones : diverses molécules bioactives influant sur le métabolisme et l'inflammation chez l'Homme. Vaisseaux, cœur, poumons. 25(3). 32-35.
- Teggar N. (2015).** Etude de l'effet du stress salin sur la nodulation et sur quelques paramètres biochimiques et morphologiques de la lentille (*Lens culinaris* L.). Thèse de magister, Université d'Oran. Faculté des sciences de la nature et de la vie, 68p.
- Tourte Y., Bordonneau M., Henry M. et Tourte C. (2005).** Le monde des végétaux : Organisation, physiologie et génomiques, Cours et QCM. Dunod, Paris, 384p.
- Vachron J. (2015).** Sélection des rhizobactéries phyto stimulatrices par la plante : impact sur la distribution des propriétés phytobénifique chez les *Pseudomonas fluorescens*. Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, 271p.
- Vaulont S. et Schalk I. (2015).** Rôle des sidérophores bactériens et de mammifères dans les interactions hôtes-pathogènes. Médecines/ sciences. 31. 756-763.
- Vojtková H., Janulková R. and Švanová P. (2012).** Phenotypic characterization of *Pseudomonas* Bacteria isolated from polluted sites of Ostrava Czech Republic. GeoScience Engineering. LVIII (3). 52-57.

Les références bibliographiques

- Waśkiewicz A., Beszterda M. and Glinski P. (2013).** ABA : Role in Plant Signalling under Salt Stress, *In* : Ahmad P., Azouz M.M., Prasad M.N.V (eds.), Salt stress in plants : Signalling, Omics and Adaptations, Springer Sciences and Business Media New York, pp 175-196.
- Xu W. et Huang W. (2017).** Calcium- Dependent protein kinases in phytohormones signaling pathways. *International Journal of molecular sciences.* 18. 1-15.
- Yaiche F. (2017).** Stratégies de défense observées chez le blé comme réponse à l'induction d'un stress oxydatif. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Faculté des Sciences, Annaba, 158p.
- Zahran H.H. (1999).** *Rhizobium*-Legume Symbiosis and Nitrogen Fixation under Severe Conditions and in an Arid Climate. *Microbiology and Molecular Biology Reviews.* 63 (4). 968-989.
- Zakhia F., Lajurdie P. (2001).** Taxonomy of Rhizobia. *Agronomie.* 21. 569-576.
- Zaoui E.H. et Brun G. (2020).** Les plantes face au stress hydrique et salin. *Agriculture du Maghreb* : <https://www.agri-mag.com/2020/04/07/les-plantes-face-au-stress-hydrique-et-salin/> (consulté le 05/06/2022).
- Zhang W-W., Wang C., Xue R et Wang L-J. (2019).** Effects of salinity on the soil microbial community and soil fertility. *Journal of integrative agriculture.* 18(6). 1360-1368.
- Zitouni M.A. (2015).** Etude du contenu polyphénolique de la fève (*Vicia faba* L.) et évaluation de son activité antioxydante en conditions de stress salin. Mémoire de Magister, Université Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Mostaganem, 83p.
- Zribi L., Rezgui F., Rejeb S., Nahdi H. et Rejeb M.N. (2008).** Effets du stress salin sur la croissance et sur les mécanismes de photoprotection chez la tomate. *Les Annales de l'INRGREF.* 11. 189-202.

Résumé :

Le stress salin est l'un des problèmes majeurs qui affectent négativement les plantes et le taux de rendement agronomique. Il est donc considéré comme une des priorités de la recherche scientifique visant à mieux comprendre le phénomène et à trouver des solutions.

Une des solutions trouvées c'est l'utilisation des PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) qui sont des bactéries provenant du sol rhizosphérique reconnues pour posséder des caractéristiques bénéfiques pour les plantes affectées par le stress salin. Ces microorganismes sont capables de s'adapter à la salinité et d'améliorer la croissance des végétaux par différentes stratégies et mécanismes, d'une façon directe ou indirecte. Ils fournissent des substances qui sont habituellement en quantité limitée dans le sol dans les conditions de stress salin.

Mots clés : Stress salin, plantes, PGPR, Salinité.

Abstract :

Salt stress is one of the major problems that negatively affect plants and the rate of agronomic yield. Therefore it is considered one of the priorities of scientific research aimed at better understanding the phenomenon and finding solutions.

One of the solutions found is the use of PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) which are rhizospheric soil derived bacteria known to have certain beneficial characteristics for plants affected by salt stress. These microorganisms are able to adapt to salinity and improve plant growth through different strategies and mechanisms, directly or indirectly. They supply substances that are usually found in limited quantities in the soil under saline stress conditions.

Keywords: Salt stress, plants, PGPR, Salinity.

ملخص :

الإجهاد الملحي هو أحد المشاكل الرئيسية التي تؤثر سلبيًا على النباتات والإنتاج الزراعي فلذلك فهي تعتبر إحدى أولويات البحث العلمي الرامي إلى فهم أفضل للظاهرة وإيجاد حلول لها.

استخدام (PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria وهي بكتيريا توجد في الغلاف الجذوري ومن المعروف أن لها خصائص معينة مفيدة للنباتات المتأثرة بإجهاد الملح. هذه الكائنات الدقيقة قادرة على التكيف مع الملوحة وتحسين نمو النبات بواسطة استراتيجيات وآليات مختلفة، بشكل مباشر أو غير مباشر. فهي توفر المواد التي عادة ما تكون بكميات محدودة في التربة تحت ضغط الملح.

الكلمات المفتاحية: الإجهاد الملحي، PGPR، النباتات، الملوحة.