

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي



Université Sétif 1-Ferhat Abbas
Faculté des Sciences de la
Nature et de la Vie

جامعة سطيف 1-فرحات عباس
كلية علوم الطبيعة والحياة

DEPARTEMENT DE MICROBIOLOGIE N°...../SNV/24

THÈSE

Présentée par

BOUREMANI Naoual

Pour l'obtention du diplôme de

DOCTORAT EN 3^{ÈME} CYCLE

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : MICROBIOLOGIE APPLIQUEE

THÈME

**Effets des PGPR sur l'amélioration de la croissance
végétale sous stress abiotique**

Soutenue publiquement le 26/02/2025

DEVANT LE JURY

Président	NANCIB Nabil	Pr. UFA Sétif 1
Directeur	CHERIF-SILINI Hafsa	Pr. UFA Sétif 1
Examineurs	BENHIZIA Yacine	Pr UM Constantine 1
	BOUDEMAGH Allaoueddine	Pr UM Constantine 1
	KITOUNI Mahmoud	Pr UM Constantine 1
	ROUAG Nouredine	Pr. UFA Sétif 1
Invité	SILINI Allaoua	Pr. UFA Sétif 1

Laboratoire de Microbiologie appliquée

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Université Sétif 1-Ferhat Abbas
Faculté des Sciences de la
Nature et de la Vie



جامعة سطيف 1-فرحات عباس
كلية علوم الطبيعة والحياة

DEPARTEMENT DE MICROBIOLOGIE N°...../SNV/24

THÈSE

Présentée par

BOUREMANI Naoual

Pour l'obtention du diplôme de

DOCTORAT EN 3^{ÈME} CYCLE

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : MICROBIOLOGIE APPLIQUEE

THÈME

**Effets des PGPR sur l'amélioration de la croissance
végétale sous stress abiotique**

Soutenue publiquement le 26/02/2025

DEVANT LE JURY

Président	NANCIB Nabil	Pr. UFA Sétif 1
Directeur	CHERIF-SILINI Hafsa	Pr. UFA Sétif 1
Examineurs	BENHIZIA Yacine	Pr UM Constantine 1
	BOUDEMAGH Allaoueddine	Pr UM Constantine 1
	KITOUNI Mahmoud	Pr UM Constantine 1
	ROUAG Nouredine	Pr. UFA Sétif 1
Invité	SILINI Allaoua	Pr. UFA Sétif 1

Laboratoire de Microbiologie appliquée

Remerciements

On dit souvent que le parcours est aussi important que la destination. Ces années de recherche et de préparation de thèse nous ont permis de saisir pleinement la portée de cette simple phrase. Ce chemin, en effet, a été parsemé de défis et de questionnements exigeants, dont les réponses n'ont pu être trouvées qu'au prix de longues heures de travail et de persévérance.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma gratitude envers Dieu, le Tout-Puissant, qui m'a donné la force, la patience, et l'endurance nécessaires pour surmonter toutes les difficultés rencontrées au cours de ce travail. Sans Sa guidance et Sa bénédiction, l'accomplissement de cette thèse n'aurait pas été possible. Je Le remercie pour avoir éclairé mon chemin et m'avoir permis de mener à bien cette aventure scientifique.

*Je tiens à exprimer ma plus profonde reconnaissance à ma directrice de thèse, **Madame Cherif-Silini Hafsa Professeure de Microbiologie à l'Université Ferhat Abbas–Sétif 1**, Dès le début de cette aventure scientifique, elle a été bien plus qu'une encadrante pour moi. Sa bienveillance, sa patience, et son soutien inébranlable m'ont permis de surmonter les nombreux défis que j'ai rencontrés. Chaque conseil qu'elle m'a donné, chaque mot d'encouragement qu'elle a prononcé, m'ont aidée non seulement à progresser dans mes recherches, mais aussi à grandir en tant que chercheuse et en tant que personne. Son engagement, son écoute attentive, et sa capacité à voir le potentiel en moi, même dans les moments de doute, ont fait de cette expérience une période inoubliable de ma vie. Elle a su créer un environnement de travail empreint de respect, d'empathie, et de rigueur scientifique, dans lequel j'ai pu m'épanouir pleinement. Je suis profondément touchée par tout ce qu'elle a fait pour moi, et je lui en serai éternellement reconnaissante. Sans son soutien indéfectible, ce travail n'aurait jamais pu aboutir.*

*Je tiens à exprimer ma profonde gratitude et mes sincères remerciements à **Monsieur Nancib Nabil, Professeur de Microbiologie à l'Université Ferhat Abbas – Sétif 1**, pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de présider le jury de soutenance de ma thèse. Qu'il trouve ici l'expression de ma plus haute considération et de mon respect.*

*Je remercie également **Monsieur Boudemagh Allaoueddine, Monsieur Benhizia Yacine, et Monsieur Kitouni Mahmoud, Professeurs de Microbiologie à l'Université de Mentouri – Constantine 1**, ainsi que **Monsieur Rouag Noureddine, Professeur à l'Université Ferhat Abbas – Sétif 1**, pour le privilège et l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant d'évaluer et de juger mon travail.*

*Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à **Monsieur Silini Alloua, Professeur de Microbiologie à l'Université Ferhat Abbas – Sétif 1**, pour son soutien indéfectible tout au long de mon parcours. Il a été une source inestimable d'aide dans tous les aspects de mon travail. Son enseignement, ses conseils avisés, et son soutien constant ont été essentiels à la réussite de ce projet. Je lui suis profondément reconnaissante pour tout ce qu'il m'a appris et pour l'accompagnement qu'il m'a offert tout au long de cette aventure. Il n'a ménagé aucun effort pour m'encourager, m'épauler, et me soutenir dans ce périple scientifique.*

J'adresse aussi un vif remerciement à tous mes collègues de recherche que j'ai côtoyé durant mon chemin, Sarah, Amel, Noura, Chaima. Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail

Dédicace

La page de la dédicace est généralement celle qui est écrite en dernier et lue en premier, aussi je doute que cette thèse puisse faire exception à la règle.

À la mémoire de mon père, dont l'amour, le soutien, et les conseils m'ont guidée tout au long de ma vie. Bien que tu ne sois plus parmi nous, ta présence a été une source constante de force et d'inspiration pour moi. Chaque étape de ce parcours, je l'ai franchie avec toi en pensée, et c'est en grande partie grâce à toi que j'ai pu réaliser ce travail. Je te dédie cette thèse, en espérant que, de là où tu es, tu en sois fier.

À ma mère, pour son amour infini, sa patience, et son encouragement sans faille. Tu as toujours cru en moi, même dans les moments les plus difficiles. Ton soutien a été un pilier sur lequel je me suis appuyée pour surmonter tous les obstacles. Je te dédie également cette thèse, en reconnaissance de tout ce que tu as fait pour moi.

À toute ma famille,

À mes amies,

"C'est dans l'effort que l'on trouve la satisfaction et non dans la réussite. Un plein effort est une pleine victoire." — Mahatma Gandhi

Naoual

Production scientifique

• Publications

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., Rabhi, N.E.H., Bouket, A.C., & Belbahri, L. (2024). Osmotolerant plant growth promoting bacteria mitigate adverse effects of drought stress on wheat growth. *AIMS Microbiology*, 10(3), 507-541. <https://doi.org/10.3934/microbiol.2024025>

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., Bouket, A.C., Luptakova, L., Alenezi, F.N., Baranov, O., & Belbahri, L. (2023). Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Rampart against the Adverse Effects of Drought Stress. *Water*, 15, 418. <https://doi.org/10.3390/w15030418>

- Cherif-Silini, H., Silini, A., Chenari Bouket, A., Alenezi, F.N., Luptakova, L., **Bouremani, N.**, Nowakowska, J.A., Oszako, T., & Belbahri, L. (2021). Tailoring Next Generation Plant Growth Promoting Microorganisms as Versatile Tools beyond Soil Desalinization: A Road Map towards Field Application. *Sustainability*, 13, 4422. <https://doi.org/10.3390/su13084422>

Communications Internationaux

- **Bouremani, N.**, Balla, A., Silini, A., & Cherif-Silini, H. (2024). Potential of osmotolerant PGPB to enhance wheat growth under water deficit condition. *First International Conference on Applied Microbiology and Biotechnology (ICAMB-2024)*, Algérie, 16-17 Octobre.

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., & Balla, A. (2024). Mitigating Adverse Effects of Drought Stress on Wheat Germination Using Osmotolerant Plant Growth-Promoting Bacteria. *International Seminar of AgriFood and Industrial Biotechnology*, Algérie, 26-27 Juin.

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., Balla, A., Chenari Bouket, A., & Belbahri, L. (2022). Beneficial effects of PGPR on tomato (*Solanum lycopersicum*) seeds germination and *Arabidopsis thaliana* growth under drought stress. *Les Journées Internationales de Biotechnologie (JIB 2022)* de l'Association Tunisienne de Biotechnologie, Sousse, Tunisie, 16-19 Déc.

Communications National

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., & Balla, A. (2024). Enhancing durum wheat germination and growth under drought stress using plant growth-promoting bacteria: A sustainable strategy for arid regions. *1st National Seminar on Biodiversity and Ecosystem Services: Conservation and Economic Valorization (SNSBSEPVE-2024)*, Abdelhafid Boussouf University Center – Mila, Algeria, 9-10 November.

- **Bouremani, N.**, Cherif-Silini, H., Silini, A., & Balla, A. (2024). Osmotolerant bacteria as a strategy to alleviate drought stress in durum wheat. 1st National Seminar on the Challenges of

Tomorrow's Agriculture, Sustainable Development, Food Autonomy, and Climate Change (EADDDAACC-2024), Ahmed Zabana University, Relizane, Algeria, 25 November.

- **Bouremani, N., Cherif-Silini, H., Silini, A., & Balla, A. (2024).** Improving Growth Characteristics and Photosynthetic Pigments of Wheat under Drought Stress with Abiotic *Stress-Tolerant Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*. Séminaire National en ligne sur l'Innovation et la Vulgarisation Agricole (SNIVA-2024), École Supérieure d'Agriculture Saharienne d'Adrar, Algérie, 19 décembre.

- **Bouremani, N., Cherif-Silini, H., & Silini, A. (2025).** Harnessing Osmotolerant PGPR : A Sustainable Solution to Boost Durum Wheat Growth Under Drought Stress. 1st National Seminar on Water and Environment (SNEE-2025), University of Tamanrasset, Algeria, 11-12 February.

Résumé

Les stress abiotiques, qu'ils soient uniques ou combinés, constituent un obstacle majeur à la productivité des cultures, compromettant la croissance des plantes et réduisant significativement les rendements agricoles. L'utilisation des technologies microbiennes en agriculture se propage très rapidement en identifiant de nouvelles souches bactériennes efficaces pour améliorer la croissance des plantes (PGPB, Plant Growth Promoting Bacteria). La présente étude est effectuée dans le but de rechercher des PGPB multitolérantes visant à atténuer les effets des stress abiotiques sur la croissance du blé dur (*Triticum durum* L.). 24 souches bactériennes provenant de divers écosystèmes sont évaluées pour leurs traits PGP et leur capacité de tolérance à divers stress (sécheresse, salinité, température, pH, métaux lourds, polluants, herbicides et fongicides). Les souches bactériennes les plus efficaces, *Providencia vermicola* ME1, *Pantoea agglomerans* Pa, *Pseudomonas knackmussi* MR6 et *Bacillus sp* D13, sont choisies pour l'atténuation du stress hydrique. Ces souches ont montré des activités PGP significatives sous stress osmotique (0, 10, 20 et 30 % de PEG-6000). Elles sont, ensuite, utilisées pour l'inoculation du blé sous stress hydrique à deux stades de croissance du blé. Ces PGPB osmotolérantes ont significativement amélioré les paramètres de germination des graines. L'expérience en pot, est évaluée sur des plants de blé soumis à trois régimes d'irrigation ; bien arrosés (100 % de la capacité au champ (CC)), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC). Les résultats ont montré que l'inoculation bactérienne a atténué les effets néfastes de la sécheresse et a amélioré significativement les paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques. La capacité d'adaptation favorable de ces bactéries sous stress est attribuée à l'augmentation de la capacité de colonisation racinaire observée sous microscope sur les racines des plants de blé après coloration suite à la réduction du chlorure de triphenyl tetrazolium (TTC). Afin de prouver l'efficacité de ces PGPB comme inoculant sous des contraintes abiotiques multiples (la salinité, la sécheresse, le cadmium et le phénanthrène), la souche Pa est choisie pour sa multi-tolérance (MT-PGPB). La performance de la souche se manifeste dans ses activités PGP sous stress unique ou combiné. Les effets des stress combinés sur la croissance du blé, ont entraîné une réduction marquée des paramètres morphologiques (la taille et la biomasse des plantes), et biochimiques (contenu en chlorophylle, pertes d'électrolytes, taux de malondialdéhyde et de proline) et des dommages oxydatifs accrus. Cependant, l'inoculation par Pa a atténué ces effets négatifs, en améliorant les paramètres morphologiques et le contenu en chlorophylle, tout en réduisant significativement les pertes d'électrolytes, les niveaux de MDA et de proline, et renforçant les activités enzymatiques anti oxydantes. Les résultats soulignent le potentiel des MT-PGPB dans la résilience des cultures dans des conditions stressantes et offrent ainsi des perspectives prometteuses pour des applications sur terrain pour une agriculture durable.

Mots-clés : multi-stress abiotique, MT-PGPB, *Triticum durum* L., Inoculation.

Abstract

Abiotic stresses, whether single or combined, are a major obstacle to crop productivity, compromising plant growth and significantly reducing crop yields. The use of microbial technologies in agriculture is spreading very rapidly, with the identification of new bacterial strains effective in enhancing plant growth (PGPB, Plant Growth Promoting Bacteria). The aim of the present study was to identify multi-tolerant PGPB to mitigate the effects of abiotic stresses on the growth of durum wheat (*Triticum durum* L.). 24 bacterial strains from various ecosystems are being evaluated for their PGP traits and their ability to tolerate various stresses (drought, salinity, temperature, pH, heavy metals, pollutants, herbicides and fungicides). The most effective bacterial strains, *Providencia vermicola* ME1, *Pantoea agglomerans* Pa, *Pseudomonas knackmussi* MR6 and *Bacillus* sp. D13, are selected for water stress mitigation. These strains showed significant PGP activity under osmotic stress (0, 10, 20 and 30% PEG-6000). They are then used to inoculate wheat under water stress at two growth stages. These osmotolerant PGPBs significantly improved seed germination parameters. The pot experiment was evaluated on wheat plants subjected to three irrigation regimes: well-watered (100% field capacity (FC)), moderate stress (50% FC) and severe stress (25% FC). Results showed that bacterial inoculation mitigated the adverse effects of drought and significantly improved morphological, physiological and biochemical parameters. The favorable adaptability of these bacteria under stress is attributed to the increase in root colonization capacity observed under the microscope on wheat plant roots after staining following triphenyl tetrazolium chloride (TTC) reduction. To prove the efficacy of these PGPB as inoculants under multiple abiotic stresses (salinity, drought, cadmium and phenanthrene), strain Pa was chosen for its multi-tolerance (MT-PGPB). The strain's performance can be seen in its PGP activities under single or combined stresses. The effects of combined stresses on wheat growth resulted in a marked reduction in morphological parameters (plant size and biomass), biochemical parameters (chlorophyll content, electrolyte losses, malondialdehyde and proline levels) and increased oxidative damage. However, Pa inoculation mitigated these negative effects, improving morphological parameters and chlorophyll content, while significantly reducing electrolyte losses, MDA and proline levels, and enhancing anti-oxidant enzymatic activities. The results underline the potential of MT-PGPB for crop resilience under stressful conditions, and offer promising prospects for field applications in sustainable agriculture.

Keywords : multi-abiotic stress, MT-PGPB, *Triticum durum* L., inoculation.

المخلص

تُشكل الإجهادات اللاأحيائية، سواء كانت فردية أو مجتمعة، تحديًا كبيرًا لإنتاجية المحاصيل من خلال إعاقة نمو النباتات وتقليل الغلات الزراعية بشكل كبير. تشهد التقنيات الميكروبية في الزراعة توسعًا سريعًا، مع التركيز على تحديد سلالات بكتيرية جديدة وفعالة لتعزيز نمو النباتات (PGPB)، البكتيريا المحفزة لنمو النباتات. تهدف هذه الدراسة إلى تحديد البكتيريا المحفزة لنمو النباتات متعددة التحمل (MT-PGPB) القادرة على التخفيف من تأثيرات الإجهادات اللاأحيائية على نمو القمح الصلب (*Triticum durum L.*). تم تقييم أربع وعشرين سلالة بكتيرية من بيئات مختلفة لخصائصها المحفزة لنمو النباتات وتحملها للإجهادات المختلفة (الجفاف، الملوحة، درجة الحرارة، درجة الحموضة، المعادن الثقيلة، الملوثات، مبيدات الأعشاب، ومبيدات الفطريات). تم اختيار السلالات الأكثر فعالية، وهي *Providencia Bacillus sp.*، *Pseudomonas knackmussii MR6*، *Pantoea agglomerans Pa*، *ME1 vermicola D13*، لقدرتها على التخفيف من الإجهاد المائي. أظهرت هذه السلالات أنشطة محفزة لنمو النباتات بشكل كبير تحت الإجهاد التناضحي (0، 10، 20، و30 % PEG-6000). تم استخدامها لاحقًا لتلقيح القمح تحت الإجهاد المائي في مرحلتين من نمو القمح. وقد حسنت هذه البكتيريا المحفزة لنمو النباتات والمتحملة للتناضح بشكل كبير من معايير إنبات البذور. تم إجراء تجربة في الأواني على نباتات القمح التي تعرضت لثلاثة أنظمة ري: ري جيد (100% من سعة الحقل)، إجهاد معتدل (50% من سعة الحقل)، وإجهاد شديد (25% من سعة الحقل). أشارت النتائج إلى أن تلقيح البكتيري خفف من التأثيرات السلبية للجفاف وحسن بشكل كبير المعايير المورفولوجية والفيزيولوجية والكيميائية الحيوية. تُعزى القدرة التكميلية لهذه البكتيريا تحت الإجهاد إلى زيادة القدرة على استعمار الجذور، التي لوحظت مجهرًا على جذور القمح بعد التلوين بكلوريد ثلاثي فينيل تترازوليوم (TTC). لإثبات فعالية هذه البكتيريا المحفزة لنمو النباتات كمُلقحات تحت ضغوط لأحيائية متعددة (الملوحة، الجفاف، الكادميوم، والفينانثرين)، تم اختيار السلالة *Pa* لتحملها المتعدد (MT-PGPB). تجلت كفاءة السلالة في أنشطتها المحفزة لنمو النباتات تحت الإجهاد الفردي أو المجمع. أدت الإجهادات المجتمعة إلى تقليل ملحوظ في المعايير المورفولوجية (ارتفاع النبات والكتلة الحيوية) والمؤشرات الكيميائية الحيوية (محتوى الكلوروفيل، تسرب الإلكترونات، مستويات المالنونديالديهيد (MDA)، ومحتوى البرولين) وزيادة الضرر التأكسدي. ومع ذلك، خففت التلقيحات بالسلالة *Pa* هذه التأثيرات السلبية من خلال تحسين المعايير المورفولوجية ومحتوى الكلوروفيل، وتقليل تسرب الإلكترونات ومستويات MDA والبرولين بشكل كبير، وتعزيز الأنشطة الإنزيمية المضادة للأكسدة. تسلط النتائج الضوء على إمكانات البكتيريا المحفزة لنمو النباتات متعددة التحمل في تعزيز مقاومة المحاصيل للظروف المجهد، مما يوفر آفاقًا واعدة للتطبيقات الميدانية لدعم الزراعة المستدامة.

الكلمات المفتاحية: الإجهادات اللاأحيائية المتعددة، البكتيريا المحفزة لنمو النباتات متعددة التحمل، التلقيح، القمح

Triticum durum L.

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Les ROS produites par les plantes soumises à un stress environnemental provoquent des dommages moléculaires et cellulaires pouvant conduire à la mort cellulaire programmée.....	14
Fig. 2. Effets de la sécheresse et de la salinité sur la croissance des plantes et les mécanismes d'adaptation des plantes.....	16
Fig. 3. Schéma des voies de signalisation en réponse au stress abiotique perçu par une cellule végétale.....	19
Fig. 4. Origine des antioxydants enzymatiques et non enzymatiques dans une cellule végétale et leurs cibles ROS.	21
Fig. 5. Représentation schématique des effets phytotoxiques des métaux lourds sur les plantes et les différentes réponses de défense pour tolérer la toxicité métallique.....	22
Fig. 6. Effets des polluants organiques sur les plantes : absorption, impact physiologique et répercussions sur la croissance et la productivité.....	23
Fig. 7. Représentation des mécanismes de tolérance au stress abiotique, médiée par les PGPB.	28
Fig. 8. Activités PGP des isolats bactériens.....	68
Fig. 9. Activités PGP des isolats bactériens ; formation de biofilm, production de l'ammoniaque, de HCN et fixation d'azote.	69
Fig. 10. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes concentrations de PEG.	70
Fig. 11. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes concentrations de NaCl.....	71
Fig. 12. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes valeurs de pH.....	72
Fig. 13. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes températures..	72
Fig. 14. Tolérance des isolats bactériens.....	74
Fig. 15. Tolérance des isolats à la combinaison des différents stress (pH 4 et 9, température 50°C, NaCl 1000 mM, et PEG 30%)..	75
Fig. 16. Effet de différentes concentrations de PEG (0, 10, 20 et 30%) sur les activités PGP des souches bactériennes (ME1, Pa, MR6 et D13).....	76
Fig. 17. Effet du stress osmotique sur la germination et la croissance des plantules de blé en présence de différentes concentrations de PEG (0, 10 et 20 %).....	77
Fig. 18. Effet des bactéries (ME1, Pa, MR6 et D13) sur la germination des plantules de blé sous stress hydrique (0, 10 et 20% de PEG).....	78

Fig. 19. Effet des bactéries (ME1, Pa, MR6, D13) sur (A) l'indice de taux de germination GRI (%), (B) le pourcentage final de germination PFG (%), (C) l'indice de vigueur de la longueur des plantules IVLP et (D) l'indice de vigueur du poids des plantules IVPP de blé sous stress hydrique (0, 10 et 20 % du PEG).....	79
Fig. 20. Evaluation <i>in planta</i> des bactéries (ME1, Pa, MR6 et D13) sur la croissance des plants de blé et leurs systèmes racinaires sous stress hydrique.	81
Fig. 21. Effet de l'inoculation bactérienne sur (A, B) la longueur des tiges et des racines (cm), (C, D) le poids frais des feuilles et des racines (g) et (E, F) le poids sec des feuilles et des racines des plants de blé soumis au stress hydrique.	82
Fig. 22. Effet des bactéries sur (A) la chlorophylle a ($\mu\text{g/g}$ PF), (B) la chlorophylle b ($\mu\text{g/g}$ PF), (C) la chlorophylle a+b ($\mu\text{g/g}$ PF) et (D) les caroténoïdes ($\mu\text{g/g}$ PF) des plants de blé sous stress hydrique.....	83
Fig. 23. Effet de l'inoculation bactérienne sur (A, B) la teneur en proline ($\mu\text{g/g}$ PF), (C, D) la teneur en sucres solubles totaux (mg/g PF) des feuilles et des racines, (E) la teneur en (MDA) ($\mu\text{M/g}$ PF) et (F) la teneur en protéines (mg/g PF) des feuilles des plants de blé soumis au stress hydrique.....	84
Fig. 24. Effet des bactéries sur (A) la teneur de la guaiacol peroxydase (GPX) (U/mn/mg de protéines), (B) la catalase (CAT) (U/mn/mg de protéines) (C) et le superoxyde dismutase (SOD) (U/mg de protéines) des plants de blé sous stress hydrique.....	86
Fig. 25. Survie des bactéries ME1, Pa, MR6 et D13 (Log N (UFC/g)), dans (A) la rhizosphère et (B) les racines des plants de blé cultivés sous stress hydrique.....	87
Fig. 26. Examen microscopique des racines des plants de blé colonisées par les souches bactériennes (ME1, Pa, MR6 et D13) sous stress osmotique (0 et 10% PEG) par rapport aux racines non inoculées.	88
Fig. 27. Effets des stress uniques et combinés sur les activités de promotion de la croissance de Pa, (A) Solubilisation du phosphate ($\mu\text{g/ml}$), (B) Production d'AIA ($\mu\text{g/ml}$) et (C) Production de sidérophores (%).	96
Fig. 28. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A, B) la longueur des tiges et des racines (cm), (C, D) le poids frais des tiges et des racines (g) et (E, F) le poids sec des tiges et des racines des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés.....	98
Fig. 29. Évaluation de l'inoculation avec Pa sur les plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés	99

Fig. 30. Effet de l'inoculation avec Pa sur les teneurs en (A) Chlorophylle a ($\mu\text{g/ g PF}$), (B) Chlorophylle b ($\mu\text{g/ g PF}$), (C) Chlorophylle a+b ($\mu\text{g/ g PF}$) et (D) Caroténoïdes ($\mu\text{g/ g PF}$) de plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés.....	100
Fig. 31. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A) la teneur en malondialdéhyde (MDA) ($\mu\text{M/ g PF}$), (B) la fuite d'électrolytes (%) et (C) la teneur en proline ($\mu\text{g/ g PF}$) des feuilles des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés.....	102
Fig. 32. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A) la teneur en malondialdéhyde (MDA) ($\mu\text{M/ g PF}$), (B) la fuite d'électrolytes (%) et (C) la teneur en proline ($\mu\text{g/ g PF}$) des feuilles des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés.....	104
Fig. 33. Analyse en composantes principales présentant la relation entre les traitements des stress abiotiques uniques et combinés et les paramètres de croissance du blé après inoculation par la souche Pa.....	105

LISTE DES TABLEAUX

Tab. 1. Facteurs environnementaux et leurs impacts biologiques sur les plantes.	7
Tab. 2. Espèces bactériennes et leurs stratégies pour surmonter divers types de stress abiotiques et biotiques.	29
Tab. 3. Isolats bactériens, noms de souches et sites d'échantillonnage.....	53
Tab. 4. Traitement expérimental utilisé dans cette expérience.....	64

LISTE DES ABREVIATIONS

- **ADC2** : Arginine Decarboxylase 2
- **ANAC055** : NAC Domain-Containing Protein 55
- **AP2-EREBP** : APETALA2/Ethylene Responsive Element Binding Protein
- **CAT3** : Catalase 3
- **COX1** : Cytochrome c oxidase subunit 1
- **DHAR** : Dehydroascorbate Reductase
- **DHAR** : Déhydroascorbate réductase
- **DHN** : Dehydrin
- **DREB-1E** : Dehydration Responsive Element Binding protein 1E
- **dS** : DéciSiemens
- **EDTA** : Acide éthylène-diamine-tétraacétique
- **ERF-1B** : Ethylene Response Factor 1B
- **EXP1, EXP2, EXP3** : Expansin genes
- **FAO** : Food and Agriculture Organization
- **GST** : Glutathione S-Transferase
- **GTR1** Glucosinolate Transporter 1
- **HKT1** : High-affinity Potassium Transporter 1
- **IST** : Tolérance systémique induite
- **mS** : MilliSiemens
- **MSD1** : Manganese Superoxide Dismutase 1
- **MYC2** : MYC-Related Transcription Factor 2
- **NAM** : NAC (No Apical Meristem) domain-containing protein
- **NRAMP6** : Natural Resistance-Associated Macrophage Protein 6
- **NSCCs** : Canaux cationiques non sélectifs
- **NSF** : National Science Foundation
- **OGM** : organismes génétiquement modifiés
- **PCR** : Polymerase Chain Reaction
- **PRX** : Peroxyrédoxine
- **RAS/RT** : Rapport de la surface racinaire sur la taille des racines
- **RD20** : Responsive to Dehydration 20
- **RD22** : Responsive to Dehydration 22

- **RD29B** : Responsive to Dehydration 29B
- **ROS** : Reactive oxygen species
- **TRX** : Thioredoxine
- **TSO** : Tryptophane side-chain oxidase
- **USDA** : United States Department of Agriculture
- **VOCs** : Volatile Organic Compounds
- **VSP1** : Vegetative Storage Protein 1
- **VSP2** : Vegetative Storage Protein 2

TABLE DES MATIERES

Résumé	I
Abstract	II
المخلص	III
LISTE DES FIGURES	IV
LISTE DES TABLEAUX	VII
LISTE DES ABREVIATIONS	VIII
TABLE DES MATIERES	X
INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART	5
1. Stress abiotiques	6
1.1. Salinité.....	6
1.2. Sècheresse	8
1.3. Métaux lourds et polluants organiques.....	8
2. Impacts des stress abiotiques sur la croissance et la physiologie des plantes	9
2.1. Effets sur la germination et la croissance des plantes	9
2.2. Déséquilibre ionique et carences nutritionnelles.....	11
2.3. Photosynthèse et pigments chlorophylliens	12
2.4. Stress oxydatif	13
3. Mécanismes d'adaptation des plantes aux stress abiotiques	15
3.1. Adaptation des plantes à la salinité et à la sécheresse	15
3.1.1. Adaptation morphologique des plantes	16
3.1.2. Ajustement osmotique.....	17
3.1.3. Homéostasie ionique et compartimentation	18
3.1.4. Régulation hormonale et expression des gènes de résistance	18
3.1.5. Mécanismes antioxydants des plantes.....	19
3.2. Mécanismes de tolérance et d'adaptation des plantes face aux métaux lourds et aux polluants organiques.....	21
3.3. Effets des stress multiples sur la croissance végétale.....	23
4. Stratégies d'amélioration des cultures contre le stress abiotique.....	25
5. Les bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB)	27
5.1. Amélioration du stress abiotique médiée par les PGPB.....	29
5.2.1. Régulation hormonale et production de phytohormones	31
5.2.2. Réduction de la production d'éthylène de stress par l'ACC désaminase	35

5. 2. 3. Amélioration de l'absorption des nutriments.....	37
5. 2. 4. Exopolysaccharides (EPS)	41
5. 2. 5. Ajustement osmotique et synthèse de solutés compatibles	43
5.2.6. Modification du mécanisme de défense antioxydant	45
5.2.7. Production des composés organiques volatils (VOCs)	47
5.2.8. Induction des gènes de résistance au stress abiotique	48
5. 3. Nouvelle génération de PGPB.....	49
CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES	51
Partie 1. Les PGPB atténuent les effets néfastes du stress hydrique sur la croissance du blé.....	52
1.1. Matériel biologique	52
1.2. Mesure des activités PGP et de la tolérance au stress abiotique	53
1.2.1. Solubilisation du phosphate	53
1.2.3. Production d'AIA.....	53
1.2.4. Croissance sur milieu sans azote	54
1.2.5. Production d'ammoniac	54
1.2.6. Production de cyanure d'hydrogène (HCN)	54
1.2.7. Production d'ACC désaminase	54
1.2.8. Production de biofilms	54
1.2.9. Sélection de souches bactériennes pour leur capacité de tolérance au stress abiotique ..	55
1.2.10. Résistance aux métaux lourds	55
1.2.11. Tolérance aux stress herbicides et fongicides	55
1.2.12. Dépistage de la dégradation de phénanthrène et bisphénol.....	55
1.3. Activité PGP des souches sélectionnées sous stress osmotique.....	55
1. 4. Effet des souches bactériennes sur la croissance du blé sous stress hydrique	56
1. 4.1 Matériel végétal.....	56
1. 4.2. Test de germination <i>in vitro</i>	56
1. 4.3. Expériences en pots	57
1.4.3.1. Analyse des paramètres morphologiques de la croissance du blé.....	57
1.4.3.2. Mesure de la chlorophylle	58
1.4.3.3. Mesure de la peroxydation lipidique	58
1.4.3.4. Mesure de la teneur en proline	58
1.4.3.5. Dosage des sucres totaux solubles	58
1.4.3.6. Mesure de la teneur en protéines	59
1.4.3.7. Dosages des enzymes antioxydantes	59

1.4.4. Capacité de survie des bactéries <i>in vivo</i>	60
1.4.5. Capacité de colonisation des racines	60
1.5. Analyse statistique.....	60
Partie 2 : Amélioration de la croissance du blé dur par <i>Pantoea agglomerans</i> Pa sous stress multiple salin, hydrique, métal lourd et polluant appliqués uniques ou combinés	62
2.1. Matériel biologique	62
2. 2. Activités PGP de la souche Pa sous différents stress abiotiques et leur combinaison	63
2. 3. Effet de l'inoculation bactérienne sur la croissance du blé dur sous stress multiple	63
2.3.1. Expériences en pots	63
2.3.2. Analyse morphologique des paramètres de croissance	65
2.3.3. Détermination de la teneur en chlorophylle, MDA et proline.....	65
2.3.4. Fuite d'électrolytes.....	65
2.3.5. Détermination des activités enzymatiques antioxydantes	65
2.4. Analyse statistique.....	65
CHAPITRE 3 : RESULTATS ET DISCUSSION.....	67
Partie 1. Les PGPB atténuent les effets néfastes du stress hydrique sur la croissance du blé.....	68
1.1. Criblage <i>in vitro</i> des bactéries pour leurs activités PGP et leur tolérance aux stress abiotiques.	68
1.1.1. Dépistage <i>in vitro</i> des activités PGP	68
1.1.2. Sélection de souches bactériennes pour leur capacité de tolérance au stress abiotique .	69
1.1.3. Capacité de tolérance aux métaux lourds	73
1.1.4. Capacité de dégradation de phénanthrène et bisphénol.....	73
1.1.5. Capacité de tolérance aux herbicides et aux fongicides	73
1.2. Activités PGP des bactéries sélectionnées sous stress osmotique.....	74
1.3. Effets des souches bactériennes sur la croissance du blé sous stress hydrique.....	77
1.3.1. Test de germination	77
1.3.2. Expériences en pots	80
1.3.2.1. Paramètres morphologiques	80
1.3.2.2 Teneur en chlorophylle.....	82
1.3.2.3. Teneur en proline.....	83
1.3.2.4 Teneur en sucres totaux.....	83
1.3.2.5. Peroxydation lipidique.....	84
2.3.2.6. Teneur en protéines	85
1.3.2.7. Effets sur les activités des enzymes antioxydantes	85

1.3.3. Effet du stress hydrique sur la survie et la colonisation des bactéries rhizosphérique et endophyte	86
1.4. Discussion	88
Partie 2 : Amélioration de la croissance du blé dur par <i>Pantoea agglomerans</i> Pa sous stress multiple salin, hydrique, métal lourd et polluant appliqués uniques ou combinés	95
2.1. Evaluation des activités PGP sous stress abiotiques uniques et combinés	95
2.2. Effet de l'inoculation de Pa sur la croissance du blé dans des conditions de stress uniques et combinées	97
2.2.1. Mesure des paramètres morphologiques	97
2.2.2. Détermination de la teneur en chlorophylle	100
2.2.3. Contenu en MDA	101
2.2.4. Fuite d'électrolytes.....	101
2.2.5. Teneur en proline	101
2.2.6. Activités des enzymes antioxydantes	103
2.2.7. Analyse en composantes principales	104
2.3. Discussion	106
CONCLUSION.....	114
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	118
ANNEXES.....	141

INTRODUCTION

INTRODUCTION

L'agriculture est un secteur économique d'une importance vitale. Promouvoir son développement est l'un des moyens les plus efficaces pour éradiquer l'extrême pauvreté, favoriser une prospérité partagée et répondre aux besoins d'une population mondiale en pleine expansion. En outre, l'agriculture joue un rôle essentiel dans la croissance économique de certains pays en développement, influençant considérablement les revenus de nombreuses personnes dans le monde.

La demande alimentaire est en constante augmentation en raison du taux alarmant de croissance de la population mondiale. Selon les prévisions de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), la population mondiale devrait atteindre 8,6 milliards d'habitants en 2030, 9,8 milliards en 2050 et 11,2 milliards en 2100 (Goswami et *al.*, 2020 ; Chandra et *al.*, 2021). Pour répondre à cette demande croissante, la production agricole doit augmenter de 60 à 70 % d'ici 2050 (Kapoor et *al.*, 2020 ; Koza et *al.*, 2022). Cependant, cet objectif ambitieux se heurte à un obstacle de taille ; le changement climatique.

Alors que le changement climatique s'intensifie, l'augmentation significative de la température mondiale a eu des effets néfastes non seulement sur la production agricole, mais aussi sur les surfaces cultivables dans le monde entier (Mohanty et *al.*, 2021 ; Shah et *al.*, 2021). Au cours des décennies de révolution industrielle, l'humanité a continuellement déséquilibré son environnement, avec l'utilisation massive d'intrants chimiques, afin de stimuler la production agricole (Delitte et *al.*, 2021). Les activités anthropiques intensives combinées au changement climatique ont entraîné une réduction systématique de la fertilité des sols et de la production de biomasse végétale (Olenska et *al.*, 2020). À cet égard, les plantes poussant dans des conditions de plein champ sont confrontées à une pléthore de défis environnementaux, entre autres la sécheresse, la salinité, la température élevée et la carence en nutriments, qui semblent généralement augmenter conjointement la gravité du stress (Srivastava et *al.*, 2021). Outre ces stress, la suraccumulation de métaux toxiques dans l'environnement du sol en raison de l'industrialisation rapide et de l'expansion démographique représente une autre menace importante limitant la productivité des cultures (Singh et *al.*, 2018). La majorité des plantes cultivées ne sont pas capables de pousser correctement dans des conditions environnementales difficiles, car elles n'ont pas développé la capacité nécessaire pour faire face à ces pressions environnementales extrêmes (Shah et *al.*, 2021). En fait, les stress environnementaux sont responsables des pertes de rendement les plus élevées (~50 %), selon la National Climate Assessment (NCA) de l'USDA.

INTRODUCTION

Le blé occupe une place prééminente parmi les céréales essentielles à l'alimentation humaine. Le blé est sans doute l'une des céréales les plus importantes sur le plan économique à l'échelle mondiale. Sa culture à grande échelle est en fait une source vitale de revenus pour de nombreuses populations et contribue de manière significative à la sécurité alimentaire. En plus de son importance économique, le blé apporte une valeur nutritionnelle essentielle à l'alimentation humaine (Al-Shawman et *al.*, 2022). Il couvre 15 % des terres cultivées mondiales soit environ 200 millions d'hectares, le plaçant en tête des cultures en termes de superficie. Cette plante polyvalente s'adapte à une grande variété de conditions climatiques, lui permettant de pousser dans des environnements humides, subhumides, semi-arides et arides. Le climat, avec toutes ses variables, est identifié comme le principal facteur influençant la productivité du blé (Kapoor et *al.*, 2020 ; Lalarukh et *al.*, 2022).

Les conditions de terrain sont souvent bien plus complexes que ce que l'on pourrait imaginer, et les stress abiotiques, tels que la sécheresse, la salinité ou les variations de température, tendent à agir de manière combinée plutôt qu'individuelle. Des études récentes montrent que cette combinaison de plusieurs stress environnementaux a un impact bien plus néfaste sur la croissance des plantes et la santé des sols que l'effet d'un stress isolé (Ma et *al.*, 2016 ; Khalil pour et *al.*, 2021 ; Silambarasan et *al.*, 2022). Ces impacts se traduisent par une réduction globale de la croissance et de la productivité des plantes. Il est donc nécessaire de concentrer les efforts sur la recherche de solutions qui atténueront les effets du changement climatique sur la sécurité alimentaire et l'agriculture, en privilégiant des techniques économiques. Sur la base des scénarios actuels du changement climatique, l'application de stratégies respectueuses de l'environnement, pour améliorer l'efficacité de l'utilisation des ressources tout en réduisant les intrants agrochimiques non durables, représente un défi majeur pour la production et la sécurité alimentaires mondiales. Par conséquent, des technologies et des méthodes novatrices sont indispensables.

L'utilisation des technologies microbiennes en agriculture se propage très rapidement en identifiant de nouvelles souches bactériennes efficaces pour améliorer la croissance des plantes (PGPB, Plant Growth Promoting Bacteria). Les PGPB représentent une stratégie clé pour une agriculture durable, améliorant les rendements tout en réduisant l'impact des pratiques agricoles sur l'environnement. Leur intégration dans les systèmes agricoles permet de répondre aux enjeux liés au changement climatique et à la sécurité alimentaire mondiale face aux stress abiotiques (Cherif-Silini et *al.*, 2019 ; Ali et *al.*, 2021 ; Bouremani et *al.*, 2023).

INTRODUCTION

Les PGPB constituent une alternative prometteuse aux engrais chimiques et pesticides. Ces bactéries jouent un rôle essentiel dans le développement des plantes, en améliorant leur compétitivité et leur réponse face aux stress externes. Par exemple, l'inoculation avec des PGPB peut atténuer le stress des plantes soumises à des contraintes, favorisant ainsi une meilleure fertilité des sols. De nombreuses études ont démontré que les PGPB améliorent la croissance des plantes et leur tolérance à divers stress abiotiques. Elles se sont révélées efficaces contre la sécheresse (Ansari et *al.*, 2023 ; Singh et *al.*, 2023), la salinité (Cherif-Silini et *al.*, 2019 ; Kerbab et *al.*, 2021 ; Ozfidan-Konakci et *al.*, 2023), ainsi que face aux métaux lourds et aux polluants (Asif et *al.*, 2023 ; Ma et *al.*, 2023).

Dans ce contexte, la recherche des PGPB multitolérantes constitue une avancée significative dans la recherche agricole pour le développement de bioinoculant capable de répondre de manière synergique à de multiples stress.

Il s'agit dans une première partie de cette étude de vérifier les performances de plusieurs isolats bactériens, provenant de différentes collections et de plusieurs sites, quant à leurs propriétés de promotion de la croissance des plantes et leur tolérance à divers stress abiotiques.

Les bactéries sélectionnées sont testées pour leur capacité à maintenir leurs activités de promotion de la croissance sous stress osmotique. Par conséquent, elles sont testées pour l'amélioration de la germination et la de croissance du blé dur (*Triticum durum* L.) dans des conditions de stress hydrique.

Outre le rôle de ces bactéries dans l'amélioration de la croissance du blé sous stress hydrique, nous préconisons dans une deuxième partie d'utiliser la souche Pa de *Pantoea agglomerans* comme candidat prometteur en raison de ses propriétés multi traits, pour la promotion de la croissance et l'induction de la tolérance du blé face à des stress uniques et combinés telles que la salinité, la sécheresse, les métaux lourds et les polluants organiques.

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

Les plantes, étant sessiles, sont donc particulièrement exposées aux fluctuations de l'environnement et aux attaques extérieures. Les conditions environnementales sont très rarement optimales, ce qui entraîne la notion de contrainte ou stress qui impacte la croissance et le développement des plantes. Les contraintes environnementales englobent les stress biotiques, provoqués par un organisme vivant, et abiotiques, causés par des facteurs environnementaux.

1. Stress abiotiques

Les stress abiotiques se réfèrent aux effets négatifs des éléments non vivants sur les organismes vivants dans leur environnement. Ces facteurs peuvent altérer la performance globale d'une population ou la physiologie individuelle des organismes, entraînant des dommages chez les plantes, les animaux et les microorganismes (Islam et Sandhi, 2022 ; Tellah et *al.*, 2022 ; FAO, 2021 ; Etsami et *al.*, 2018). Il existe une diversité de stress abiotiques, généralement classés comme étant d'origine atmosphérique ou édaphique. Les stress atmosphériques incluent les variations extrêmes de température (chaleur et froid), ainsi que les fluctuations de l'humidité due à des précipitations excessives, engendrant des conditions de sécheresse ou d'inondation (FAO, 2021 ; Tellah et *al.*, 2022 ; Islam et Sandhi, 2022). Quant aux stress édaphiques, ils sont associés aux caractéristiques du sol, telles que sa faible fertilité, sa salinité, son acidité, ainsi que la présence de niveaux toxiques de métaux lourds ou de polluants organiques (FAO, 2021 ; Tellah et *al.*, 2022). Les stress abiotiques causés par une grande variété de facteurs environnementaux indépendants comprennent les éléments cités dans le Tab. 1.

1.1. Salinité

La salinité des sols représente un défi mondial majeur, affectant environ 20 % des terres cultivées et 33 % des terres irriguées, soit environ 62 millions d'hectares. Les régions touchées augmentent de 10 % par an, avec une prévision d'augmentation de 50 % d'ici 2050 (Bhat et *al.*, 2020 ; FAO, 2021). En Méditerranée, l'Algérie subit particulièrement ce phénomène, conduisant à la désertification et à une baisse significative de la productivité agricole (Bekkay et *al.*, 2023).

La salinisation est causée par l'accumulation de sels solubles, notamment le sodium, qui a un impact majeur sur la fertilité des sols. Un sol est considéré comme salin lorsque sa conductivité électrique dépasse 4 dS/m (Giannelli et *al.*, 2023). Les causes de la salinité sont

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

regroupées en deux catégories ; la salinisation naturelle ou primaire survenant dans les zones sèches et semi-arides en raison de facteurs tels que la nature des matériaux parentaux, les eaux souterraines salées et les dépôts de sel (Desoky et *al.*, 2020 ; Giannelli et *al.*, 2023). La salinisation anthropique ou secondaire résulte d'activités humaines comme l'irrigation mal gérée, l'application excessive d'engrais et le drainage insuffisant. L'irrigation est le principal contributeur, surtout lorsqu'elle utilise de l'eau salée ou ne permet pas un bon lessivage des sels (Gul et *al.*, 2022). Dans les environnements arides et semi-arides, la diminution de la couverture végétale augmente également le risque de salinisation. Le réchauffement climatique exacerbe la salinité par l'augmentation des conditions arides et l'intrusion d'eau salée dans les zones cultivées (Desoky et *al.*, 2020).

Tab. 1. Facteurs environnementaux et leurs impacts biologiques sur les plantes.

Facteur	Effets primaires	Effets secondaires
Sècheresse	Réduction du potentiel hydrique, déshydratation cellulaire,	Réduction de l'expansion des cellules, fermeture stomatique, inhibition de la photosynthèse, abscission foliaire, déstabilisation des membranes et protéines, production de ROS, cytotoxicité ionique, mort cellulaire
Salinité	Réduction du potentiel hydrique, déshydratation cellulaire, cytotoxicité ionique	Identique au déficit hydrique
Lumière	Photoinhibition, production de ROS	Inhibition de la réparation de PSII, Réduction de la fixation du CO ₂
Chaleur	Déstabilisation des membranes et des protéines	Inhibition de la photosynthèse et de la respiration, production de ROS, mort cellulaire
Froid	Déstabilisation des membranes	Dysfonctionnement des membranes
Inondation	Hypoxie, anoxie	Réduction de la respiration, métabolisme fermentatif, production de toxines par les microbes anaérobies, production de ROS, fermeture stomatique
Gel	Réduction du potentiel hydrique, Hydratation cellulaire, formation de cristaux de glace symplasmiques	Effets identiques au déficit hydrique, destruction physique
Métaux et polluants	Liaison perturbée des cofacteurs aux protéines et à l'ADN, production de ROS	Perturbation du métabolisme, mimetisme d'autres métaux essentiels

Carences en Nutriments	Croissance réduite, absorption indisponible	Interruption de la production d'énergie
-------------------------------	---	---

1.2. Sècheresse

La sécheresse est une pénurie d'eau prolongée qui entrave la croissance et la productivité des cultures. Elle se décline en quatre types : météorologique (manque de précipitations), hydrologique (insuffisance d'eau de surface et souterraine), socio-économique (impossibilité de répondre à la demande en eau) et agricole (baisse de l'humidité du sol entraînant des défaillances de cultures) (Ngumbi et Kloepper, 2018 ; Sati et *al.*, 2023). Les activités humaines et le réchauffement climatique exacerbent cette situation, modifiant les schémas de précipitations et augmentant l'évaporation, ce qui menace la productivité agricole (Islam et Sandhi, 2022).

Les projections futures prévoient une intensification des sécheresses, affectant plus de la moitié des zones cultivables d'ici 2040 (Islam et Sandhi, 2023 ; Gu et *al.*, 2024), avec un impact direct sur la sécurité alimentaire mondiale. Selon la National Science Foundation (NSF), la production agricole pourrait diminuer de 400 à 800 kg/ha au cours des 30 prochaines années, entraînant une baisse de 9 à 10 % de la production mondiale de céréales (Camaille et *al.*, 2021).

1.3. Métaux lourds et polluants organiques

La pollution environnementale, un défi majeur des dernières décennies, résulte principalement des activités humaines qui ont conduit à la dispersion de divers contaminants dans le sol, l'eau et l'air, affectant directement la santé des écosystèmes. On distingue deux grandes catégories de polluants : les métaux lourds et les polluants organiques.

Les métaux lourds tels que le plomb (Pb), le cadmium (Cd) et le mercure (Hg) s'accumulent dans le sol et sont absorbés par les plantes, nuisant à leur croissance et à leur santé (Gupta et *al.*, 2023). Ces métaux proviennent à la fois de sources naturelles (incendies de forêt, érosion, éruptions volcaniques) et humaines (exploitation minière, pesticides, activités industrielles). L'augmentation rapide de la pollution par les métaux lourds, en particulier dans le secteur agricole, entraîne des problèmes d'accumulation dans le sol et d'absorption par les cultures, compromettant la qualité des sols et la sécurité alimentaire. La contamination par ces métaux constitue une menace sérieuse pour la biodiversité et l'équilibre écologique (Chandwani et Amaresan, 2022 ; Gupta et *al.*, 2023 ; Rachid et *al.*, 2023 ; Asif et *al.*, 2023).

Les contaminants organiques incluent des substances comme les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), les biphényles polychlorés et divers pesticides. Ces polluants ont un impact négatif sur le développement des plantes et sont souvent persistants

dans l'environnement (Kaur et Gosal, 2021 ; Chandwani et *al.*, 2022). Ils proviennent également de sources naturelles et humaines, augmentant la pollution des sols (Kaur et Gosal, 2021 ; Ahammed et Xin, 2022). Les plantes absorbent les polluants organiques principalement par leurs racines depuis le sol et par leurs feuilles depuis l'air. Les substances telles que les pesticides, les fongicides et les herbicides pénètrent dans les feuilles soit via les stomates, qui jouent un rôle clé dans la photosynthèse et la respiration, soit à travers la cuticule cireuse de l'épiderme (Zeb et *al.*, 2022 ;). Des polluants moins volatils, comme les HAP, sont surtout absorbés par les racines (Wei et *al.*, 2014 ; Zhang et *al.*, 2017 ; Zeb et *al.*, 2022). La translocation des polluants organiques dans la plante se fait principalement par deux mécanismes : le courant de transpiration, qui transporte l'eau et les solutés des racines vers les parties aériennes *via* le xylème, et le flux des assimilât, qui distribue les nutriments des feuilles vers le reste de la plante par le phloème (Kvesitadze et *al.*, 2015). Ce processus dépend de divers facteurs, tels que la polarité, la taille, la charge électrique et la solubilité des molécules. Les polluants organiques de grande taille, en raison de leur faible perméabilité, sont moins susceptibles d'être transportés efficacement par le phloème (Zhang et *al.*, 2017 ; Tomar et *al.*, 2019).

2. Impacts des stress abiotiques sur la croissance et la physiologie des plantes

2.1. Effets sur la germination et la croissance des plantes

La salinité et la sécheresse ont des effets néfastes significatifs sur les processus physiologiques et biochimiques des plantes, tout au long de leur cycle de vie, y compris la germination, la croissance végétative et la reproduction.

La sécheresse est un stress multidimensionnel, ayant une incidence sur la croissance des plantes en altérant leur potentiel hydrique et leur turgescence cellulaire (Bouremani et *al.*, 2023 ; Ranjan et *al.*, 2023). Un niveau d'humidité adéquat est vital pour le métabolisme et le développement embryonnaire des graines. Le stress hydrique compromet l'absorption d'eau, entraînant un ralentissement de la germination (Kapoor et *al.*, 2020). La salinité a un impact négatif en raison de deux mécanismes principaux : le stress osmotique et la toxicité ionique. Le stress osmotique survient lorsque la concentration élevée de sels dans le sol limite l'absorption d'eau par les racines des plantes. Cette difficulté à acquérir l'eau entraîne une diminution de la croissance et du développement, en particulier pendant les premiers stades de la plante (Tanveer et Yousaf, 2020 ; Kerbab et *al.*, 2021 ; Etesami et *al.*, 2023). La toxicité ionique causée par

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

l'accumulation excessive d'ions tels que le sodium (Na) et le chlorure (Cl), limite l'absorption d'eau et provoque une toxicité ionique qui nuit à l'homéostasie ionique, entraîne des dommages aux membranes cellulaires (Tanveer et Yousaf, 2020 ; Hoque et *al.*, 2023). Cette toxicité perturbe le métabolisme et réduit l'activité des enzymes essentielles comme l' α -amylase affectant, ainsi, le transport des sucres nécessaires à la croissance (Kerbab et *al.*, 2021; EL Sabagh et *al.*, 2021).

Les stress salin et hydrique entraînent, également, des déséquilibres hormonaux, notamment une augmentation de l'ABA et une diminution de l'acide gibbéréllique (AG). Cela prolonge la dormance des graines et compromet la germination (Ali et *al.*, 2023).

Ces stress ont des effets significatifs sur la croissance des plantes :

- La salinité réduit la hauteur, la longueur des racines et la biomasse, entraînant une maturation précoce, une diminution de la surface foliaire et un flétrissement des feuilles (Ji et *al.*, 2020 ; EL Sabagh et *al.*, 2021). La salinité entraîne des pertes de rendement significatives qui varient en fonction de l'espèce, de la variété et du niveau de salinité. En général, il existe une corrélation négative entre la salinité et le taux de croissance, observée chez diverses cultures telles que le blé (*Triticum durum* L.) (Kerbab et *al.*, 2021), le pois chiche (*Cicer arietinum*) (Haroon et *al.*, 2023), le petit pois (*Pisum sativum* L.) (Gupta et *al.*, 2022) et le riz (*Oryza sativa* L.) (Ji et *al.*, 2020).
- La sécheresse provoque une faible densité de semis, une croissance inégale et une baisse des rendements. Les paramètres de croissance, tels que la hauteur et le poids frais, sont également affectés (Zia et *al.*, 2020 ; Ranjan et *al.*, 2023). La période de reproduction est particulièrement vulnérable, avec des risques pour la floraison et le développement des organes reproducteurs.
- De plus, une concentration élevée d'éthylène due à ces stress contribue à des problèmes comme la chlorose et la sénescence prématurée des feuilles, affectant ainsi la santé des plantes (Salehi-Lisar et Bakhshayeshan-Agdam, 2016 ; Ali et *al.*, 2023).

La toxicité des métaux lourds et des polluants organiques a des effets délétères sur la germination. Les métaux interfèrent avec l'imbibition des graines, la synthèse des protéines et la division cellulaire, compromettant ainsi leur viabilité (Rizwan et *al.*, 2016). Par ailleurs, l'accumulation des métaux réduit la longueur des racines et des pousses, affecte leur morphologie et entraîne une chlorose, un retard de croissance et une maturation altérée des graines, ce qui impacte sur le rendement et la qualité des cultures (Vasilachi et *al.*, 2023).

2.2. Déséquilibre ionique et carences nutritionnelles

La nutrition minérale des plantes est profondément affectée par la disponibilité en eau du sol. En période de stress hydrique, l'absorption des nutriments par les racines est entravée, car le processus d'osmose est altéré : l'eau ne peut plus se déplacer efficacement des zones de haute concentration (sol) vers les racines, ce qui réduit le gradient osmotique (Salehi-Lisar et Bakhshayeshan-Agdam, 2016). Cela peut entraîner une carence en nutriments essentiels comme l'azote, le phosphore, le potassium et le calcium, limitant les processus vitaux tels que la photosynthèse et la synthèse des protéines. Les symptômes de ces carences incluent une croissance retardée, des chloroses et des nécroses (Kapoor et *al.*, 2020 ; Vurukonda et *al.*, 2016). La teneur relative en eau et la stabilité des membranes cellulaires sont des indicateurs clés de la réponse des plantes au stress hydrique. La réduction de l'eau disponible dans le sol entraîne une perte de la turgescence cellulaire, ce qui se manifeste par le flétrissement des feuilles et des perturbations métaboliques essentielles (Ahmad et *al.*, 2018 ; Zia et *al.*, 2021).

Le stress salin perturbe l'équilibre ionique en augmentant la concentration de Na^+ dans les racines, entraînant un stress osmotique et réduisant le potentiel hydrique. Cette situation complique l'absorption de l'eau et des nutriments et induit une déshydratation des tissus (Atta et *al.*, 2023). L'accumulation excessive de Na^+ et Cl^- peut également causer une cytotoxicité, entraînant des brûlures foliaires, des nécroses, un ralentissement de la croissance, et parfois la mort de la plante (Saghafi et *al.*, 2019 ; Hoque et *al.*, 2023). Des niveaux élevés de Na^+ nuisent également à l'absorption d'autres cations essentiels tels que K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+} , entraînant des carences nutritionnelles par compétition ionique (Atta et *al.*, 2023 ; Srividhya et *al.*, 2020). Des études ont révélé une diminution de l'absorption de nutriments chez les plantules de blé sous stress salin, ainsi qu'une réduction de la densité et de la longueur des poils absorbants, ce qui affecte négativement l'architecture racinaire et l'absorption des nutriments (Saghafi et *al.*, 2019 ; Srividhya et *al.*, 2020 ; Hoque et *al.*, 2023).

De plus, dans des environnements contaminés par des métaux lourds comme le Cd et le Pb, ces éléments entrent en compétition avec des nutriments essentiels tels que le zinc, le calcium, le fer et le manganèse pour leur absorption. Cette compétition perturbe l'assimilation de ces nutriments, provoquant des carences nutritionnelles. Celles-ci peuvent ralentir la croissance des plantes affectant ainsi leur santé et leur productivité globale (Hafeez et *al.*, 2023 ; Vasilachi et *al.*, 2023).

2.3. Photosynthèse et pigments chlorophylliens

Les stress salin et hydrique perturbent les processus photosynthétiques des plantes de manière significative. L'impact du stress sur la photosynthèse est multifactoriel et implique à la fois des perturbations biochimiques et des altérations structurelles (Kapoor et *al.*, 2020). La réduction du taux de photosynthèse est principalement due à la diminution de la conductance stomatique, régulée par l'augmentation de l'ABA. Cela entraîne une fermeture des stomates, limitant l'entrée de CO₂ et une diminution du métabolisme photochimique et carboné, affectant directement la photosynthèse et provoquant l'accumulation de composés réduits dans la chaîne de transport d'électrons, ce qui peut engendrer un stress oxydatif dans les chloroplastes (Zia et *al.*, 2020 ; Kapoor et *al.*, 2020).

Sous stress salin, l'accumulation d'ions Na⁺ et Cl⁻ dans les chloroplastes altère la structure des membranes thylakoïdiennes, compromettant ainsi le photosystème II et la chaîne de transport des électrons (Arif et *al.*, 2020). Cela entraîne une diminution de la chlorophylle, due à l'oxydation des pigments, à la dégradation de la chlorophylle et à l'activation de la chlorophyllase, ainsi qu'à une réduction de l'absorption de nutriments essentiels comme le fer, le magnésium, le manganèse et le zinc (Kerbab et *al.*, 2021 ; Khalil et *al.*, 2021). Ces effets cumulés contribuent à une baisse de la productivité photosynthétique.

De son côté, le stress hydrique cause des dommages aux photosystèmes I et II, réduisant l'efficacité photosynthétique (Vurukonda et *al.*, 2016). Les limitations non stomatiques, telles qu'une baisse de la carboxylation et de la régénération du ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP), nuisent au cycle de Calvin et augmentent la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Salehi-Lisar et Bakhshayeshan-Agdam, 2016 ; Bouremani et *al.*, 2023 ; Gu et *al.*, 2024). Le stress hydrique augmente également l'activité des inhibiteurs de la RuBisCO, ce qui diminue encore son activité. Les perturbations dans les réactions lumineuses affectent la photophosphorylation et la réduction du NADPH, entraînant une dégradation de l'appareil photosynthétique. Les enzymes du métabolisme du carbone montrent également une réduction de leur activité sous stress hydrique (Salehi-Lisar et Bakhshayeshan-Agdam, 2016 ; Kapoor et *al.*, 2020). Les changements dans les pigments photosynthétiques, notamment la diminution des chlorophylles a et b, nuisent à la production de biomasse, bien que les caroténoïdes restent généralement plus stables mais, peuvent, également être affectés. En somme, la réponse des plantes au stress est complexe et dépend de divers facteurs, tels que l'espèce, la durée et la sévérité du stress (Gu et *al.*, 2024 ; Bouremani et *al.*, 2023).

L'inhibition de la phosphorylation photosynthétique par les métaux lourds affecte gravement les processus biochimiques de la photosynthèse. Ces métaux perturbent le transport des électrons dans la chaîne de transport, entraînant une diminution de la production d'ATP, nécessaire pour la phosphorylation de l'ADP. Les métaux affectent à la fois les photosystèmes I et II compromettant la photolyse de l'eau et la fixation du CO₂. Ils remplacent des cations essentiels, comme le calcium, ce qui nuit à la libération d'oxygène. Ils génèrent des espèces réactives de l'oxygène, causant des dommages aux protéines et aux complexes enzymatiques. En perturbant la photosynthèse, ces éléments réduisent la production de glucides, essentielle pour la croissance et le développement des plantes (Muhammad Rizwan et *al.*, 2016 ; Marzieh Safari et *al.*, 2020).

Les polluants affectent particulièrement la photosynthèse en réduisant les niveaux de chlorophylle et de caroténoïdes, ce qui compromet la capture de l'énergie lumineuse. Ils obstruent les photosystèmes et perturbent le transport d'électrons, entraînant une production excessive de ROS qui causent des dommages oxydatifs aux membranes cellulaires et aux chloroplastes.

2.4. Stress oxydatif

Ce qui est remarquable, c'est que chacune des différentes contraintes environnementales auxquelles les plantes doivent être confrontées aboutisse au même type de contrainte : le stress oxydatif, qui résulte d'un déséquilibre entre la production, ou plutôt la surproduction, de ROS et de capacités d'antioxydants cellulaires (Zia et *al.*, 2020 ; Bouremani et *al.*, 2023) (Fig. 1).

Le stress oxydatif est nuisible pour les plantes en raison de la surproduction et une accumulation de ROS dans les cellules végétales, comprenant des radicaux superoxydes (O₂⁻), du peroxyde d'hydrogène (H₂O₂), de l'oxygène singulet (¹O₂) et des radicaux hydroxyles (OH[·]). Ces ROS sont générés par divers compartiments cellulaires, y compris les chloroplastes, les mitochondries et les peroxysomes (Zia et *al.*, 2020 ; Iqbal et *al.*, 2020). Les chloroplastes constituent une source significative potentielle de génération de ROS en raison des pigments d'excitation dans les membranes thylakoïdes réagissant avec l'oxygène pour former des oxydants puissants. La génération de ROS dans les peroxysomes est principalement due à l'augmentation de la photorespiration, entraînant la génération de H₂O₂ par la glycolate oxydase (Iqbal et *al.*, 2020 ; Zia et *al.*, 2020). La fermeture des stomates en réponse au stress limite l'entrée de dioxyde de carbone, inhibant ainsi la photosynthèse. L'accumulation de ROS nuit également à la chlorophylle diminuant ainsi l'efficacité photosynthétique et la croissance des

plantes (Ranjan *et al.*, 2023). Ces ROS entraînent divers dommages cellulaires, notamment la peroxydation des lipides, l'oxydation des protéines, et des lésions à l'ADN pouvant mener à la mort cellulaire (Vurukonda *et al.*, 2016 ; Ranjan *et al.*, 2023). Les lipides, en particulier les acides gras polyinsaturés, sont fortement affectés par les radicaux libres augmentant la perméabilité membranaire et provoquant des fuites d'ions et de métabolites. La peroxydation des lipides est marquée par la formation de malondialdéhyde (MDA). Plusieurs études montrent une augmentation du contenu en MDA dans des espèces comme le blé et le riz exposées au stress. De plus, l'oxydation des protéines réduit leur activité enzymatique et peut entraîner la formation d'agrégats réticulés. Les ROS perturbent la réplication, la transcription et la réparation de l'ADN en inhibant des enzymes clés, comme le poly (ADP-ribose) polymérase-1 une enzyme essentielle à la réparation de l'ADN. Cela peut entraîner des dommages directs à l'ADN, des mutations et une instabilité génomique, augmentant ainsi les anomalies chromosomiques et compromettant la santé et la croissance des plantes (Rachid *et al.*, 2023 ; Ejaz *et al.*, 2023).

En réponse à l'accumulation de ROS, les plantes sont capables de développer des mécanismes de perception et de réponse vis-à-vis des contraintes environnementales, leur permettant de se défendre en manifestant une certaine adaptation. Cependant, si la contrainte s'intensifie et dépasse les capacités défensives de la plante, celle-ci peut mourir (Noor *et al.*, 2022 ; Rachid *et al.*, 2023).

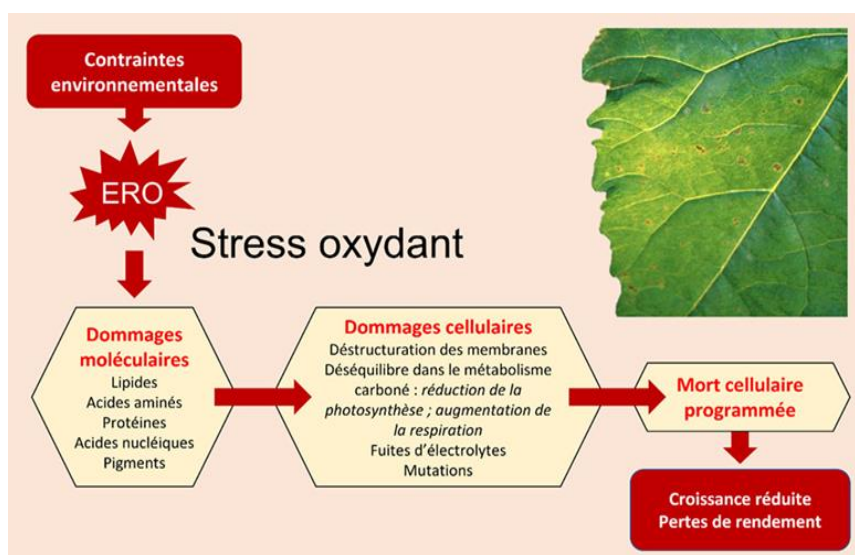


Fig. 1. Les ROS produites par les plantes soumises à un stress environnemental provoquent des dommages moléculaires et cellulaires pouvant conduire à la mort cellulaire programmée.

3. Mécanismes d'adaptation des plantes aux stress abiotiques

3.1. Adaptation des plantes à la salinité et à la sécheresse

Les plantes sont confrontées à des stress environnementaux tels que la salinité et la sécheresse, qui affectent leur développement et leur productivité. Bien que ces stress soient distincts, ils partagent des mécanismes physiologiques et moléculaires communs, notamment la fermeture stomatique, l'activation de gènes spécifiques et la signalisation par l'ABA, tous deux induisant un stress osmotique. Les plantes s'adaptent à ces conditions *via* plusieurs mécanismes, dont l'ajustement osmotique, l'homéostasie ionique, les systèmes de défense antioxydants et les voies de signalisation du stress (Cherif-Silini *et al.*, 2021 ; Ayman el Sbagh *et al.*, 2021 ; Atta *et al.*, 2023 ; Cao *et al.*, 2023).

Les plantes se distinguent en deux grandes catégories en fonction de leur tolérance à la salinité. Les glycophytes sont sensibles aux fortes concentrations de sel, et les halophytes prospèrent dans des environnements salins. Les halophytes présentent des mécanismes de régulation ionique plus sophistiqués, leur permettant non seulement de survivre, mais aussi de se développer dans des conditions extrêmes (El Sbagh *et al.*, 2021 ; Koussik Atta *et al.*, 2023). Cette distinction a des implications significatives pour la productivité agricole, car la plupart des cultures, qui sont des glycophytes, souffrent d'une faible tolérance au sel. Parmi les céréales, le sorgho et l'orge montrent une tolérance supérieure, tandis que le blé a une tolérance intermédiaire. Le riz, quant à lui, peine à atteindre la maturité avec des niveaux de salinité élevés (Arif *et al.*, 2020 ; El Sbagh *et al.*, 2021 ; Atta *et al.*, 2023).

Bien que certaines réponses cellulaires proviennent des signaux de stress primaires, d'autres proviennent principalement de signaux secondaires. Pour la sécheresse et le stress salin, il est utile de distinguer les signaux de stress primaires des signaux secondaires causés par trop peu d'eau ou trop de sel. Les effets secondaires de la sécheresse et de la salinité sont complexes et incluent un stress oxydatif. Ainsi, la sécheresse et le sel ont des signaux uniques et se chevauchent. Une caractéristique importante de la sécheresse et du stress salin est que le signal hyperosmotique provoque l'accumulation de l'ABA, qui à son tour suscite de nombreuses réponses adaptatives dans les plantes (El Sbagh *et al.*, 2021 ; Atta *et al.*, 2023 ; Bouremani *et al.*, 2023) (Fig. 2).

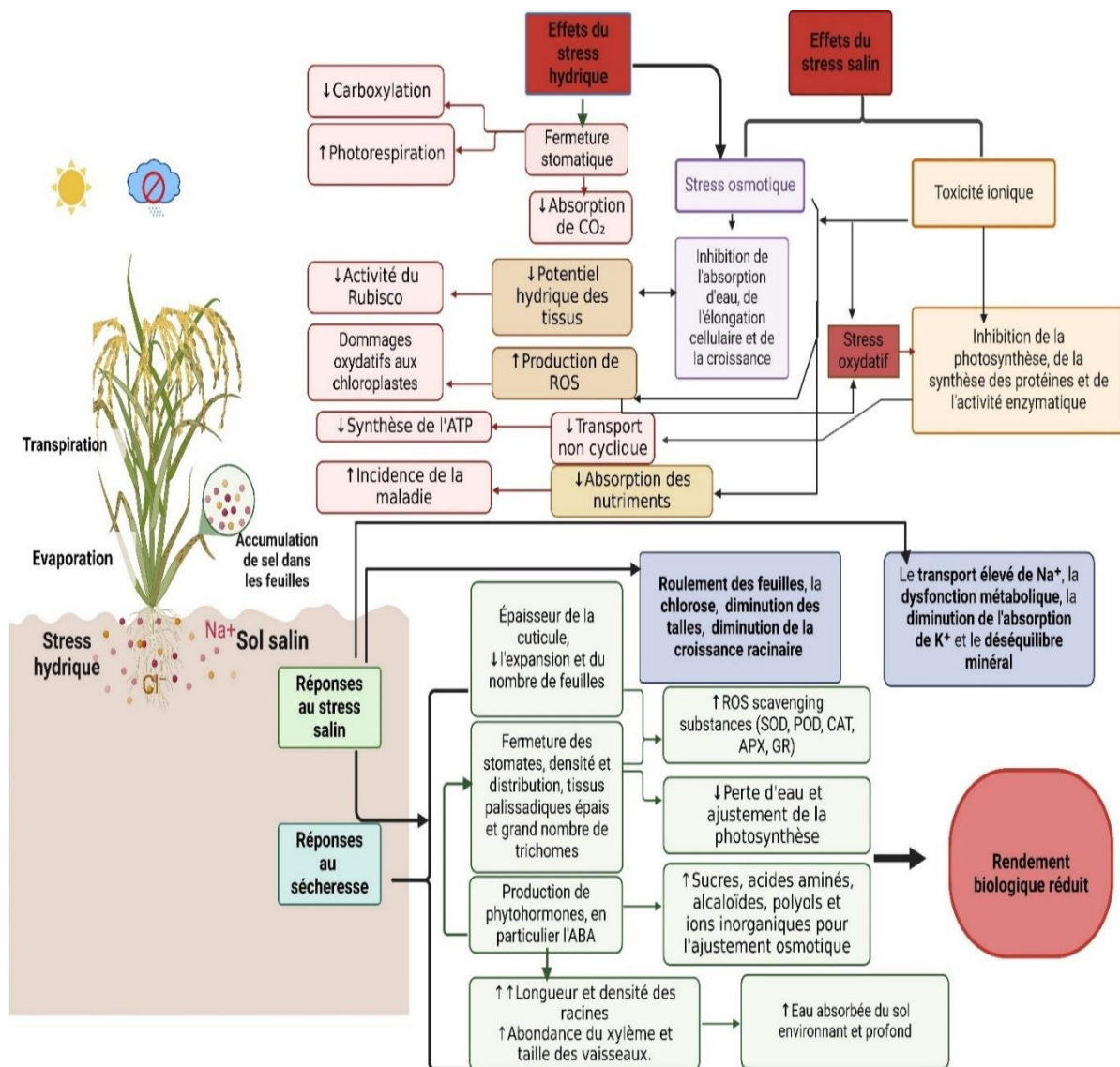


Fig. 2. Effets de la sécheresse et de la salinité sur la croissance des plantes et les mécanismes d'adaptation des plantes.

3.1.1. Adaptation morphologique des plantes

L'inhibition de la croissance est une réponse fréquente chez les plantes confrontées à des stress environnementaux. Dans ces situations, les plantes réallouent leur énergie pour activer des réponses adaptatives. Elles peuvent réduire la perte d'eau ou augmenter l'absorption d'eau pour faire face à ces défis.

Sur le plan morphologique, tant les parties aériennes que les racines sont impliquées dans les mécanismes d'évitement de la sécheresse et de la salinité (Cao et al., 2023). En réponse à des niveaux élevés de stress, la croissance et le développement des feuilles sont inhibés en raison de la réduction de l'expansion cellulaire et de la division cellulaire. La plasticité de la

surface foliaire est d'une importance vitale à long terme pour maintenir une utilisation efficace de l'eau.

Les caractéristiques des racines, comme la biomasse, la longueur et la densité, sont essentielles pour l'évitement de la sécheresse, et une augmentation du rapport racine-tige constitue une adaptation morphologique. Les plantes subissent également des changements structurels pour s'adapter au stress, se traduisant par une réduction de la croissance des parties aériennes et une augmentation du rapport racine-tige (Yang *et al.*, 2021 ; Ranjan *et al.*, 2023 ; Cao *et al.*, 2023). Les caractéristiques racinaires, telles que le diamètre et la densité, augmentent avec la salinité, tandis qu'une concentration excessive de sel peut entraîner une diminution de la croissance des racines et de la conductivité hydraulique. De plus, les plantes mettent en place divers mécanismes pour réduire les pertes d'eau, tels que la fermeture des stomates et des modifications de la structure foliaire. L'augmentation du rapport racine-tige permet une meilleure absorption de l'eau et des nutriments, ce qui aide les plantes à mieux supporter les périodes de stress (Islam et Sandhi, 2022).

3.1.2. Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est un mécanisme fondamental pour les plantes confrontées au stress hydrique et salin, permettant de prévenir la déshydratation des tissus végétaux. En réponse à ces conditions stressantes, les plantes produisent et stockent divers osmolytes ou solutés compatibles, tels que la proline, la glycine bêtaïne, des sucres solubles, des polyols et des ions inorganiques (Yang *et al.*, 2021 ; Bouremani *et al.*, 2023). Ces composés augmentent le potentiel osmotique des cellules, facilitant ainsi l'absorption d'eau par les racines et sa rétention au sein des cellules, ce qui contribue à maintenir la pression de turgescence.

Parmi ces osmolytes, la proline et la glycine bêtaïne (GB) se distinguent particulièrement par leur rôle majeur dans la protection des plantes contre le stress. En plus de réguler l'équilibre osmotique, ces solutés compatibles remplissent d'autres fonctions essentielles, notamment la protection des enzymes, le maintien de l'intégrité des membranes et des structures cellulaires, ainsi que la préservation de la conformation des protéines et la lutte contre le stress oxydatif (Abdelaal *et al.*, 2021 ; Cao *et al.*, 2023). Par exemple, la GB agit comme un osmolyte protecteur en stabilisant les protéines et les membranes cellulaires, soutenant ainsi les mécanismes de défense antioxydants qui atténuent les dommages causés par le stress oxydatif (Cherif-Silini *et al.*, 2021 ; Abdelaal *et al.*, 2021 ; Cao *et al.*, 2023).

3.1.3. Homéostasie ionique et compartimentation

L'exclusion des ions Na^+ ou la compartimentation est essentielle pour une croissance normale des plantes sous stress salin. Les plantes utilisent divers mécanismes pour réguler l'entrée et la sortie d'ions et pour éviter les niveaux toxiques de Na^+ dans leurs cellules (Arif et *al.*, 2020 ; Atta et *al.*, 2023). L'excès de sel est séquestré dans les tissus anciens ou stocké dans les vacuoles pour l'éloigner du cytosol, où il pourrait causer des dommages. Les pompes à protons, telles que le H^+ -ATPase, jouent un rôle important en transportant les ions Na^+ des cytoplasmes vers les vacuoles. Les protéines NHX (Antiporteur Na^+/H^+) et SOS (Salt Overly Sensitive) interviennent également dans la régulation de l'équilibre ionique en facilitant la séquestration du Na^+ dans les vacuoles et en régulant son efflux du cytosol (Arif et *al.*, 2020 ; Abobatta, 2020 ; Cherif-Silini et *al.*, 2021 ; Atta et *al.*, 2023).

De plus, les plantes utilisent des canaux ioniques, notamment les canaux cationiques non sélectifs (NSCCs), pour réguler l'entrée du Na^+ dans les racines. Ces canaux peuvent être activés ou désactivés en réponse à des variations de tension dans les cellules. Les NSCCs contribuent à l'entrée de Na^+ dans les racines, mais ils peuvent également être perméables au potassium (K^+), aidant ainsi à maintenir l'équilibre ionique. De plus, les NSCCs sont sensibles au calcium (Ca^{2+}), ce qui contribue à réguler l'entrée du Na^+ et à atténuer le stress salin (Arif et *al.*, 2020 ; Liu et *al.*, 2022).

Dans les chloroplastes, un bon équilibre ionique, comprenant le Na^+ , le Cl^- , et le K^+ , est nécessaire pour une photosynthèse efficace. Les plantes tolérantes au sel sont capables de maintenir cet équilibre ionique ce qui favorise la photosynthèse malgré les conditions de stress (Arif et *al.*, 2020 ; Liu et *al.*, 2022).

3.1.4. Régulation hormonale et expression des gènes de résistance

L'ABA est une hormone clé pour la résistance des plantes au stress. Sa production augmente, entraînant des réponses physiologiques essentielles pour réguler l'équilibre hydrique et ionique. L'ABA réduit la conductance stomatique, limitant ainsi la perte d'eau par transpiration, et aide à gérer l'absorption et la séquestration des ions (Arora et Jha, 2019 ; Yang et *al.*, 2021).

Les plantes détectent les conditions stressantes via des capteurs membranaires, déclenchant une cascade de réponses qui inclut l'activation de gènes liés à la résistance au stress. Ces gènes codent pour des protéines de choc thermique (HSP), des protéines LEA (Late Embryogenesis Abundant), des osmoprotecteurs et des aquaporines (AQP), qui jouent des rôles

essentiels dans la tolérance au stress (Arora et Jha, 2019 ; Yang et *al.*, 2021). Les AQP régulent la conductivité hydraulique des racines, tandis que les LEAs participent à la séquestration des ions et à la stabilité membranaire pendant le stress. Les HSPs protègent les protéines contre les dommages causés par le stress et améliorent la physiologie cellulaire (Zia et *al.*, 2020 ; Yang et *al.*, 2021 ; Ranjan et *al.*, 2023). La réponse au stress est orchestrée par des voies de signalisation, impliquant des protéines kinases, et est modulée par l'ABA à travers des processus de phosphorylation (Fig. 3). Ces mécanismes coordonnés permettent aux plantes de s'adapter et de survivre dans des environnements défavorables (Zia et *al.*, 2020 ; Ranjan et *al.*, 2023).

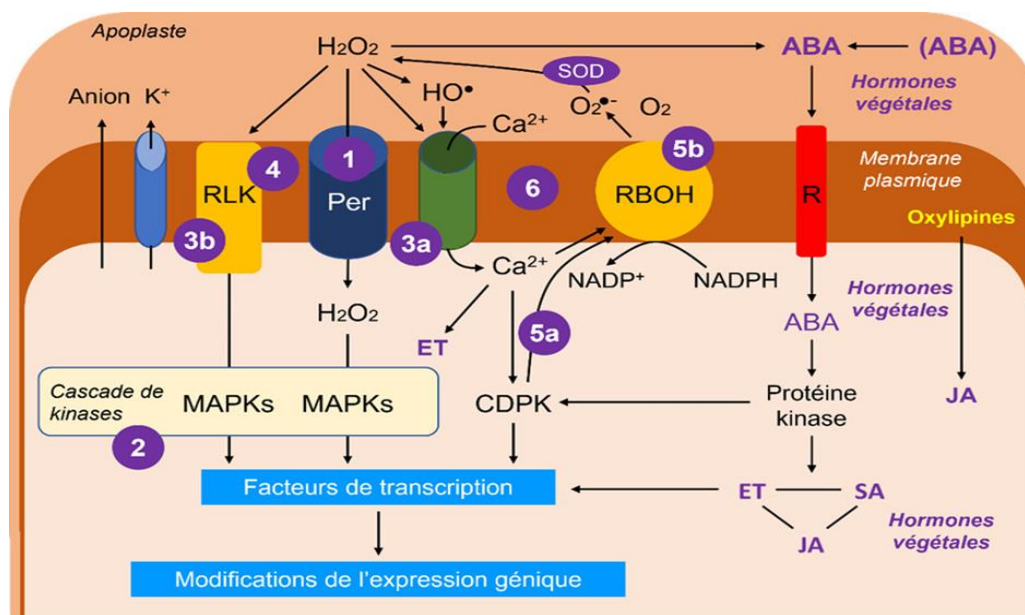


Fig. 3. Schéma des voies de signalisation en réponse au stress abiotique perçu par une cellule végétale. ABA : acide abscisique ; CDPK : protéine kinase dépendante du calcium ; ET : éthylène ; JA : jasmonate ; MAPK : protéine kinase activée par les mitogènes ; Per : peroxydorine ; R : récepteur de l'acide abscisique ; RBOH : homologue de l'oxydase respiratoire ; RLK : kinase de type récepteur ; SA : acide salicylique (Dizengremel, 2022).

3.1.5. Mécanismes antioxydants des plantes

Les plantes développent des mécanismes de défense complexes pour faire face au stress oxydatif causé par divers facteurs environnementaux tels que la sécheresse, les métaux lourds et la salinité. Ces mécanismes sont essentiels pour maintenir l'homéostasie redox et prévenir les dommages oxydatifs. Les plantes sont capables de développer des mécanismes de perception et de réponse aux contraintes environnementales, ce qui leur permet de se défendre en montrant une certaine adaptation. Les mécanismes de désintoxication des ROS impliquent à la fois des

systèmes antioxydants enzymatique et non enzymatiques, qui sont exprimés dans différents compartiments cellulaires (Fig. 4).

En réponse au stress, les plantes activent la production et l'activité d'un ensemble d'enzymes antioxydantes, parmi lesquelles on trouve la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), la peroxydase (POD), la glutathion réductase (GR), la peroxydase d'ascorbate (APX), la glutathion peroxydase (GPX), la monodéhydroascorbate réductase (MDHAR) et la déhydroascorbate réductase (DHAR) (Abobatta et *al.*, 2020 ; Etesami et *al.*, 2020 ; Cherif - Silini et *al.*, 2021). Ces enzymes collaborent pour neutraliser les ROS, telles que le radical (O_2^-) et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), qui sont produites en excès lors du stress. Par exemple, le niveau des enzymes antioxydantes comme la CAT, la APX, la GPX, la GR et la SOD sont augmentés chez les plantes soumises à un stress salin (Abobatta et *al.*, 2020 ; Kerbab et *al.*, 2021).

En parallèle, les plantes recourent à des antioxydants non enzymatiques, tels que le β -carotène, l'acide ascorbique, le tocophérol, le glutathion, les flavonoïdes, les composés phénoliques et les caroténoïdes, pour neutraliser les ROS et limiter les dommages oxydatifs (Forni et *al.*, 2017 ; Abobatta et *al.*, 2020 ; Etesami et *al.*, 2020 ; Arif et *al.*, 2020). En régulant l'activité de ces enzymes et en maintenant un équilibre entre les ROS et les antioxydants, les plantes améliorent leur capacité à résister aux stress environnementaux et à optimiser leur croissance.

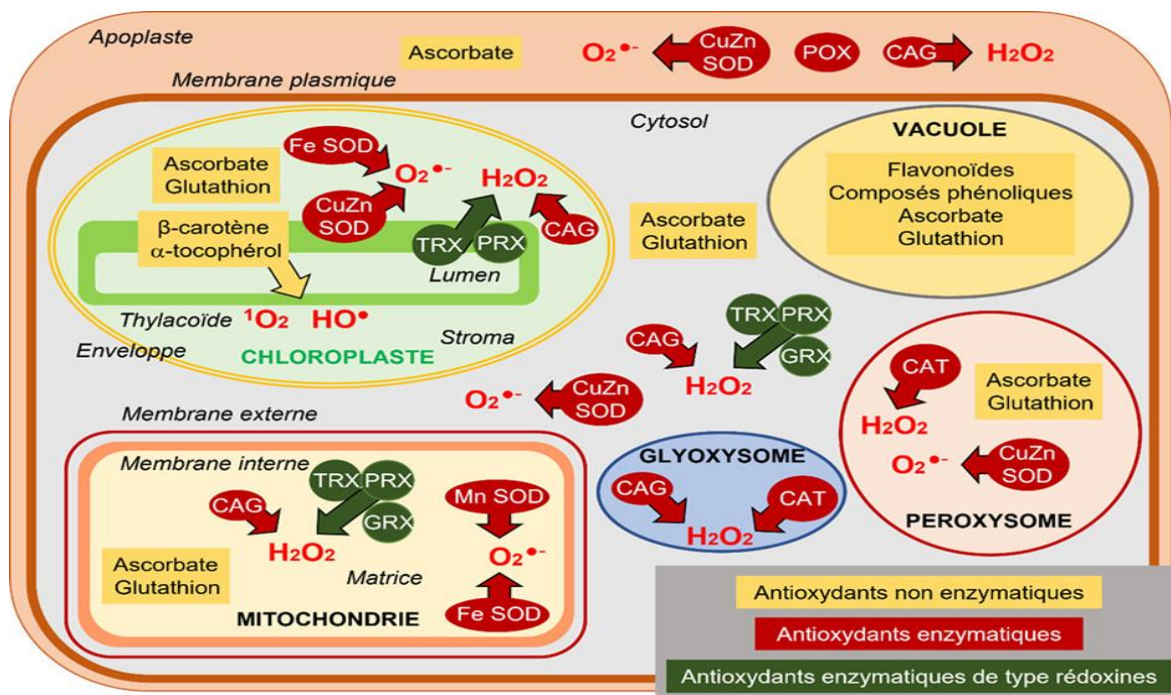


Fig. 4. Origine des antioxydants enzymatiques et non enzymatiques dans une cellule végétale et leurs cibles ROS. CAG : Cycle Ascorbate-Glutathion ; CAT : Catalase ; GRX : Glutaredoxine ; PRX : Peroxyrédoxine ; SOD : Superoxyde dismutase ; TRX : Thioredoxine (Dizengremel, 2022).

3. 2. Mécanismes de tolérance et d'adaptation des plantes face aux métaux lourds et aux polluants organiques

Les plantes résistantes ont développé divers mécanismes de tolérance et d'adaptation pour survivre dans des environnements contaminés par des polluants organiques et des métaux lourds.

Concernant les métaux lourds, les plantes activent des mécanismes homéostatiques, notamment des voies de signalisation complexes qui induisent la production de protéines spécifiques et d'autres signaux facilitant la réponse au stress. Les exsudats racinaires, tels que les acides aminés, les acides organiques, les composés phénoliques, les sucres et les phytosidérophores, jouent un rôle clé en chélatant les métaux lourds, ce qui réduit leur mobilité dans le sol et limite leur accumulation dans les parties aériennes des plantes (Ejaz et *al.*, 2023 ; Hafeez et *al.*, 2023). Ces exsudats contribuent ainsi à la détoxification des métaux lourds et à l'amélioration de la disponibilité des nutriments pour les plantes (Caracciolo et Terenzi, 2021) (Fig. 5).

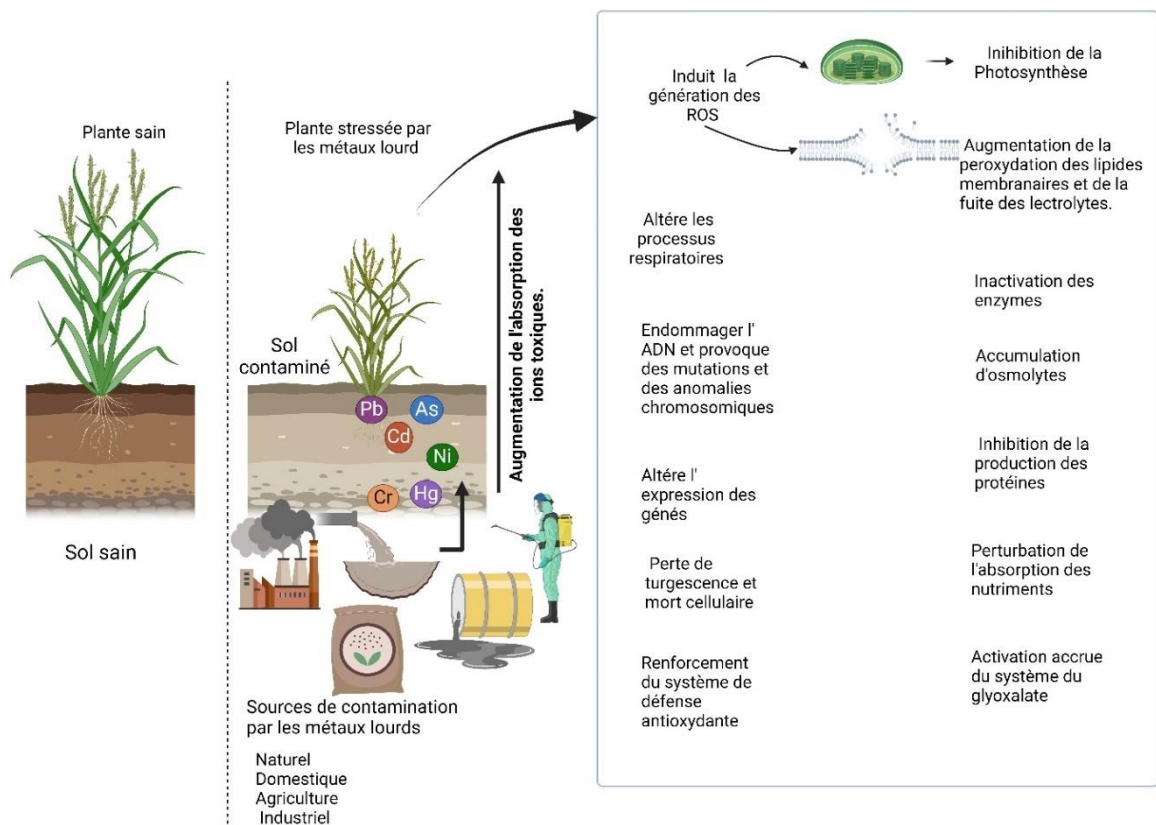


Fig. 5. Représentation schématique des effets phytotoxiques des métaux lourds sur les plantes et les différentes réponses de défense pour tolérer la toxicité métallique.

Parmi les stratégies les plus efficaces pour lutter contre les métaux lourds, on trouve la sécrétion de phytochélatines et de métallothionéines. Les métallothionéines sont des protéines de faible poids moléculaire riches en cystéine, agissent comme des pièges pour les métaux lourds et des agents antioxydants, régulant ainsi l'homéostasie des métaux et protégeant contre les dommages oxydatifs. Les phytochélatines sont des polypeptides dérivés du glutathion, chélatent les métaux lourds et les séquestrent dans les vacuoles, réduisant ainsi la concentration d'ions métalliques libres dans les cellules végétales. Ces mécanismes combinés permettent aux plantes de tolérer et de s'adapter à des environnements pollués, assurant ainsi leur survie et leur croissance dans des conditions défavorables (Wei et *al.*, 2014 ; Caracciolo et Terenzi, 2021 ; Noor et *al.*, 2022 ; Ejaz et *al.*, 2023).

Pour faire face au stress oxydatif causé par les polluants organiques et les métaux lourds, les plantes activent leur système antioxydant afin de neutraliser les ROS produits. Ce système comprend des enzymes telles que la SOD, la POD et la CAT, ainsi que des antioxydants non

enzymatiques comme le glutathion, les caroténoïdes et l'acide ascorbique (Wei et *al.*, 2014 ; Kaur et Gosal, 2021 ; Zeb et *al.*, 2022).

L'exclusion limite l'absorption grâce à des barrières physiques, telles que des parois cellulaires épaisses et des cuticules renforcées. L'excrétion permet aux plantes de séquestrer les polluants organiques dans des compartiments cellulaires spécifiques, comme les vacuoles, réduisant ainsi leur toxicité (Wei et *al.*, 2014 ; Kaur et Gosal, 2021 ; Ahammed et Li, 2022). Enfin, la détoxification, ou la biotransformation, implique l'utilisation d'enzymes comme les cytochromes P450, les peroxydases et les glutathion-S-transférases pour convertir les polluants organiques en formes moins toxiques via des réactions d'oxydation, de réduction et de conjugaison (Wei et *al.*, 2014 ; Kaur et Gosal, 2021 ; Ahammed et Xin Li, 2022) (Fig. 6).

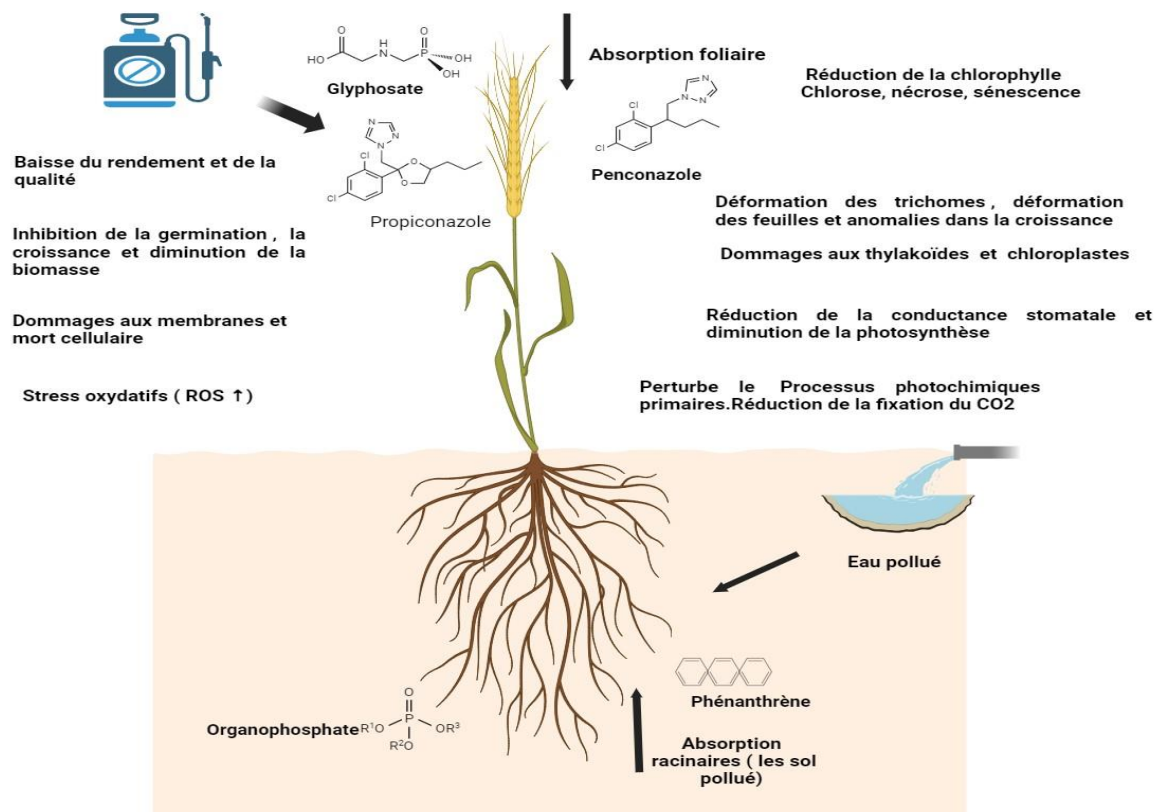


Fig. 6. Effets des polluants organiques sur les plantes : absorption, impact physiologique et répercussions sur la croissance et la productivité.

3. 3. Effets des stress multiples sur la croissance végétale

Les conditions de stress abiotiques entraînent des pertes importantes pour la production agricole et compromettent gravement les rendements des cultures. Des conditions de stress

individuelles tels que la sécheresse, le froid, la salinité et la chaleur, ont fait l'objet d'intenses recherches (Sugumar et *al.*, 2024 ; Peláez-Vico et *al.*, 2024). Cependant, sur le terrain, les plantes sont systématiquement soumises à une combinaison de stress abiotiques différents.

L'impact combiné de ces contraintes souligne l'urgence de développer des variétés de plantes plus tolérantes à plusieurs stress simultanément. Des études récentes ont révélé que la réponse moléculaire et métabolique des plantes à une combinaison de stress est unique et ne peut pas être extrapolée de la réponse des plantes à chacun des stress appliqués individuellement (Sun et *al.*, 2016). Ces combinaisons de stress doivent être traitées comme un nouvel état abiotique, et non simplement comme une somme de contraintes individuelles. Néanmoins, les mécanismes moléculaires sous-jacents à l'acclimatation des plantes à une combinaison de contraintes différentes sont méconnus (Sewelam et *al.*, 2020). La majorité des études de stress abiotiques sont réalisées dans des conditions contrôlées au laboratoire ne reflètent pas les conditions réelles sur le terrain.

Améliorer la résistance des plantes est donc vital, non seulement pour accroître la productivité agricole, mais aussi pour promouvoir la durabilité environnementale, car des cultures moins résistantes tendent à nécessiter plus d'eau et d'engrais et pèsent donc fortement sur l'environnement.

Les approches traditionnelles de sélection végétale ont montré des résultats limités, en raison de la complexité génétique de la tolérance au stress. Ainsi, l'identification de gènes associés à cette tolérance reste une priorité pour l'avenir de l'agriculture. De plus, les plantes transgéniques doivent être testées dans ces conditions combinées avant d'être introduites en milieu naturel. Une exposition prolongée à des stress abiotiques peut affaiblir les défenses des plantes, les rendant plus vulnérables aux parasites et agents pathogènes.

Les plantes réagissent de manière complexe face à des stress abiotiques multiples, rendant difficile la prédiction de leurs réponses. Lorsqu'elles subissent plusieurs contraintes simultanément, les interactions peuvent être antagonistes, synergiques ou additives, impactant leur sensibilité à chaque type de stress (Vescio et *al.*, 2020, Zandalinas et Mittler, 2022). Par exemple, sous stress thermique, les plantes ouvrent leurs stomates pour évacuer la chaleur. Toutefois, si le stress thermique est combiné à la sécheresse, les plantes ne seraient pas en mesure d'ouvrir leurs stomates et la température des feuilles serait plus élevée (Sato et *al.*, 2024). De même, l'augmentation de la transpiration peut exacerber l'absorption de sels ou de métaux lourds. Des combinaisons de stress comme le froid et la lumière intense peuvent augmenter la production de ROS, tandis que la disponibilité limitée de nutriments essentiels

peut affaiblir les défenses des plantes qui tentent de faire face à la chaleur, au froid ou au stress de la sécheresse. De même, une disponibilité limitée d'éléments clés tels que le fer, le cuivre, le zinc ou le manganèse, qui sont nécessaires pour la fonction de différentes enzymes de défense, telles que la SOD ou l'APX, pourrait entraîner une augmentation du stress oxydatif chez les plantes soumises à des contraintes abiotiques différentes (Pan *et al.*, 2018).

Les expériences montrent que les réponses d'acclimatation à ces stress sont souvent distinctes, avec peu de chevauchement dans l'expression des gènes et des métabolites. Par exemple, la proline, protectrice lors de la sécheresse, est inhibée lorsque ce stress est associé à la chaleur. Cela souligne la nécessité de développer des cultures tolérantes à des combinaisons de stress, considérant chaque combinaison comme un nouvel état de stress abiotique nécessitant des réponses adaptées. Des modifications similaires de l'accumulation des métabolites ont également été observées, avec plusieurs métabolites uniques, principalement des sucres, qui s'accumulent spécifiquement au cours de l'association de stress (Bashir *et al.*, 2019 ; De Jaeger-Braet *et al.*, 2022).

Enfin, l'amélioration de la résistance des plantes aux stress abiotiques est vitale pour la productivité agricole et la durabilité environnementale. Les méthodes traditionnelles de sélection végétale ont montré des limites, incitant à une étude approfondie des mécanismes physiologiques et moléculaires de la tolérance au stress pour développer des variétés agricoles plus résilientes.

4. Stratégies d'amélioration des cultures contre le stress abiotique

Afin de maintenir ou d'augmenter la productivité des cultures, il devient nécessaire de développer des technologies efficaces et peu coûteuses pour la gestion du stress abiotique. Il s'agit désormais d'un domaine de recherche prioritaire pour développer des stratégies permettant de faire face aux stress abiotiques, notamment le développement de variétés tolérantes au stress, le changement des calendriers de culture, les pratiques de gestion des ressources, etc... (Venkateswarulu et Shanker., 2009). Cependant, la plupart de ces techniques sont coûteuses et prennent du temps.

Des méthodes de biotechnologie végétale sont utilisées pour développer des variétés de plantes qui peuvent résister et tolérer des conditions de stress mais surtout, fournir une meilleure valeur nutritive (Zhao *et al.*, 2020). Ces méthodes impliquent la sélection et l'introduction de caractères souhaitables d'une plante à l'autre, au moyen d'une sélection conventionnelle ou du génie génétique. Bien que ces approches puissent potentiellement produire des cultures de

plantes génétiquement modifiées capables de résister à des conditions stressantes, leur accessibilité financière et leur disponibilité est un facteur limitant qui doit encore être pris en compte. Cependant, la plupart de ces procédures prennent du temps, sont longues, coûteuses, laborieuses, impopulaires et, dans certains cas, ayant des avantages modestes (Barnawal et *al.*, 2019 ; Ahluwalia et *al.*, 2021).

Les plantes sur le terrain sont confrontées à des contraintes multiples qui nécessitent une tolérance à une combinaison de différents stress. Par conséquent l'utilisation du génie génétique n'est pas une mesure facile et économique pour une agriculture durable et n'a pas été pleinement adoptée par tous, en raison de critiques et des risques potentiels pour l'environnement (Kour et *al.*, 2022). Pour développer des cultures transgéniques avec une tolérance accrue aux conditions de terrain, les chercheurs doivent élargir leur zone d'étude pour inclure la combinaison de stress. Pour cela, il est impératif de mettre au point des techniques appropriées pour améliorer la capacité de production des cultures.

De nouvelles technologies pour améliorer la tolérance des cultures sont adoptées telles que l'édition génétique, grâce à la technique CRISPR-Cas9, Cette méthode permet d'éditer des gènes cibles au niveau des nucléotides sans introduire de gènes étrangers, ce qui atténue les préoccupations liées aux organismes génétiquement modifiés (OGM) (Zafar et *al.*, 2020). Les avancées récentes en intelligence artificielle (IA) ont permis le développement de modèles pour prédire l'indice de tolérance au stress des plantes. Les outils d'IA peuvent exploiter des paramètres morphologiques et anatomiques, en se concentrant particulièrement sur les caractéristiques des racines. Par ailleurs, l'intégration de capteurs et de technologies d'imagerie permet des analyses quantitatives précises des contraintes sur les plantes (Kumar et *al.*, 2022). Enfin, une nouvelle technique de biodétection des microARN et de numérisation des réponses au stress a été récemment introduite, promettant de réduire significativement les travaux de laboratoire (Mohammadi et *al.*, 2023). Ces innovations représentent un avancement significatif dans la recherche sur le stress abiotique. Cependant leur disponibilité et leur accessibilité restent toujours limitées.

De plus, d'autres stratégies économiques et écologiques pour renforcer la résistance des plantes face aux stress abiotiques émergent comme les applications exogènes de phytohormones et d'autres régulateurs de croissance, l'ajout d'amendements de sol (Sugumar et *al.*, 2024). Le traitement des semences avant germination tels que l'hydro-amorçage, le halo-amorçage, l'osmo-amorçage et l'amorçage phytohormonal visent à réduire la dépendance aux engrais, souvent nuisibles pour l'environnement (Devika et *al.*, 2021).

Ces dernières années, de nombreuses études ont montré que l'utilisation de micro-organismes bénéfiques peut augmenter la résistance d'une plante aux stress abiotiques tels que la sécheresse, la salinité, la carence en nutriments et la contamination des métaux. Ces bactéries bénéfiques adaptées au stress améliorent le développement des plantes et leur tolérance par divers moyens directs et indirects. Par conséquent, l'utilisation d'un inoculant bactérien offre une stratégie prometteuse, facile à appliquer et peu coûteuse pour soutenir la sécurité alimentaire dans des conditions de stress (Ngumbi et Kloepper, 2016 ; Cherif-Silini et *al.*, 2021 ; Etesami et *al.*, 2020 ; Giannelli et *al.*, 2023).

5. Les bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB)

Le terme "rhizosphère" a été introduit en 1904 par le scientifique allemand Hirtner pour décrire la zone de sol qui entoure les racines des plantes. Cette zone représente un écosystème complexe où l'activité biologique est particulièrement intense, en raison de la libération d'exsudats racinaires par les plantes. La rhizosphère joue un rôle fondamental dans la communication et l'échange de nutriments entre les plantes et les micro-organismes du sol, ce qui influe directement sur la santé et la productivité des écosystèmes terrestres (Ngumbi et Kloepper, 2016 ; Giannelli et *al.*, 2023).

Les interactions entre les plantes et la communauté microbienne du sol sont essentielles pour la croissance des plantes, la production agricole, le cycle des nutriments et la résilience environnementale. Ces micro-organismes bénéfiques colonisent les racines des plantes, stimulent leur croissance, améliorent l'absorption des nutriments et les protègent contre les stress biotiques et abiotiques (Kloepper et Schroth, 1979 ; Ngumbi et Kloepper, 2016). Parmi ces micro-organismes du sol, les bactéries sont de loin les plus courantes. Les bactéries bénéfiques du sol libres sont souvent appelées rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) et se trouvent en association avec les surfaces racinaires de nombreuses plantes différentes. Cependant, pour inclure les nombreux types différents de bactéries qui facilitent la croissance des plantes, le terme bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB) est préféré (Bashan et Holguin, 1998). Grâce à leur capacité de colonisation et à leurs interactions symbiotiques avec les plantes, que ce soit dans la rhizosphère ou à l'intérieur des cellules végétales, elles sont considérées comme une stratégie biologique synergique à long terme pour atténuer les effets négatifs sur la productivité des plantes. De plus, bien que de nombreuses bactéries libres du sol soient considérées comme des PGPB, toutes les souches bactériennes d'un genre et d'une espèce particuliers n'ont pas les mêmes capacités métaboliques. Certaines

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

souches peuvent favoriser activement la croissance des plantes tandis que d'autres n'ont aucun effet mesurable sur les plantes. Ces PGPB peuvent agir comme des biofertilisants, des phytostimulateurs ou des agents de biocontrôle, en fonction de leurs interactions spécifiques avec les plantes et leur environnement (Afroz et *al.*, 2024) (Fig. 7). Par ailleurs, la sélection d'une souche PGPB efficace est liée à la caractérisation de ses propriétés favorisant la croissance des plantes, qui sont le plus souvent la fixation de l'azote, la production de phytohormones, la solubilisation de minéraux, la production de sidérophores, d'enzymes et d'acides organiques. Leurs activités de biocontrôle sont attribuées à la production d'antibiotiques, à la chélation du fer, à la production de cyanure, à la résistance induite, à la synthèse d'enzymes extracellulaires et à la concurrence intra-rhizosphère (Glick, 2012).

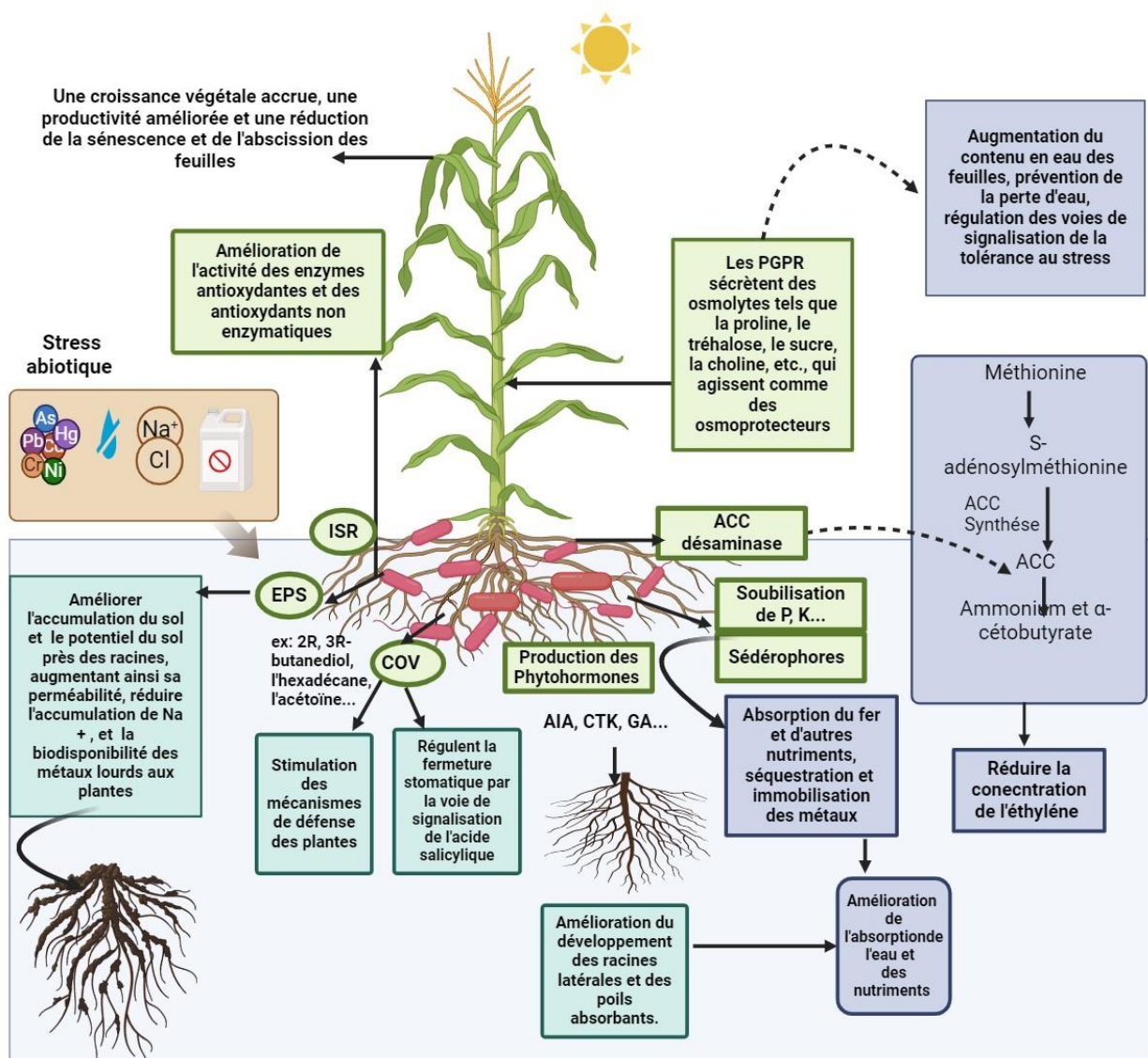


Fig. 7. Représentation des mécanismes de tolérance au stress abiotique, médiée par les PGPB.

5. 1. Amélioration du stress abiotique médiée par les PGPB

Les micro-organismes associés aux plantes neutralisent largement l'impact négatif du stress environnemental, abiotique et biotique avec différentes activités, comme l'ont récemment montré différentes études (French et al., 2021 ; Vimal et al., 2024). Les PGPB agissent en tant qu'éliciteurs de tolérance aux contraintes environnementales car elles confèrent des effets bénéfiques et provoquent des changements physiques ou chimiques chez les plantes par un processus appelé « tolérance systémique induite » (IST) qui entraîne une tolérance accrue au stress abiotique (Yang et al., 2009). Il a été démontré que lorsque les bactéries sont isolées des conditions de stress environnemental difficiles, ces bactéries seraient efficaces pour atténuer le stress abiotique (Morcillo et Manzanera, 2021). Ces PGPB jouent un rôle particulier dans l'augmentation de l'absorption des nutriments, l'amélioration de la formation des racines et des pousses, l'amélioration de la germination des graines, ainsi que la prévention des maladies et la résistance des plantes. Les PGPB peuvent favoriser la croissance des plantes par divers mécanismes. Les effets bénéfiques provoqués par les PGPB sont la régulation des phytohormones, la production de métabolites, l'acquisition de nutriments, la détoxification, l'ajustement osmotique qui expliquent l'atténuation du stress environnemental (Tab. 2).

Tab. 2. Espèces bactériennes et leurs stratégies pour surmonter divers types de stress abiotiques et biotiques (Cherif-Silini et al., 2021).

Isolats bactériens	Type de stress
<i>Arthrobacter sp.</i> RC100	Dégradation des pesticides carbamates par la synthèse de la carbaryl hydrolase
<i>Azotobacter chroococcum</i> 67B et 76A	Haute tolérance aux stress salin et hydrique
<i>Bacillus xiamenensis</i> PM14	Résistance aux stress salin, hydrique, thermique, aux antibiotiques, et activité antifongique contre <i>Fusarium oxysporum</i>
<i>Bacillus velezensis</i> D3	Stress abiotiques et biotiques, production de molécules bioactives et volatiles
<i>Bacillus pumilus</i>	Stress salin et métaux lourds
<i>Pseudomonas alcaligenes</i> PsA15 <i>Bacillus polymyxa</i> BcP26 <i>Mycobacterium phlei</i> MbP18	La tolérance aux températures extrêmes, aux fortes concentrations de NaCl, au stress métallique et à la carence en nutriments.
<i>Burkholderia cepacia</i> , SE4 <i>Promicromonospora sp.</i> SE188	Stress salin et stress hydrique

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

<i>Acinetobacter calcoaceticus</i> SE370	
<i>Pseudomonas putida</i> uw 4, uw 3 <i>P. putida</i> GAP-45 <i>P. putida</i> NBR 10987 <i>Pseudomonas</i> sp. AMPKP6	Stress hydrique et stress salin, phytoremédiation des métaux lourds, dégradation des hydrocarbures (phénanthrène, pyrène), tolérance aux stress salin, hydrique et thermique
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Tolérance aux stress salin, hydrique et activité antifongique
<i>Pseudomonas pavonaceae</i> 170 <i>Sphingomonas paucimobilis</i> UT26	Dégradation des pesticides par les haloalcano déshalogénases
<i>Bacillus pumilus</i> <i>Gluconacetobacter diazotrophicus</i> PAL5	Stress salin et stress métallique
<i>Rahnella</i> sp. JN6	Stress métallique
<i>Bacillus proteolyticus</i> 4D <i>B. velezensis</i> 9I <i>Lysinibacillus</i> sp. 10J	Stress métallique
<i>Providencia</i> sp., <i>Morganella</i> sp., <i>Stenotrophomonas</i> sp., <i>Bacillus</i> sp.	Bioremédiation (tolérance au cadmium)
<i>Cupriavidus necator</i> GX5 <i>Sphingomonas</i> sp. GX15 <i>Curtobacterium</i> sp. GX31	Bioremédiation (tolérance au cadmium)
<i>Bacillus</i> sp. SC2b	Bioremédiation (tolérance au cadmium, au zinc et au plomb)
<i>Pseudomonas rhizophila</i> 211	Bioremédiation des pesticides
<i>Enterobacter</i> sp. CID	Résistance aux métaux lourds
<i>Pseudomonas extremorientalis</i> TSAU13, <i>P. chlororaphis</i> TSAU20	Tolérance au stress et activité de biocontrôle
<i>Kocuria flava</i> 402 <i>Bacillus vietnamiensis</i> 403	Tolérance au stress et activité de biocontrôle
<i>Methylbacterium</i> sp.	Résistance aux métaux lourds

<i>Pseudomonas fluorescens</i> S4, S9 <i>P. aeruginosa</i> S8, <i>P. fluorescens</i> S10	Résistance aux métaux lourds
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Activité antifongique et tolérance au chrome.
<i>Pseudomonas poae</i> BA1 <i>Acinetobacter bouvetii</i> BP18 <i>Bacillus thuringiensis</i> BG3 <i>Stenotrophomonas rhizophila</i> BG32	Dégradation des hydrocarbures par des biosurfactants.

5. 2. 1. Régulation hormonale et production de phytohormones

Les PGPB sont capables de synthétiser plusieurs hormones végétales essentielles qui favorisent la croissance et le développement des plantes, même dans des conditions stressantes. Parmi ces hormones, on trouve les auxines (acide indole-acétique), l'AG, les cytokinines (CK) et l'ABA. Les interactions entre les plantes et les PGPB peuvent induire des modifications dans les signaux hormonaux des plantes, les aidant ainsi à mieux résister à des conditions difficiles. La capacité des bactéries à influencer les niveaux d'hormones végétales ouvre des perspectives prometteuses pour améliorer la résilience des plantes dans des environnements hostiles (Vurukonda et *al.*, 2016 ; Etesami et *al.*, 2018 ; Goswami et Deka, 2020 ; Ali et *al.*, 2021).

-L'**acide indole-3-acétique (AIA)** est la principale auxine et est largement produite par environ 80 % des microorganismes du sol, notamment des espèces de *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* et *Rhizobium* (Vurukonda et *al.*, 2016). Cette hormone joue un rôle clé dans la régulation du développement des plantes en contrôlant divers processus métaboliques, tels que la différenciation du xylème et du phloème, la croissance des racines, la division cellulaire et l'élongation des tiges, ainsi que les mouvements tropiques (Etsami et *al.*, 2018 ; Vurukonda et *al.*, 2016 ; Goswami et Deka, 2020 ; Ali et *al.*, 2021).

Le tryptophane, un acide aminé présent dans les exsudats racinaires, est le précurseur principal de la biosynthèse de l'AIA chez les PGPB. Ces bactéries peuvent synthétiser l'AIA par plusieurs voies distinctes, notamment les voies de l'indole-3-pyruvique (IPA), de l'indole-3-acétamide (IAM), de la tryptamine (TAM), de l'indole-3-acétonitrile (IAN) et de l'oxydase de la chaîne latérale du tryptophane (TSO) (Arora et Jha, 2019 ; Fadigi et *al.*, 2022). Malgré cette diversité, peu de gènes et de protéines impliqués dans la biosynthèse de l'AIA chez les PGPB ont été

caractérisés, soulignant la complexité de ces mécanismes (Etsami et *al.*, 2018 ; Fadigi et *al.*, 2022 ; Sati et *al.*, 2023).

Le stress abiotique, notamment l'inhibition de la croissance des plantes, se traduit par une cessation du développement et une réduction de la biomasse. Les PGPB, par leur capacité à produire de l'AIA, colonisent les systèmes racinaires et interagissent avec l'AIA endogène des plantes pour stimuler la prolifération cellulaire et favoriser l'absorption des nutriments (Cherif-Silini et *al.*, 2021 ; Ali et *al.*, 2022 ; Sati et *al.*, 2023). Elles modifient également l'architecture du système racinaire, augmentant le nombre de racines et la surface racinaire, ce qui atténue les effets du stress (Vurukonda et *al.*, 2016 ; Arora et Jha, 2019 ; Cherif-Silini et *al.*, 2021 ; Ali et *al.*, 2022). Par exemple, l'inoculation d'*A. thaliana* avec *Pseudomonas knackmussii* MLR6 a montré une meilleure croissance et une réduction des dommages oxydatifs, indiquant que l'AIA produit par cette bactérie aide à gérer le stress salin (Rabhi et *al.*, 2018).

De plus, une étude a révélé que l'inoculation de blé et de maïs (*Zea mays*) avec *Bacillus sp.* 12D6 et *Enterobacter sp.* 16i sous stress hydrique a amélioré les caractéristiques racinaires, ce qui a conduit à une meilleure tolérance au stress et à un rendement accru (Jochum et *al.*, 2019). Les PGPB influencent également l'expression des gènes associés à la signalisation et au transport des auxines, rendant les plantes plus sensibles à ces hormones et favorisant ainsi leur croissance (Barnawal et *al.*, 2017). Enfin, l'inoculation de *Burkholderia phytofirmans* PsJN chez *A. thaliana* a entraîné une augmentation de l'expression des gènes du tryptophane, favorisant ainsi la production d'AIA (Oleńska et *al.*, 2020). L'AIA joue également un rôle important dans la résistance des plantes au stress en ramollissant les parois cellulaires. Par conséquent l'AIA augmente la perméabilité des cellules racinaires, favorisant ainsi l'exsudation de substances nutritives dans le sol. Ces exsudats stimulent la croissance microbienne, améliorant la mobilité des nutriments essentiels (Sati et *al.*, 2023). Par ailleurs, les exsudats racinaires peuvent de plus se lier aux métaux lourds, réduisant leur absorption par les racines. Des études montrent que des bactéries comme *Bacillus cereus* M4 peuvent diminuer la toxicité des métaux lourds et améliorer la croissance des plantes en favorisant l'acquisition de nutriments comme l'azote et le phosphore. En outre, *B. cereus* M4, par l'utilisation de l'AIA, augmente la surface des racines de riz, ce qui favorise une communauté microbienne bénéfique. Cela améliore l'absorption des nutriments et aide à atténuer les effets néfastes du cadmium, réduisant son accumulation dans les feuilles et les graines de riz (Wang et *al.*, 2019).

-L'ABA est une hormone clé dans la réponse au stress des plantes, notamment en régulant la fermeture des stomates et réduisant la perte d'eau. Des études montrent que l'inoculation avec

certaines PGPB, peut augmenter les niveaux d'ABA, améliorant ainsi la tolérance des plantes à la sécheresse et à la salinité (Mellidou et Karamanoli, 2022). Par exemple, des souches de *Pseudomonas* et *Bacillus* ont démontré leur efficacité chez *Vitis vinifera* et *A. thaliana* en stimulant la production d'ABA et en réduisant la transpiration (Salomon et al., 2014 ; Ali et al., 2021).

Cependant, des résultats contradictoires existent. Certaines recherches indiquent que certaines bactéries, comme *Burkholderia cepacia*, peuvent réduire les niveaux d'ABA, ce qui semble améliorer la tolérance au stress salin en diminuant la fermeture des stomates et en favorisant une meilleure photosynthèse. Des études sur le maïs et le soja ont également montré que l'inoculation avec des PGPR réduisait les niveaux d'ABA, ce qui était associé à une meilleure résistance à la sécheresse et à une meilleure absorption des nutriments.

L'inoculation des plants de maïs avec *Herbaspirillum seropedicae* Z-152 et *A. brasilense* SP-7 améliore leur résistance à la sécheresse en favorisant une croissance accrue et une meilleure adaptation à la pénurie d'eau, tout en réduisant les niveaux d'ABA et d'éthylène liés au stress hydrique (Curá et al., 2017). De manière similaire, des plants de soja prétraités avec *Bacillus amyloliquefaciens* H-2-5 ont montré une atténuation des effets du stress salin grâce à une réduction des niveaux d'ABA, suggérant que cette hormone peut parfois avoir des effets indésirables sur la transpiration et l'absorption de nutriments (Kim et al., 2017). Ces études mettent en lumière le rôle complexe de l'ABA dans la tolérance au stress, indiquant que les PGPB peuvent moduler sa production pour renforcer la résilience des plantes (Ngumbi et Kleoper, 2016 ; Etesami et Beattie, 2018 ; Goswami et Deka, 2020).

Cependant, d'autres recherches, comme celles de Kang et al. (2014), montrent que des bactéries productrices d'ABA, telles que *B. cepacia*, peuvent également réduire les niveaux d'ABA chez les plants de concombre, ce qui les protège contre le stress salin en prévenant la fermeture des stomates. Cela favorise une meilleure évapotranspiration et photosynthèse, soulignant que la modulation des niveaux d'ABA peut être bénéfique dans certains contextes. Ces résultats soulignent la complexité du rôle de l'ABA dans la tolérance au stress, suggérant qu'il est influencé par le contexte et nécessite des recherches supplémentaires pour mieux comprendre comment les PGPB modulent cette hormone et améliorent la résilience des plantes face aux stress environnementaux.

-L'AG stimule l'expression du gène de l' α -amylase dans l'embryon des graines, favorisant ainsi la conversion de l'amidon en glucose. L'inoculation de bactéries comme *A. brasilense*, qui

produisent de l'AG, améliore la germination du blé et du soja et favorise une croissance végétale rapide, notamment en conditions de stress salin (Vaishnav *et al.*, 2015). Par ailleurs, Jha *et al.* (2023) ont montré que des traitements avec *P. aeruginosa* et *B. megaterium*, produisant à la fois de l'AG et de l'AIA, ont un effet bénéfique sur la germination des graines de pois d'Angole (*Cajanus cajan* L.) soumises à un stress hydrique.

-Les CK, hormones essentielles des plantes, jouent un rôle important dans la stimulation de la division cellulaire et la production de nouvelles cellules. Elles régulent diverses fonctions liées à la croissance et au développement. Elles augmentent la conductance stomatique et favorisent la division cellulaire et la différenciation durant le développement des feuilles, ce qui améliore le nombre de faisceaux vasculaires, la formation du xylème et du phloème, ainsi que le nombre de cellules par unité de surface foliaire notamment l'élongation des racines, l'activité des méristèmes, la formation des racines latérales et des nodules (Ghosh *et al.*, 2019 ; Liu *et al.*, 2019 ; Goswami et Deka, 2020 ; Fadigi *et al.*, 2022). Plusieurs bactéries, notamment celles des genres *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Pantoea*, sont capables de synthétiser et de libérer des CK (Ghosh *et al.*, 2019 ; Goswami et Deka, 2020 ; Peng *et al.*, 2023). Par exemple, *Bacillus subtilis* a augmenté les niveaux de CK dans les plantes soumis à un stress salin. L'inoculation avec *B. subtilis* producteur de CK a conduit à une régulation positive de l'expression du gène, responsable du flux des nutriments dans les racines (Martynenko *et al.*, 2022).

Les CK influencent également la structure et la fonction de la photosynthèse. En outre, elles favorisent le développement des chloroplastes en augmentant leur nombre et en renforçant la formation des granas (empilement des thylakoïdes). Elles jouent aussi un rôle protecteur contre le stress oxydatif en dégradant les ROS, retardant la sénescence en diminuant l'expression des gènes associés au vieillissement et en inhibant les enzymes qui peuvent nuire à la photosynthèse (Liu *et al.*, 2019 ; Ahluwalia *et al.*, 2021).

Par exemple, Selvakumar *et al.* (2015) ont montré que l'inoculation de plants de tomate avec des bactéries productrices de CK, comme *Citricoccus zhacaiensis* et *B. amyloliquefaciens*, a permis d'améliorer la photosynthèse, la transpiration, le contenu relatif en eau et le rendement lors de périodes de stress hydrique. De même, l'inoculation de sureau de Williams (*Sambucus williamsii*) avec la bactérie *Acinetobacter calcoaceticus* X128 a montré des effets positifs sous stress hydrique, augmentant la conductance stomatique, facilitant l'échange de gaz et préservant les pigments photosynthétiques en diminuant la dégradation de la chlorophylle (Liu *et al.*, 2019).

Dans une étude de Ghosh et *al.* (2019), des semis d'*A. thaliana* traités avec des souches de *P. aeruginosa* PM389 produisant des hormones de croissance (AG, AIA, CK) ont montré une atténuation des effets du stress hydrique, se traduisant par une augmentation du poids frais et sec et du contenu en eau par rapport aux plantes non infectées. Parallèlement, Rashid et *al.* (2022) ont démontré que l'utilisation de souches tolérantes à la sécheresse, comme *B. megaterium* et *B. licheniformis*, produisant des phytohormones (AIA, ABA, CK), améliore significativement les paramètres de croissance du blé, notamment l'indice de germination et la vigueur des plantules en conditions de stress hydrique.

-L'acide salicylique (AS), sécrété par les bactéries, est un composé phénolique bien connu impliqué dans la régulation de la croissance et du développement des plantes et de leurs réponses au stress. Il fonctionne comme une molécule de signalisation sous stress, induit des gènes qui agissent comme antioxydants, chaperons, protéines de choc thermique, et enzymes. Il induit également les gènes responsables de la synthèse de métabolites secondaires (Tsukanova et *al.*, 2017 ; Ashok Kumar et *al.*, 2019).

-L'acide jasmonique (AJ) est également impliqué dans la résistance au stress abiotique (Tsukanova et *al.*, 2017 ; Fadigi et *al.*, 2022)

5. 2. 2. Réduction de la production d'éthylène de stress par l'ACC désaminase

L'éthylène est une hormone essentielle pour la croissance des plantes, régulant des processus comme la germination, l'élongation des racines, la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et la réponse au stress environnemental (Glik et *al.*, 2014 ; Singh et *al.*, 2022). En réponse à des conditions de stress telles que la salinité, la sécheresse ou la présence de métaux lourds, la production d'éthylène augmente, entraînant une réduction de la croissance des racines et des tiges, ce qui impacte négativement le rendement des plantes (He et *al.*, 2021 ; Murali et *al.*, 2021 ; Gupta et *al.*, 2022).

Les PGPB utilisent l'enzyme l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) désaminase pour atténuer les effets néfastes de l'éthylène. Cette enzyme hydrolyse l'ACC, le précurseur de l'éthylène, en ammoniacque et en α -cétobutyrate, réduisant ainsi les niveaux d'éthylène endogène. Des gènes d'ACC (*acdS*) ont été identifiés dans diverses souches bactériennes (Glik et *al.*, 2014 ; Murali et *al.*, 2021).

Les PGPB possédant une ACC désaminase, comme certaines souches d'*Agrobacterium*, *Pseudomonas* et *Rhizobium*, ont montré une capacité à améliorer la tolérance des plantes au stress, favorisant une croissance accrue des racines. En facilitant une meilleure absorption d'eau

et de nutriments, ces bactéries aident les plantes à mieux résister aux conditions environnementales difficiles.

L'étude de Zafar-ul-Hye et *al.* (2019) a révélé que l'utilisation individuelle ou combinée d'*Agrobacterium fabrum* et de *B. amyloliquefaciens*, producteurs d'ACC désaminase, améliore la croissance des plants de blé en augmentant la croissance végétale et les concentrations de nutriments, tout en activant les systèmes antioxydants.

Wang et *al.* (2016) ont montré que l'inoculation des pois (*Pisum sativum* L.) avec *Variovorax paradoxus* 5C-2, produisant de l'ACC désaminase, réduit les dommages causés par le stress salin en maintenant l'équilibre ionique. Les légumineuses inoculées avec des souches ayant une ACC désaminase affichent une meilleure absorption de l'azote et une augmentation du nombre de nodules (Etesami et Maheshwari, 2018 ; Bessadok et *al.*, 2020). Des co-inoculations, comme celles de Calicotome velue (*Calicotome villosa*) avec rhizobiums et *Variovorax sp.* CT7.15, montrent une augmentation du nombre de nodules grâce à la réduction de l'éthylène (Bessadok et *al.*, 2020).

Dans le cadre de la tolérance aux métaux lourds, des PGPB comme *Enterobacter sp.* atténue le stress dû au cadmium en réduisant l'éthylène et favorise l'allongement des racines et l'augmentation significative de la teneur en chlorophylle totale des plantes de riz (*Oryza sativa* L.) (Pramanik et *al.*, 2018). Enfin, des bactéries telles que *Bacillus gibsonii* PM11 et *B. xiamenensis* PM14, productrices d'ACC désaminase, montrent une tolérance aux métaux lourds et améliorent la croissance des plantes de lin (*Linum usitatissimum*) en augmentant la longueur des racines et des tiges, le poids frais et sec, ainsi que la teneur en chlorophylle, en proline et en enzymes antioxydantes (Zaineb et *al.*, 2020).

Cette enzyme peut soulager plusieurs stress. Récemment, plusieurs études ont rapporté que *P. fluorescens* contenant l'ACC désaminase améliore la résistance des plantes aux solutions salines et fournit un rendement accru par rapport à celles inoculées avec des souches de *Pseudomonas* dépourvues d'ACC désaminase. Cependant, la teneur en sodium de la plante n'a pas diminué alors que l'absorption du phosphore et du potassium était légèrement augmentée, ce qui a contribué en partie à l'activation des processus de réduction de l'effet nocif du sel. Les bactéries ont également augmenté l'efficacité de la consommation d'eau dans des conditions salines et ont réduit la suppression de la photosynthèse (Murali et *al.*, 2021).

5. 2. 3. Amélioration de l'absorption des nutriments

Les stress abiotiques provoquent une carence et un déséquilibre des nutriments. Une stratégie efficace pour atténuer ces stress consiste à gérer correctement les nutriments des plantes. Les plantes stressées ont besoin de nutriments supplémentaires pour atténuer les effets nocifs des stress environnementaux. Cependant, les PGPB peuvent aider les plantes à accumuler des nutriments du sol, augmenter ainsi leur disponibilité et diminuer la dépendance aux engrais chimiques (Etesami et Maheshwari, 2018). Les PGPB aident les plantes hôtes à absorber les nutriments en abaissant le pH du sol et en produisant des agents chélateurs, qui sont considérés comme des mécanismes directs favorisant la croissance des plantes (Kour et *al.*, 2020 ; Glick, 2012). En situation de stress (salinité, sécheresse, métaux lourds), la croissance des racines est souvent compromise, limitant l'absorption des nutriments. Toutefois, les PGPB capables de produire AIA et d'exprimer l'ACC désaminase qui stimulent la croissance racinaire, augmentent la surface des racines, améliorent l'exsudation racinaire et offrent davantage de sites de liaison pour les nutriments, facilitant ainsi leur absorption par les plantes (Ali et *al.*, 2021 ; Mellidou et *al.*, 2021; Zarei et *al.*, 2022).

-L'azote joue un rôle majeur dans la croissance des plantes, étant essentiel pour la synthèse des acides aminés, des protéines, de l'ADN et de la chlorophylle, tous nécessaires à la photosynthèse. Un apport adéquat d'azote est fondamental pour améliorer la qualité et le rendement des cultures (Etesami et *al.*, 2018 ; Giannelli et *al.*, 2022 ; De-Oliveira Lopes et *al.*, 2022). Les bactéries fixatrices d'azote, qu'elles soient symbiotiques (comme *Rhizobium*) ou non symbiotiques (telles que *Frankia* ou *Azotobacter*), convertissent l'azote atmosphérique en ammoniac (NH₃) grâce à l'enzyme nitrogénase. Environ 80 % de cette fixation est assurée par des associations symbiotiques, tandis que le reste provient de systèmes libres ou associatifs. Parmi les rhizobactéries non symbiotiques, on trouve des genres comme *Azoarcus*, *Azotobacter*, et *Pseudomonas*, qui stabilisent l'azote et le rendent accessible aux plantes (Etesami et *al.*, 2018 ; Zarei et *al.*, 2022 ; Giannelli et *al.*, 2022).

L'inoculation des cultures avec des PGPB fixateurs de N₂ favorise la croissance des plantes, réduit l'utilisation de pesticides et de fertilisants, et aide à rétablir les niveaux d'azote dans les sols appauvris. Des études montrent que les plantes inoculées absorbent davantage d'azote et présentent une croissance améliorée, tandis que les carences en azote se manifestent par des feuilles jaunissantes et une croissance ralentie.

Des bactéries comme *Azospirillum baldaniorum* et *Bradyrhizobium* montrent des effets bénéfiques en conditions de salinité, en améliorant la tolérance au sel et en augmentant la

disponibilité de divers composés azotés (De-Oliveira Lopes et *al.*, 2022). Un exemple concret est l'utilisation d'*Azotobacter chroococcum* 76A pour inoculer des tomates, ce qui améliore la disponibilité de l'azote et la tolérance au sel en modulant plusieurs gènes clés, notamment ceux liés au transport de l'ammonium (*AMT2*), au transport du nitrate (*NRT2.1*), et à la réduction des nitrates et des nitrites (*NR* et *NiR*). De plus, l'expression de gènes impliqués dans la protection contre le stress abiotique est également augmentée (Van Oosten et *al.*, 2018).

-Le phosphore est un macro-nutriment essentiel pour la croissance des plantes, jouant un rôle clé dans la synthèse des acides nucléiques, des phospholipides et de l'ATP. Bien qu'abondant, la disponibilité du phosphore pour les plantes est limitée, car il se présente principalement sous des formes insolubles. Les plantes n'absorbent le phosphore que sous deux formes solubles : les ions monobasiques (H_2PO_4^-) et dibasiques (HPO_4^{2-}) (Bhardwaj et *al.*, 2022).

Les PGPB sont cruciales pour rendre le phosphore accessible aux plantes. Des genres tels qu'*Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas* et *Rhizobium* sont connus pour leur capacité à solubiliser le phosphate. Les PGPB améliorent la disponibilité du phosphore dans le sol par deux mécanismes. Tout d'abord, elles solubilisent le phosphate en sécrétant des acides organiques à faible poids moléculaire, (citrate, lactate, succinate, acide carboxylique et acide 2-céto-gluconique), qui acidifient la rhizosphère. Deuxièmement, elles contribuent à la minéralisation du phosphore organique grâce à l'activité des phosphatases, des enzymes qui décomposent les esters phosphoriques, libérant ainsi des ions phosphates (Anzuay et *al.*, 2017 ; Xu et *al.*, 2019 ; Giannelli et *al.*, 2022; Bhardwaj et *al.*, 2022)

Des études montrent que des bactéries comme *Bacillus sp.* et *P. fluorescens* augmentent l'absorption du phosphore, notamment chez le maïs et l'arachide en conditions de stress salin (Anzuay et *al.*, 2017). Certaines souches de *Bacillus* ont également montré des effets positifs sur le blé, notamment en augmentant la biomasse racinaire et la résistance à la sécheresse grâce à la solubilisation du phosphate et à l'augmentation de l'AIA (Timmusk et *al.*, 2014). L'utilisation de PGBP solubilisant le phosphate peut également jouer un rôle important dans la remédiation des sols contaminés par des métaux lourds. Ces bactéries sont capables d'immobiliser ces métaux en formant des complexes de phosphate insolubles, ce qui réduit leur disponibilité pour les plantes et favorise ainsi leur croissance (Xu et *al.*, 2019 ; Wang et *al.*, 2024). Par exemple, des espèces comme *Pantoea ananatis* et *B. thuringiensis* peuvent libérer du phosphore soluble à partir du phosphate de roche. En interagissant avec des ions Pb^{2+} , elles

gènèrent des composés insolubles, contribuant à la décontamination du sol tout en améliorant la photosynthèse des plantes (Xu et al., 2019).

-Le potassium est un nutriment essentiel pour les plantes, jouant un rôle clé dans diverses fonctions biologiques, notamment l'activation des enzymes, l'ajustement osmotique, la régulation du potentiel membranaire, et le maintien de l'équilibre du pH cytoplasmique (Bhardwaj et al., 2022 ; Zarei et al., 2022). Il contribue à maintenir la turgescence cellulaire et à réguler l'ouverture et la fermeture des stomates, ce qui est particulièrement important dans des conditions environnementales stressantes (Saghafi et al., 2019 ; Bhardwaj et al., 2022 ; Zarei et al., 2022). Cependant, sa disponibilité dans le sol est souvent limitée, car la majeure partie se trouve sous forme de minéraux insolubles. Cela peut limiter la capacité des plantes à accéder à ce nutriment (Saghafi et al., 2019 ; Giannelli et al., 2022).

Les PGPB, telles qu'*Acidithiobacillus ferrooxidans*, *Bacillus edaphicus*, *Bacillus mucilaginosus*, *Burkholderia*, *Paenibacillus*, et *Pseudomonas*, sont capables de solubiliser le potassium. Ces souches aident également à maintenir un ratio K^+/Na^+ optimal, essentiel en conditions de stress salin. Par exemple, l'inoculation de blé avec des PGPR tolérantes au sel a montré une meilleure croissance, une augmentation de proline et de chlorophylle, ainsi qu'une réduction des niveaux de sodium, contribuant à un meilleur équilibre des nutriments (Bhardwaj et al., 2022 ; Giannelli et al., 2022 ; Romero-Munar et Aroca, 2023).

De plus, des études ont démontré que certaines souches de PGPB augmentent l'absorption de K^+ tout en réduisant celle de Na^+ , améliorant ainsi la tolérance au stress salin. L'expression de gènes de transporteurs de potassium dans les racines a également été régulée par ces bactéries, ce qui permet aux plantes d'optimiser leur homéostasie ionique (Giannelli et al., 2022 ; Romero-Munar et Aroca., 2023).

-Le fer est essentiel à la croissance des plantes, jouant un rôle clé dans la photosynthèse et la respiration. Bien qu'abondant, il est souvent présent sous forme d'ions ferriques (Fe^{3+}), peu assimilable, ce qui peut entraîner des carences et réduire les rendements, particulièrement dans des conditions de sécheresse et de sols calcaires. Les PGPB peuvent résoudre les carences en fer en produisant des sidérophores qui sont de petits composés organiques (400–1000 Da) ayant une forte affinité pour les ions Fe^{3+} . Ces agents augmentent la disponibilité du fer dans les sols pauvres, favorisant ainsi la croissance végétale (Etsami, 2018 ; Saghafi et al., 2019 ; Gaurave Yadave et al., 2023). Les plantes peuvent absorber le fer de ces complexes sidérophores- Fe^{3+} directement ou sous forme d'ions ferreux (Fe^{2+}) après réduction. Les phytosidérophores, produits par les plantes, échangent des ligands avec les sidérophores bactériens, rendant le fer

plus accessible (Etsami, 2018 ; Priya Mishra et *al.*, 2021). Ainsi, les sidérophores jouent un rôle crucial dans la lutte contre les carences en Fe, favorisant la croissance des plantes et leur résistance aux pathogènes.

Les sidérophores sont classés en hydroxamate, catécholates et carboxylates. *Rhizobium meliloti* produit des sidérophores carboxylates, tandis que *P. fluorescens* génère des sidérophores mixtes. *P. aeruginosa* synthétise la pyoverdine, la pyochéline et la pseudopaline, ciblant également le nickel (Ni) et le zinc (Zn). La production de sidérophores augmente en réponse à des stress environnementaux comme le Cd, l'aluminium (Al) et l'arsenic (As). Ces molécules peuvent se lier à divers métaux lourds, formant des complexes stables qui réduisent leur toxicité, limitent le stress oxydatif et favorisent la survie des bactéries dans des environnements contaminés (Etsami et *al.*, 2018 ; Madline et *al.*, 2021 ; Wang et *al.*, 2024).

L'inoculation avec *Enterobacter* sp. EG16 a montré une amélioration significative de la croissance des plantes *Hibiscus cannabinus*, en favorisant l'absorption du fer et en immobilisant le Cd, ce qui réduit sa disponibilité dans le sol (Chen et *al.*, 2017). De même, une étude sur les pois chiches (*Cicer arietinum*) inoculés avec *P. fluorescens* PGPR-7 a révélé des améliorations notables des paramètres de croissance, en présence de niveaux élevés de Cd, grâce à la production de sidérophores (Syed et *al.*, 2023). Cette souche a également montré des effets de détoxification, réduisant l'absorption de Cd par les racines des plantes.

-Autres minéraux : le soufre est également nécessaire aux plantes car il intervient dans la production d'acides aminés comme la méthionine et la cystéine. De plus, le soufre agit comme un groupe prothétique/cofacteur dans de nombreux métabolites primaires et secondaires (Kumar et *al.*, 2020). Le calcium est un autre nutriment clé impliqué dans les processus physiologiques des plantes. Il agit comme un second messager pour les signaux externes, améliorant ainsi le fonctionnement global des plantes. De plus, le calcium est nécessaire à la stabilisation et à la structure de la paroi et de la membrane cellulaires. Il régule également divers processus enzymatiques, métaboliques et hormonaux (Rivas-Sendra et *al.*, 2017). Le magnésium joue un rôle notable dans la fixation du carbone, la croissance des plantes, la synthèse de la chlorophylle, le processus de reproduction, la régulation de la stabilité de la membrane cellulaire, les activités enzymatiques et le transport des glucides ; par conséquent, il aide les plantes à adopter des mécanismes de défense en cas de stress abiotique. Les micronutriments tels que le cuivre, le molybdène, le zinc, le chlore, le manganèse et le bore contribuent à améliorer la santé des plantes, à augmenter la production de biomasse, à améliorer l'efficacité de l'utilisation de l'eau et à fournir une réponse systémique contre les stress

abiotiques. L'absence de l'un de ces nutriments essentiels peut entraver la croissance des plantes et réduire le rendement (Jalal et *al.*, 2023).

5. 2. 4. Exopolysaccharides (EPS)

Les racines libèrent généralement une variété de métabolites secondaires comme des acides organiques, des composés phénoliques, des sidérophores, des acides aminés et des phytohormones. Ces composés servent de chimio-attractants pour les PGPB et facilitent la colonisation compétitive par le biais d'interactions électrostatiques, conduisant à la génération d'un biofilm (Droque et *al.*, 2013 ; Feng et *al.*, 2021). Les EPS bactériens sont des polymères extracellulaires qui sont synthétisés en réponse à des signaux environnementaux comme moyen d'échange d'énergie. Les EPS sont constituées d'un mélange complexe de différentes biomolécules, créant une matrice structurelle qui comprend des sucres, des polysaccharides, des enzymes, des protéines, des sucres aminés, des lipides, des glycoprotéines et des substances humiques (Mishra et Jha, 2017). La production d'EPS contribue à la micro-agrégation du sol en générant une gaine organo-minérale, assurant la stabilité et améliorant la structure du sol dans des circonstances défavorables (Costa et *al.*, 2018). De plus, la production d'EPS peut améliorer la perméabilité à l'eau, augmenter la fertilité et la stabilité du sol, améliorer l'absorption des nutriments par les racines et favoriser la croissance des plantes, la surface foliaire et la teneur en chlorophylle, tout en contribuant au maintien des fonctions physiologiques et métaboliques sous stress abiotique.

En période de stress osmotique, les EPS forment des biofilms hydrophiles sur les racines, augmentant la capacité de rétention d'eau du sol. Des études montrent également que les PGPR améliorent la disponibilité en eau pour les plantes en modifiant la structure du sol et les propriétés de l'eau, comme la tension superficielle et la viscosité (Zheng et *al.*, 2018). Des souches comme *P. agglomerans*, *Rhizobium spp.*, *Bacillus spp.* et *Pseudomonas spp.* améliorent la croissance des plantes sous stress hydrique, salin et métaux lourds (Faddigi et *al.*, 2022 ; Ansari et *al.*, 2023). L'inoculation de *Pseudomonas azotoformans* FAP5, une bactérie productrice d'EPS, améliore significativement la croissance du blé en augmentant la germination, la longueur des racines, la biomasse végétale et la tolérance à la sécheresse (Ansari et *al.*, 2021). Cette amélioration est due à l'agrégation des structures d'absorption racinaire, facilitant l'absorption d'eau et de nutriments, tout en maintenant un potentiel hydrique élevé autour des racines. De plus, l'inoculation augmente le potentiel osmotique et le contenu en chlorophylle, ainsi que le niveau d'osmolytes, permettant aux plantes de mieux résister à la

sécheresse. Des études ont montré que d'autres souches comme *Enterobacter hormaechei* DR16 et *P. fluorescens* D11 et DR7 favorisent la germination et la croissance des plantes dans des conditions de sécheresse, notamment en augmentant l'humidité du sol et le rapport de la surface racinaire à la taille des racines (RAS/RT) (Niu et al., 2018).

La production d'EPS est essentielle pour la formation des biofilms qui sont caractérisées par la présence de polymères extracellulaires complexes. L'établissement de biofilms peut stimuler la colonisation des racines des plantes par des micro-organismes (Niu et al., 2018). Les biofilms peuvent stimuler la survie des PGPB dans des conditions extrêmes, influençant ainsi positivement la croissance et le rendement des plantes hôtes (Lu et al., 2019 ; Liu et al., 2022). Par exemple, un mutant de *B. amyloliquefaciens* FZB42 déficient en EPS a montré une capacité réduite à induire la tolérance à la sécheresse chez *A. thaliana* en raison d'une colonisation diminuée. D'autres souches comme *P. aeruginosa* ZNP1 et PM 389, et *Bacillus endophyticus* J13 et *Bacillus tequilensis* J12, capables de produire une grande quantité d'EPS, atténuent les effets du stress osmotique chez *A. thaliana*, améliorant la colonisation et augmentant le poids frais et sec et la teneur en eau des plantes par rapport aux témoins non inoculés (Ghosh et al., 2019).

Les PGPB qui produisent des EPS jouent un rôle essentiel dans la réduction de l'accumulation de Na^+ dans les plantes, en liant ces cations et en limitant leur migration vers les feuilles. Cela aide à atténuer les déséquilibres nutritionnels causés par le stress salin (Etesami et Beattie, 2018 ; Ansari et Ahmad, 2018, 2019 ; Saghafi et al., 2019 ; Haroon et al., 2023). Les groupes fonctionnels présents dans les EPS, tels que les hydroxyles, sulfhydryles, carboxyles et phosphoryles, sont essentiels pour cette capacité de chélation (Ansari et Ahmad, 2018, 2019). En plus de cela, les EPS aident à réguler l'ajustement osmotique et à renforcer le système de défense antioxydant des plantes, en neutralisant les ROS grâce à leur composition en lipides et polysaccharides (Haroon et al., 2023 ; Giannelli et al., 2023). Des études montrent que des bactéries comme *B. tequilensis* et *Pseudomonas simiae* MHR6 améliorent la croissance des plantes, sous stress salin, en augmentant la concentration en pigments photosynthétiques et en réduisant les niveaux de peroxyde d'hydrogène. Les EPS favorisent également un meilleur rapport K^+/Na^+ et $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, contribuant ainsi à un meilleur équilibre nutritionnel (Vaishnav et al., 2016). Enfin, la formation de gaines racinaires (rhizosheath) pourrait limiter l'absorption passive de Na^+ , offrant une protection supplémentaire contre le stress salin. Ces mécanismes renforcent l'importance des PGPB producteurs d'EPS dans la gestion du stress salin et l'amélioration de la santé des plantes (Morcillo et Manzanera, 2021).

Les EPS produits par des PGPB tolérantes aux métaux lourds jouent un rôle essentiel dans la résistance des plantes face à ces polluants. Ces EPS possèdent des propriétés physicochimiques qui leur permettent de se lier à des métaux lourds comme le Cd, le Pb et le cuivre (Cu). Grâce à leurs groupes fonctionnels chargés négativement, ils favorisent la biosorption des cations métalliques, formant des complexes stables qui réduisent leur biodisponibilité et, par conséquent, leur toxicité pour les plantes (Mukherjee et *al.*, 2019 ; Chen et *al.*, 2021 ; Wang et *al.*, 2024)

Les EPS peuvent également piéger des oxydes et des sulfures de métaux, formant ainsi un « piège » qui limite leur circulation dans le sol. Des études ont montré que certaines bactéries, telles que *Bacillus gibsonii* et *Halomonas* sp., améliorent la croissance des plantes en réduisant le stress causé par les métaux lourds. De plus, les EPS protègent les micro-organismes de la toxicité des métaux et favorisent la production d'hormones bénéfiques pour la croissance, même en présence de contaminants comme le chrome (Karthik et *al.*, 2017). En outre, les EPS riches en protéines présentent une capacité accrue d'adsorption de polluants organiques tels que le benzène et le toluène, ce qui leur confère un potentiel significatif pour la bioremédiation des milieux contaminés (Chen et *al.*, 2021).

5. 2. 5. Ajustement osmotique et synthèse de solutés compatibles

L'ajustement osmotique est essentiel pour permettre aux plantes de résister au stress causé par la sécheresse ou la salinité. Ce mécanisme repose sur l'accumulation de solutés compatibles, tels que la proline, la glycine bêtaïne, le saccharose, le mannitol, le malate, le tréhalose et des ions inorganiques comme le calcium. Ces osmolytes aident à maintenir l'équilibre hydrique et la turgescence cellulaire, même en conditions défavorables (Mishra et *al.*, 2021 ; Cherif-Silini et *al.*, 2021). Cependant, leur synthèse nécessite une quantité significative d'énergie, ce qui peut ralentir la croissance des plantes en redirigeant les ressources métaboliques vers la production de ces composés, au détriment des processus de croissance et de développement (Giannelli et *al.*, 2023). Ainsi, bien que l'ajustement osmotique soit important pour la survie, il peut avoir des effets négatifs sur la productivité des plantes.

Les PGPB jouent un rôle clé dans la résistance des plantes aux stress environnementaux. Ces bactéries produisent des osmolytes qui, en synergie avec ceux des plantes, améliorent leur capacité à faire face à des conditions défavorables. De plus, certaines PGPB stimulent la production d'osmoprotecteurs, tels que la proline, au sein des plantes.

-La proline est essentielle pour la survie cellulaire dans des environnements stressants. Elle maintient la turgescence cellulaire, prévient la dégradation de la chlorophylle, stabilise les structures cellulaires (protéines, membranes, lipides) et aide à réguler le pH cytosolique. Grâce à ces fonctions, la proline s'avère être un osmoprotecteur efficace, favorisant la photosynthèse et la santé globale des plantes, et renforçant ainsi leur résilience face aux stress abiotiques.

La proline joue également un rôle essentiel dans la récupération des plantes après un stress en fournissant du carbone, de l'azote et de l'énergie, ce qui favorise leur croissance (Ahluwalia et al., 2021). En tant que molécule de signalisation multifonctionnelle, la proline augmente la tolérance des plantes au stress grâce à ses propriétés osmolytiques, son rôle de chélateur de métaux et ses capacités antioxydantes (Yasin et al., 2018). Elle protège les plantes en détoxifiant les espèces réactives de l'oxygène et en contribuant à l'ajustement osmotique, établissant ainsi une corrélation positive entre son accumulation et la tolérance au stress (Ahluwalia et al., 2021 ; Ngumbi et Klopper, 2016 ; Zarei et al., 2022). La régulation des niveaux de proline dans les cellules végétales est contrôlée par deux gènes principaux : la $\Delta 1$ -pyrroline-5-carboxylate synthétase (*P5CS*) et la proline déshydrogénase (*ProDH*), soulignant son importance dans les réponses aux stress (Ahluwalia et al., 2021 ; Sati et al., 2022). Une étude de Shavalikohshori et al. (2019) a montré que le blé exposé à la salinité et au cadmium (Cd^{2+}) présente une augmentation des niveaux de Cd^{2+} et du ratio Na^+/K^+ , avec une hausse de l'expression des gènes de dégradation de la proline. En revanche, l'inoculation avec *Pseudomonas sp.*, améliore la tolérance au stress en augmentant la biosynthèse de la proline et en réduisant le ratio Na^+/K^+ et les niveaux de Cd^{2+} . Par ailleurs, *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 renforce la résistance des plants de riz au stress hydrique et salin grâce à la production d'osmolytes. Enfin, *Bacillus fortis* SSB21 améliore la croissance des plants de poivron sous stress salin, en augmentant la biosynthèse de la proline et l'expression de gènes liés au stress.

-La glycine bêtaïne (GB) est un osmoprotecteur qui stabilise les membranes et les protéines, renforçant ainsi la photosynthèse des plantes en conditions de stress. Sa production augmente face à la salinité et à la sécheresse, ce qui lui confère un rôle adaptatif vital. Des études montrent qu'un taux élevé de GB et de proline améliore la tolérance à la sécheresse chez *A. thaliana*, notamment par une meilleure teneur en eau, une augmentation de la chlorophylle et une réduction des niveaux de MDA. De même, l'inoculation de sorgo commun avec des souches tolérantes à la sécheresse augmente l'accumulation d'osmolytes, améliorant ainsi la croissance et la stabilité membranaire.

Les sucres jouent un rôle essentiel dans la protection des cellules végétales face au stress osmotique grâce à deux mécanismes principaux. D'une part, ils stabilisent les protéines et les membranes en remplaçant l'eau et en formant des liaisons hydrogène, ce qui préserve l'intégrité des structures cellulaires (Zarei et al., 2022). D'autre part, en conditions de déshydratation, les sucres favorisent la formation de biocristaux, qui créent des structures stables protégeant ainsi les cellules des dommages (Zarei et al., 2022 ; Niu et al., 2022). En outre, les sucres influencent divers processus physiologiques, tels que la croissance et la sénescence. Par exemple, l'inoculation avec *Streptomyces pactum* Act12 a montré une amélioration du développement des plants de blé, associée à une augmentation des niveaux de proline et de sucres (Li et al., 2020).

L'inoculation avec des PGPB, comme *Enterobacter cloacae* PM23, améliore la croissance des plantes de maïs en stress salin en augmentant les niveaux de proline, de GB et de sucres solubles, tout en réduisant le stress oxydatif (Ali et al., 2022). Cependant, d'autres études montrent que certaines PGPB, comme *Klebsiella* sp. IG 3 sur *Avena sativa*, peuvent accroître les sucres solubles tout en diminuant la proline, ce qui indique une modulation variable des osmolytes. Ces résultats indiquent que les PGPB contribuent dans la résistance des plantes au stress salin en influençant les niveaux d'osmolytes, avec des observations similaires chez d'autres espèces comme le blé et les pois chiches.

-Le tréhalose, un disaccharide non réducteur, est un osmolyte important dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques tels que la sécheresse et la salinité. Synthétisé par l'enzyme tréhalose-6-phosphate synthétase, il contribue à la protection cellulaire en stabilisant les membranes lipidiques et en empêchant l'agrégation des protéines. Des recherches menées sur des souches mutantes de *Pseudomonas* sp. UW4 ont montré que la surexpression du tréhalose renforce la protection des plantes, tandis que les déficiences dans les gènes liés à sa production entraînent des effets négatifs. Par ailleurs, l'expression des gènes *otsA* et *otsB* chez *P. putida* KT2440 a été associée à une meilleure résistance à la sécheresse chez les plants de tomate et de poivron (Vílchez et al., 2016).

5.2.6. Modification du mécanisme de défense antioxydant

De nombreuses études ont démontré que l'utilisation de PGPB renforce la capacité des plantes à faire face au stress oxydatif induit par les ROS. Cela se traduit par une amélioration de l'activité antioxydante, tant enzymatique que non enzymatique. Cette intervention entraîne une réduction des niveaux de H₂O₂, des fuites d'électrolytes et de l'accumulation de MDA, tout

en favorisant la stabilité des membranes et en améliorant diverses fonctions physiologiques des plantes (Chandra et *al.*, 2021 ; He et *al.*, 2021).

Des études ont démontré que l'inoculation avec des PGPB, tels que *Bacillus licheniformis* PB5 et *Pseudomonas plecoglossicida*, améliore la tolérance au stress chez le tournesol (*Helianthus annuus* L.) en favorisant l'expression des enzymes antioxydantes (Yasmeen et *al.*, 2020). Ces effets se traduisent par une réduction du stress oxydatif et une amélioration des paramètres de croissance. Dans le cas des plants de concombre (*Cucumis sativus* L.) soumis à un stress salin, l'inoculation avec *Cerratia fonticola* S1T1 a entraîné une augmentation significative des niveaux d'enzymes antioxydantes (CAT et SOD), contribuant ainsi à l'amélioration des paramètres de croissance (Moon et *al.*, 2023). De plus, chez le blé soumis à un stress hydrique, l'inoculation avec *B. megaterium* a permis d'augmenter les activités des enzymes antioxydantes tout en réduisant les niveaux de MDA et les pertes électrolytiques (Rachid et *al.*, 2021).

Une réduction significative de l'expression des gènes marqueurs de la réponse à la sécheresse, tels que *DREB-1^E* (Dehydration Responsive Element Binding protein 1E) et *ERF-1B* (Ethylene Response Factor 1B), a été observée, accompagnée d'une augmentation de l'expression des gènes *APX1* et *SOD1* chez les plantes de mil communal (*Pennisetum glaucum*) inoculées avec *B. amyloliquefaciens* (Murali et *al.*, 2021). De plus, des PGPB comme *P. putida* et *B. amyloliquefaciens* montrent une tolérance accrue aux pesticides (Imidacloprid, Carbendazim, Glyphosate) dans la rhizosphère du pois chiche, grâce à la modulation de leurs activités enzymatiques antioxydantes ainsi qu'à d'autres activités PGP (Gupta et *al.*, 2022). Enfin, l'inoculation des feuilles d'épinard (*Spinacia oleracea* L.) avec *B. licheniformis* a entraîné une augmentation des activités de SOD, POD et CAT, tout en réduisant les niveaux de MDA, ce qui atténue la phytotoxicité des métaux lourds tels que le Cd et l'As (Asif et *al.*, 2023).

D'autres études montrent que les plantes inoculées avec des PGPB présentent des niveaux d'antioxydants enzymatiques plus faibles en situation de stress. Cela suggère qu'elles subissent moins de stress que celles qui ne sont pas inoculées, probablement en raison de gènes spécifiques présents chez les PGPB, qui interagissent avec les plantes et induisent des réponses adaptées. Les PGPB semblent agir par divers mécanismes, régulant simultanément plusieurs processus en réponse au stress (Mellidou et *al.*, 2021 ; Kerabab et *al.*, 2021 ; Mellidou et Karamanol, 2022).

Par exemple, l'inoculation de semis de blé par *Bacillus atrophaeus* a montré une réduction de l'activité des enzymes antioxydantes (APX, GPX, CAT, SOD) sous stress salin par rapport

aux plantes non inoculées. Quoique, cette inoculation a permis de diminuer le stress oxydatif, d'améliorer la survie et d'accroître des paramètres de croissance tels que le poids frais et sec, ainsi que les niveaux de pigments chlorophylliens, tout en réduisant les taux de MDA. Ce qui suggère que les PGPB sélectionnées peuvent atténuer le stress à un stade précoce qui contribue à la santé et à la croissance des plantes (Kerbab et *al.*, 2021).

5.2.7. Production des composés organiques volatils (VOCs)

Les recherches récentes ont souligné l'importance des PGPB dans l'amélioration de la tolérance des plantes au stress abiotique, principalement par l'intermédiaire des VOCs. Ces composés sont des métabolites secondaires qui servent de messagers chimiques facilitant la communication entre les plantes et les micro-organismes, tant à courte qu'à longue distance. Parmi les VOCs identifiés, on trouve des composés tels que l'éthylène, le tridécane, et l'acétoïne, qui jouent un rôle clé dans le biocontrôle des phytopathogènes et la stimulation des mécanismes de défense des plantes. De plus, ces VOCs contribuent à l'augmentation de la tolérance au stress osmotique, réduisent l'accumulation de sodium dans les tissus foliaires en conditions de stress salin, et favorisent la fermeture stomatique pour minimiser l'évaporation de l'eau. En résumé, les PGPB, via leurs VOCs, améliorent la résilience des plantes face aux stress environnementaux (Yasmin et *al.*, 2021).

Les VOCs, tels que le diméthyl disulfure, le 2,3-butanediol et le 2-pentylfuran, émis par *Pseudomonas pseudoalcaligenes* améliorent la tolérance au stress hydrique chez le maïs en réduisant les niveaux des ROS, en activant les enzymes antioxydantes et en stimulant la production de phytohormones (Yasmin et *al.*, 2021). Les plantes traitées montrent une meilleure croissance et des niveaux d'MDA et de perte d'électrolytes réduits.

Enfin, des VOCs comme l'acétone de *B. amyloliquefaciens* ont montré un impact positif sur les caractéristiques morphologiques des plantes de *Mentha piperita* sous stress salin, augmentant la chlorophylle totale et diminuant les niveaux d'ABA (Cappellari et Banchio, 2020). Les VOCs produits par les souches de PGPB jouent un rôle clé dans l'ITS chez les plantes face au stress environnemental. Une étude sur *B. amyloliquefaciens* FZB42 a montré que les VOCs de cette souche augmentent significativement la teneur en pigments chlorophylliens et en sucres solubles totaux chez *A. thaliana* soumis à des conditions salines. De plus, l'activité des enzymes antioxydantes, telles que la CAT, la SOD et la POD, a été améliorée, renforçant ainsi la capacité des plantes à neutraliser les ROS (Liu et *al.*, 2020). L'expression de gènes associés à la tolérance au sel, comme HKT1 (High-affinity Potassium Transporter 1) et *NHX1*

(Na⁺/H⁺ exchanger 1), est également induite par les VOCs de FZB42, contribuant à l'homéostasie ionique. Des travaux utilisant des lignées mutantes d'*A. thaliana* ont suggéré que les COV de FZB42 atténuent le stress salin en régulant les voies de signalisation de l'AJ (Liu et al., 2020). Par ailleurs, l'exposition d'*A. thaliana* aux COV, notamment le diméthyl disulfure émis par *Burkholderia pyrrocinia* CNUC9, sous des conditions de 100 mM NaCl, a conduit à une diminution des marqueurs de stress oxydatif et à une amélioration de la croissance végétale (Luo et al., 2022).

5.2.8. Induction des gènes de résistance au stress abiotique

Les recherches sur les PGPB ont mis en évidence leur capacité à induire des réponses moléculaires, renforçant ainsi la résistance des plantes au stress abiotique. Plusieurs études, ont montré l'implication de ces bactéries dans la modulation des gènes liés à la tolérance au stress, notamment ceux régulant l'homéostasie ionique et la régulation osmotique. De plus, les PGPB altèrent l'expression des gènes chez les plantes en régulant à la fois à la hausse et à la baisse les gènes liés aux phytohormones, au métabolisme, à la réponse au stress et à la défense (Etsami, 2018 ; Gomez et al., 2023 ; Bouremani et al., 2023). Les mécanismes spécifiques par lesquels les PGPB agissent dans ce processus peuvent varier en fonction des bactéries, des espèces végétales hôte et du stress.

Les analyses du transcriptome réalisées par Safdarian et al. (2019) ont montré que l'inoculation des plantules de blé avec *Arthrobacter nitroguajacolicus* améliore leur tolérance au sel. Cette amélioration est associée à une augmentation de l'expression de gènes essentiels tels que les cytochromes *P450*, l'*APX*, les transporteurs d'oligopeptides (*OPTs*), les transporteurs *ABC*, ainsi que ceux impliqués dans la biosynthèse de la paroi cellulaire et l'activité antioxydante. Ces gènes jouent également un rôle clé dans l'adaptation aux stress biotiques et abiotiques. De leur côté, Omara et al. (2022) ont démontré que l'inoculation de plants de riz avec *B. megaterium*, *P. azotoformans* et *Rhizobium* sp. favorise une croissance accrue et une meilleure tolérance à la sécheresse. Cela se traduit par une modulation de l'expression de gènes liés à la croissance et à la réponse au stress, notamment *COX1*, *AP2-EREBP*, *GRAM*, *NRAMP6*, *NAM*, *GST* et *DHN*, ainsi que des gènes d'expansion (*EXP1*, *EXP2* et *EXP3*). L'inoculation avec *B. megaterium* induit de manière significative l'expression de ces gènes, conduisant à une amélioration de la croissance et une meilleure résistance au stress hydrique. *Bradyrhizobium japonicum* IRAT FA3 a permis de réduire les niveaux de sodium chez *A. thaliana*. Une analyse par PCR quantitative en temps réel a révélé des variations d'expression des gènes associés aux AJ et au stress abiotique entre les plantes prétraitées avec

B. japonicum et celles non inoculées. Certains gènes liés à la tolérance au sel ont été activés, tandis que d'autres ont été réprimés, ce qui indique le rôle fondamental de *B. japonicum* dans la régulation de la tolérance au sel chez *A. thaliana* (Gomez et al., 2023).

Dans les parties aériennes, le gène de réponse à la sécheresse *RD20*, ainsi que les gènes impliqués dans l'élimination des ROS, *CAT3* et *MDAR2*, ont été surexprimés suite au traitement par *B. japonicum*. Dans les racines, l'expression de *CAT3* et *RD22* a également augmenté, soulignant leur rôle dans la tolérance au sel. De plus, *B. japonicum* a influencé la réduction de l'expression des gènes *RD22*, *MSD1*, *DHAR* et *MYC2* dans les parties aériennes, ainsi que des gènes *DHAR*, *ADC2*, *RD20*, *RD29B*, *GTR1*, *ANAC055*, *VSP1* et *VSP2* dans les racines en réponse au stress salin (Gomez et al., 2023).

Dans le cas des semis de tomate (*Lycopersicon esculentum*), les bactéries *P. aeruginosa* et *Burkholderia gladioli* peuvent atténuer les effets néfastes du stress causé par le Cd sur la photosynthèse ainsi que sur la croissance des racines et des tiges, évaluée par la longueur et le poids frais (Khanna et al., 2019). L'analyse de l'expression génique a révélé une augmentation de l'expression des gènes de transport des métaux, qui a ensuite diminué chez les plantules inoculées.

5. 3. Nouvelle génération de PGPB

Il est prouvé que les PGPB peuvent améliorer la production des cultures dans des conditions de stress. La tendance actuelle serait donc le choix et la sélection de nouvelles PGPB ayant la capacité de résoudre plusieurs problèmes en même temps. Cette nouvelle génération de PGPB dits multitraits (MT-PGPB) serait sélectionnée parmi les bactéries isolées de milieux extrêmes, notamment salin (Cherif-Silini et al., 2021). Ces bactéries sont les meilleures options pour la biorestauration des sols dégradés en raison de leur tolérance et de leur capacité à se développer dans des conditions extrêmes. L'inoculation avec ces MT-PGPB améliore les propriétés physico-chimiques et biologiques du sol (Gu et al., 2020).

Les PGPB sont bénéfiques pour améliorer la production agricole dans des conditions de stress environnemental en adoptant diverses stratégies pour contrer les limites des stress abiotiques et biotiques. Bien que ces bactéries répondent différemment à chaque stress en adoptant un mécanisme spécifique. Cependant, un certain degré de chevauchement est observé dans les réponses de ces PGPB à plusieurs contraintes. Les PGPB peuvent provoquer une induction de la résistance systémique, impliquant divers changements physiologiques et

CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART

biochimiques chez les plantes leur conférant une tolérance aux stress biotiques et abiotiques (Kumar et *al.*, 2021).

Les PGPB possédant toutes les activités de promotion de la croissance et de la tolérance au stress peuvent réduire les effets des différents facteurs environnementaux tels que la salinité, la sécheresse, les inondations, la chaleur, la contamination par les métaux et les polluants organiques, les blessures, les agents pathogènes et les infections par les insectes (Orozco-Mosqueda et *al.*, 2020). Ainsi privilégier l'utilisation d'une PGPB, possédant toutes ces caractéristiques, est une méthode prometteuse, rentable et écologique

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

Partie 1. Les PGPB atténuent les effets néfastes du stress hydrique sur la croissance du blé

Le stress hydrique est un défi multidimensionnel qui induit des changements physiologiques, morphologiques, biochimiques et moléculaires chez les plantes. Des épisodes sporadiques de stress hydrique pendant les stades critiques de croissance peuvent entraîner une réduction substantielle des rendements et, dans certains cas, même une mauvaise récolte (Gao *et al.*, 2023 ; Arora *et al.*, 2023).

Le stress hydrique entraîne de faibles taux de germination et une mauvaise implantation des cultures (Kour *et al.*, 2022) et se manifeste chez les plantes par une pression d'eau réduite, la fermeture des stomates et la génération des ROS, ce qui a un impact négatif sur la photosynthèse, les processus métaboliques et la croissance cellulaire (Shirmohammadi *et al.*, 2020 ; Chieb *et al.*, 2023 ; Gao *et al.*, 2023 ; Jha *et al.*, 2023).

Bien que diverses solutions existent, comme le développement de variétés de cultures résistantes à la sécheresse et l'amélioration de l'efficacité de l'irrigation, nombre d'entre elles sont coûteuses et prennent du temps (Gowtham *et al.*, 2022).

Par conséquent, la recherche des PGPB les plus résistantes à la sécheresse est très bénéfique pour la création de nouveaux inoculant dans les régions arides et semi-arides. Dans ce contexte, plusieurs isolats bactériens, provenant de différentes collections et de plusieurs sites, sont évalués pour leurs caractéristiques de promotion de la croissance des plantes et leur tolérance à divers stress abiotiques. Les bactéries sélectionnées sont testées pour leur capacité à améliorer la croissance des plantes sous stress osmotique. Ainsi, elles sont utilisées comme bioinoculants pour améliorer la germination et la croissance du blé dur (*Triticum durum* L.) dans des conditions de stress hydrique.

1.1. Matériel biologique

Les souches bactériennes (n=24) utilisées dans cette étude proviennent de plusieurs collections du Laboratoire de Microbiologie Appliquée (Université Ferhat Abbas, Sétif, Algérie). Elles sont isolées de plusieurs écosystèmes (Tab. 3) et sont choisies en fonction de leurs multiples performances.

Tab. 3. Isolats bactériens, noms de souches et sites d'échantillonnage.

Isolats bactériens	Sites d'échantillonnage	Références
B6, B10, B16, B22, B25, B28, D12, D13	Sol rhizosphérique de blé et d'orge	Cherif-Silini et <i>al.</i> , 2016
BR5, OR15, RB13	Rhizosphère des halophytes des sols affectés par le sel	Kerbab et <i>al.</i> , 2021
ET11, RK2	Rhizosphère des <i>Terfezia</i>	
S260, GF17	Rhizosphère du palmier dattier	Balla et <i>al.</i> , 2022
Pa	Sol rhizosphérique du blé dur	Boulahouat et <i>al.</i> , 2022
ME1, MN6, MN8, MR1, MR4, MR6, MR8	Rhizosphère et endophytes des halophytes des sols affectés par le sel	Cherif-Silini et <i>al.</i> , 2019
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> FZB42	Souche type	Rabhi et <i>al.</i> , 2019
		Borriess et <i>al.</i> , 2011

1.2. Mesure des activités PGP et de la tolérance au stress abiotique

1.2.1. Solubilisation du phosphate

Le milieu Pikovskaya (PVK) (Annexe 1) liquide contenant du $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ comme source de phosphate est ensemencé par chaque culture bactérienne et incubé à $28 \pm 2^\circ\text{C}/4$ jours. Les cultures sont, ensuite, centrifugées à 3000 rpm/15 min. La quantité de phosphate soluble est mesurée par la méthode colorimétrique d'Olsen (Olsen et Sommers, 1982). La concentration du phosphate est déterminée par la mesure de la DO à 610nm. Une courbe standard est effectuée avec une solution de KH_2PO_4 .

1.2.2. Production de sidérophores

La production de sidérophores est effectuée selon Schwyn et Neilands, (1987) en utilisant le milieu Chrome Azurol S (CAS) (Annexe 2). La production de sidérophores (PS) est évaluée à l'aide de la formule décrite par Cherif-Silini et *al.* (2019) et exprimé en pourcentage :

$$\text{PS (\%)} = \frac{\text{DO du contrôle} - \text{DO de l'échantillon}}{\text{DO du contrôle}} \times 100.$$

1.2.3. Production d'AIA

Le milieu au sel de Winogradsky (WS) (Annexe 3) contenant 2 g/l de tryptophane est inoculé et utilisé pour tester la production d'AIA selon Slama et *al.* (2019). La concentration d'AIA est estimée à l'aide d'une courbe d'étalonnage standard utilisant des solutions d'AIA (0 à 10^{-3}M).

1.2.4. Croissance sur milieu sans azote

Les souches sont testées sur milieu WS (Dworkin et Foster, 1958) pour vérifier leur capacité à pousser sur ce milieu sans azote.

1.2.5. Production d'ammoniac

La capacité de production d'ammoniac est évaluée selon Cherif-Silini et *al.* (2019). L'eau peptonée (Annexe 4) estensemencée et incubée pendant 28 ± 2 °C/72 h. La production d'ammoniac est ensuite révélée par l'ajout de 0,5 ml de réactif de Nessler. Le changement de couleur du jaune au brun indique la production d'ammoniac.

1.2.6. Production de cyanure d'hydrogène (HCN)

Les isolats bactériens sont inoculés dans un milieu HCN (gélose nutritive supplémentée de 4,4 g/l de glycine) et incubés à 28 ± 2 °C/4 jours. Le changement de couleur du papier Whatman vers le rouge-orange, placé à l'intérieur du couvercle de la boîte, imprégné au préalable d'une solution révélatrice (0,5 % d'acide picrique et 2 % de carbonate de sodium) indique la production de HCN (Cherif-Silini et *al.*, 2019).

1.2.7. Production d'ACC désaminase

L'activité de l'ACC désaminase des souches bactériennes est évaluée selon la méthode de Li et *al.* (2011), en utilisant le milieu minimum de Dworkin et Foster (DF) exempt d'azote (Annexe 5). Les culots cellulaires récupérés après culture sur milieu Luria Bertani (LB) (Annexe 6) (28 ± 2 °C/48 h) sont lavés et suspendus dans le milieu DF supplémenté d'ACC (3 mM/l) comme seule source d'azote. Après incubation (28 ± 2 °C/24 h), 0,5 ml de surnageant est mélangé à 1 ml de réactif à la ninhydrine. Le mélange réactionnel est chauffé dans un bain bouillant pendant 30 mn. L'absorbance est mesurée à 570 nm. Le milieu DF non inoculé est utilisé comme blanc. Un isolat bactérien, qui a produit un surnageant de couleur plus foncée que le témoin, est considéré comme utilisant l'ACC.

1.2.8. Production de biofilms

La formation du biofilm est réalisée en utilisant le milieu MSgg (milieu minimum au sel, au glutamate et glycérol) (Annexe 7) (Zeriouh et *al.*, 2014). 5 µl de la culture des souches bactériennes sur bouillon LB sont déposés sur gélose incubé à 28 ± 2 °C /72 h. La morphologie des colonies est observée à la loupe pour la formation de biofilm.

1.2.9. Sélection de souches bactériennes pour leur capacité de tolérance au stress abiotique

Les 24 souches bactériennes sont évaluées pour leur capacité à tolérer le stress hydrique, la salinité, le pH, et la température. Les cultures bactériennes (10^8 cellules/ml) sont cultivées sur un bouillon LB, supplémenté de différentes concentrations de polyéthylène glycol (PEG)-6000 (0 %, 10 %, 20 % et 30 %), de concentrations croissantes de NaCl (0, 200, 400, 600, 800, 1000 et 1200 mM), à différentes valeurs de pH (4, 7, 9 et 11) et incubées à différentes températures (4, 10, 20, 30, 37, 45 et 50 °C) pendant 48 h. La croissance bactérienne est évaluée en mesurant la densité optique (DO) à 600 nm.

1.2.10. Résistance aux métaux lourds

Les niveaux de tolérance des bactéries aux métaux lourds (Pb), (Cd), (Co) et (Hg) sont évalués par leur croissance sur gélose LB contenant différentes concentrations de métaux allant de 0, 100, 250, 500 et 1000 ppm. Les boîtes sontensemencées par spot de 5 μ l (10^8 cellules/ml) et incubées à $28 \pm 2^\circ\text{C} / 24 - 72$ h.

1.2.11. Tolérance aux stress herbicides et fongicides

La tolérance des souches bactériennes aux herbicides et aux fongicides est évaluée en observant leur croissance sur milieu LB solide supplémenté de concentrations de l'herbicide Tribenuron methyl (TBM) (0,1 μ g/ml) et de différents fongicides Agrivil (0,5 μ L/ml), Ortiva (0,83 μ L/ml), Dividend (1 μ L/ml), Equation (0,4 μ L/ml) et Tachigazole (1 μ L/ml) utilisés conformément aux recommandations du produit. Les boîtesensemencées par spot sont incubées à $28 \pm 2^\circ\text{C} / 24-72$ h.

1.2.12. Dépistage de la dégradation de phénanthrène et bisphénol

La capacité des souches bactériennes à dégrader et à utiliser les HAP comme seule source de carbone est évaluée en inoculant 5 μ l d'une suspension bactérienne (10^8 cellules/ml) sur milieu minimum au sel (MSM) (Annexe 8) supplémenté de phénanthrène et de bisphénol (50, 100, 150, 200, 250, 300 mg/l) (Li et al., 2020). Les boîtesensemencées par spot sont incubées à $28 \pm 2^\circ\text{C} / 7$ jours. Les résultats sont exprimés qualitativement négatifs (-) (pas de croissance), ou positifs (+) (présence de croissance) après comparaison avec le témoin.

1.3. Activité PGP des souches sélectionnées sous stress osmotique

Les souches, à savoir ME1, Pa, MR6 et D13, identifiées comme *Providencia vermicola* ME1 (n° accession KU577949), *Pantoea agglomerans* Pa (LMA2) (GQ478021), *Pseudomonas*

knackmussi MR6 (KU577948) et *Bacillus* sp. D13 (GQ478020), respectivement, sont examinés pour leurs performances de croissance sous différents stress abiotiques (pH 4, 9, température 50 °C, NaCl 1000 mM et PEG 30 %). Elles sont ensuite évaluées pour leurs activités PGP (solubilisation du phosphate, production d'AIA et de sidérophores) à différentes concentrations de PEG-6000 (0, 10, 20 et 30 %). L'évaluation quantitative est déterminée selon les méthodes décrites précédemment.

1. 4. Effet des souches bactériennes sur la croissance du blé sous stress hydrique

1. 4.1 Matériel végétal

Les graines de blé dur de la variété Bousselam (*Triticum durum* Lcv Bousselam) sont obtenues auprès de l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC) Sétif, Algérie. Les graines sont stérilisées avec de l'éthanol à 70% / 2 mn, suivi par une solution d'hypochlorite de sodium (NaClO₂) à 2% / 15 mn, puis rincées plusieurs fois à l'eau distillée stérile.

1. 4.2. Test de germination *in vitro*

L'inoculum bactérien des quatre souches sélectionnées (ME1, Pa, MR6, D13) est préparé dans un bouillon LB et incubé ($28 \pm 2^\circ\text{C}/48 \text{ h}$) sous agitation. Les cellules sont centrifugées à 4000 rpm/ 20 mn à 4 °C. Les culots sont lavés deux fois et resuspendus dans une solution saline stérile pour obtenir 10^8 cellules/ml. La germination est réalisée en trois répétitions et cinq traitements : Témoin, ME1, Pa, MR6, D13 en l'absence et en présence de concentrations de PEG-6000 (10% et 20%). Les graines stérilisées sont trempées dans les suspensions bactériennes pendant 30 mn et dans de l'eau distillée pour le témoin. Les graines sont ensuite placées dans des boîtes de Pétri sur une double couche de papier filtre imbibé de 7 ml d'eau distillée stérile ou de solution de PEG (10% et 20%). Les boîtes sont incubées à l'obscurité à $22 \pm 2^\circ\text{C}$. Les graines germées sont comptées après 3, 6, 9 et 11 jours. Les graines sont considérées comme germées lorsque la radicule mesure au moins 3 mm de long. Quatre paramètres sont enregistrés ; le pourcentage final de germination (PFG), l'indice du taux de germination (ITG), l'indice de vigueur de la longueur des plantules (IVLP) et l'indice de vigueur du poids des plantules (IVPP) (Kerbab et *al.*, 2021).

$$\text{PFG} = (\text{Nombre de graines germées} / \text{Nombre total de graines}) \times 100$$

$$\text{ITG} = \text{G3/3} + \text{G6/6} + \text{G9/9} \text{ (G3, G6 et G9 sont les pourcentages de germination à 3, 6 et 9 jours)}$$

IVLP= Longueur du plant (cm) × (%) germination.

IVPP= Poids du plant (mg) × (%) germination.

1. 4.3. Expériences en pots

Ces expériences sont réalisées pour évaluer *in vivo* le potentiel des quatre bactéries sélectionnées pour atténuer le stress hydrique chez le blé. Les graines de blé sont stérilisées et germées pendant 3 jours comme indiqué dans la section précédente. Dix graines germées sont plantées dans des pots en plastique ($\varnothing=10$ cm) (préalablement stérilisés avec une solution d'hypochlorite de sodium NaClO₂) remplis de 750 g de sable lavé et stérilisé (180 °C/2 h pendant 3 jours successifs). Les pots sont préalablement amendés avec solution nutritive d'Hoagland ½ (Annexe 9). Après la levée, le nombre de plantules est réduit à 5 plantules par pot. Les expériences sont conçues avec trois régimes d'irrigation : bien arrosé (100 % CC de la capacité hydrique du champ, la quantité d'eau nécessaire pour saturer le sol), stress hydrique modéré (50 % CC) et stress hydrique sévère (25 % CC). Quatre traitements indiquant le type d'inoculum (ME1, Pa, MR6, D13) et un témoin sans inoculation. Ainsi, les pots sont divisés en cinq groupes avec cinq pots par traitement.

Groupe 1 : témoin négatif : 100 %, 50 % et 25 % CC.

Groupe 2 : inoculé avec ME1 : 100 %, 50 % et 25 % CC.

Groupe 3 : inoculé avec Pa : 100 %, 50 % et 25 % CC.

Groupe 4 : inoculé avec MR6 : 100 %, 50 % et 25 % CC.

Groupe 5 : inoculé avec D13 : 100 %, 50 % et 25 % CC.

Les pots sont organisés selon un plan aléatoire sous une température de 16-26 °C, et une photopériode de 16h/8 h. Une semaine plus tard, un stress hydrique est appliqué en maintenant la teneur en eau des pots à 50% et 25% CC. L'arrosage sous stress est maintenu en mesurant le poids des pots. Deux inoculations sont réalisées, l'une à 10 jours (stade 3 feuilles) et l'autre après 30 jours de croissance des plantes. Chaque pot est inoculé avec 1 ml de chaque culture bactérienne (10⁸ cellules/ml) et 1 ml d'eau physiologique stérile pour le témoin sans inoculation.

1.4.3.1. Analyse des paramètres morphologiques de la croissance du blé

Les plantes sont récoltées après 45 jours de croissance et lavées à l'eau. Les longueurs des tiges et des racines ainsi que leur poids frais sont mesurées. Les poids secs sont mesurés après séchage à 70 °C jusqu'à un poids constant.

1.4.3.2. Mesure de la chlorophylle

La teneur en chlorophylle (chl a, b, a+b et caroténoïdes) sont réalisées selon le protocole décrit par Cherif-Silini et *al.* (2019). 0,25 g de feuilles de chaque échantillon sont coupés en petits segments et homogénéisés dans 5 ml d'acétone à 80 % et conservées à -20 °C pendant une nuit. L'extrait organique est centrifugé à 14 000 rpm/5 mn et l'absorbance du surnageant est mesurée à 663, 645 et 470 nm pour déterminer respectivement les chlorophylles a, b et les caroténoïdes.

$$\text{Chla (mg/g)} = (12,7A663 - 2,69A645)$$

$$\text{Chlb (mg/g)} = (22,9A645 - 4,68A663)$$

$$\text{Chla+b (mg/g)} = \text{Chla} + \text{Chlb}$$

$$\text{Caroténoïdes} = ((1000 A470 - 1,9 \text{ Chla} - 63,14 \text{ Chlb})/214)$$

1.4.3.3. Mesure de la peroxydation lipidique

La teneur en MDA, mesurant la peroxydation lipidique, est déterminée par la réaction à l'acide thiobarbiturique (TBA). 0,2 g de feuilles coupées en très petits morceaux sont macérées dans 1 ml d'acide trichloracétique TCA (0,1 %) pendant une nuit à 4 °C. Après centrifugation à (10000 rpm/5 mn), 0,5 ml du surnageant est mélangé à 2 ml de TCA (20 %) contenant 0,5 % de TBA. Le mélange est chauffé à 95 °C / 30 mn, puis refroidi rapidement dans un bain de glace pour arrêter la réaction. Le mélange est centrifugé et l'absorbance du surnageant est mesurée à 532 nm. La concentration en MDA ($\mu\text{mol/g}$ de poids frais (PF)) est calculée en utilisant le coefficient d'extinction de $155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ (Kerbab et *al.*, 2021).

1.4.3.4. Mesure de la teneur en proline

L'accumulation de proline dans les feuilles et les racines est déterminée par la méthode décrite par Saadaoui et *al.* (2022). 50 mg de chaque échantillon sont homogénéisés dans 1 ml d'éthanol à 40 % (v/v) pendant une nuit à 4 °C. Après centrifugation à 14 000 rpm/10 mn, 0,5 ml du surnageant est ajouté à 1 ml du mélange réactionnel (ninhydrine 1 % (p/v)), acide acétique 60 % (v/v)) chauffé à 95 °C/20 mn puis refroidi à température ambiante. Le mélange centrifugé est mesuré à 520 nm. La concentration de proline exprimée en μg de proline/g de PF est déterminée à l'aide de la courbe standard.

1.4.3.5. Dosage des sucres totaux solubles

La quantification des sucres solubles dans les feuilles et les racines de blé est réalisée selon la méthode décrite par Dubois et *al.* (1956). Dans un premier temps, 0,1 g d'échantillons

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

de feuilles ou de racines sont mélangés à 3 ml d'éthanol à 80 % (v/v) incubés à l'obscurité et à température ambiante pendant 48 heures. Ensuite, les échantillons sont chauffés au bain marie à 80 °C jusqu'à évaporation de l'éthanol. Les échantillons sont ensuite dilués avec 20 ml d'eau distillée. L'absorbance du mélange réactionnel contenant 0,5 ml de l'extrait d'échantillon, 0,5 ml de phénol à 5 % et 2,5 ml d'acide sulfurique concentré est mesurée à 490 nm. L'intensité de la couleur est proportionnelle à la concentration en sucres. La concentration en sucres solubles (mg/g PF) est calculée à l'aide d'une courbe standard.

1.4.3.6. Mesure de la teneur en protéines

La teneur en protéines est déterminée sur 0,25 g de feuilles réduites en poudre fine dans un mortier en utilisant de l'azote liquide. Ces échantillons sont, ensuite, homogénéisés avec 5 ml de tampon phosphate (100 mM, pH 7,5) contenant 1 mM d'EDTA et 0,01 % de Triton X-100. La teneur en protéines solubles (mg/g) est estimée par la technique de Lowry et *al.* (1951) en utilisant l'albumine sérique bovine comme étalon protéique.

1.4.3.7. Dosages des enzymes antioxydantes

- Guaiacol peroxydase (GPX)

La GPX est mesurée selon Kerbab et *al.* (2021). 0,1 ml d'extrait enzymatique est ajouté à 3 ml de mélange réactionnel (tampon phosphate 100 mM pH 6,5, 15 mM guaiacol et H₂O₂ 0,05 %). L'évolution cinétique de l'absorbance à 470 nm est mesurée pendant 2 mn. L'augmentation de l'absorbance indique l'oxydation du guaiacol. L'activité enzymatique est calculée à l'aide du coefficient d'extinction de 26,6 mM⁻¹cm⁻¹ et exprimée en U/mn/mg de protéine.

-Superoxyde dismutase (SOD)

L'activité de la SOD est évaluée par la méthode au nitro bleu de tétrazolium (NBT) selon Kerbab et *al.* (2021). 0,1 ml d'extrait enzymatique est ajouté à 3 ml du mélange réactionnel (tampon phosphate 50 mM à pH 7,5, NBT 75 µM, 0,1 Mm EDTA, carbonate de sodium 50 mM, riboflavine 2 mM). La réaction est exposée à une lumière fluorescente pendant 15 mn. Une réaction sans enzyme, donnant la couleur maximale, sert de témoin. L'absorbance est mesurée à 560 nm, et la SOD exprimée en U/mg de protéine est calculée par la différence entre l'absorbance du témoin et celle de l'enzyme.

- Catalase (CAT)

Pour déterminer l'activité de la CAT, 0,1 ml d'extrait enzymatique est ajouté à 2 ml de

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

mélange réactionnel (tampon phosphate de potassium 50 mM à pH 7 et H₂O₂ 20 mM). La réduction de l'absorbance est suivie à 240 nm pendant 2 mn. L'activité enzymatique de la CAT est quantifiée en U/mn/mg de protéine en utilisant le coefficient d'extinction de 0,036 mM⁻¹ cm⁻¹ (Kerbab et *al.*, 2021).

1.4.4. Capacité de survie des bactéries *in vivo*

La survie des inoculants bactériens sur les plants de blé sous stress hydrique est enregistrée en récoltant 1 g de sol rhizosphérique, prélevé à la surface des racines, et mélangé à 10 ml d'eau physiologique stérile, agité pendant 30 mn. Des dilutions décimales des échantillons, jusqu'à 10⁻⁶ sont réalisées et 0,1 ml de chaque dilution est étalé à la surface du milieu LB incubé à 28 ± 2 °C / 48 h. La détection des bactéries endophytes est également réalisée. Les racines sont désinfectées en surface par immersion dans de l'éthanol à 70 % /1 mn, puis dans de l'hypochlorite de sodium à 2 % /30 mn et rincées plusieurs fois à l'eau distillée stérile. Pour vérifier la stérilisation, l'eau de lavage finale est étalée sur des boîtes de gélose LB et incubée à 28 ± 2 °C / 48 h. Un gramme de racines stériles est mélangé et broyé dans 10 ml d'eau physiologique stérile. Le taux de survie des bactéries est exprimé en UFC/g de sol ou de racines, déterminé à partir des expériences réalisées en duplicata.

1.4.5. Capacité de colonisation des racines

Les graines de blé sont stérilisées et immergées pendant 30 mn dans des suspensions bactériennes contenant 10⁸ cellules/ml des souches ME1, Pa, MR6 et D13. Les graines germées pendant 3 jours sont semées dans des tubes contenant 10 ml de milieu Murashige et Skoog (MS) (Murashige et Skoog, 1962) (Annexe 10) contenant des concentrations de PEG -6000 (0 à 10 et 20 %). Les expériences sont réalisées trois fois et incubées dans une chambre de culture pendant 11 jours à 25 °C. Les graines non traitées sont utilisées comme témoin. La capacité des souches à coloniser la surface des racines des plantes est étudiée visuellement par analyse microscopique en utilisant la procédure de la réduction du chlorure de triphényl tétrazolium (TTC) selon le protocole de Cherif-Silini et *al.* (2019). Les racines de blé sont incubées dans une solution de TTC (0,15 % de TTC dans 0,06 M de PBS, pH 6,8) pendant 2 heures à l'obscurité. Le développement de zones roses indique la présence de grandes quantités de bactéries réduisant le TTC incolore.

1.5. Analyse statistique

Toutes les expériences sont répétées trois fois et les résultats sont exprimés sous forme de

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

moyenne \pm erreur standard de la moyenne. Les données sont analysées à l'aide de GraphPad Prism 8. Une ANOVA unidirectionnelle et bidirectionnelle est utilisée. Les groupes sont comparés à l'aide du test HSD de Tukey pour analyser les données afin de déterminer s'il y a un effet significatif du traitement par rapport à l'échantillon témoin. Le niveau de signification utilisé pour tous les tests statistiques est de 5 % ($p < 0,05$).

Partie 2 : Amélioration de la croissance du blé dur par *Pantoea agglomerans* Pa sous stress multiple salin, hydrique, métal lourd et polluant appliqués uniques ou combinés

Les stress abiotiques, tels que la sécheresse, la salinité des sols, les températures élevées, les métaux lourds et la pollution toxique, constituent des contraintes majeures pour la croissance, la qualité et la productivité des cultures agricoles (Cherif-Silini et *al.*, 2021 ; Zheng et *al.*, 2022).

Les conditions de terrain sont généralement beaucoup plus complexes et les stress abiotiques ont tendance à se produire en combinaison plutôt qu'unique. Des études récentes ont montré que la combinaison de plusieurs stress environnementaux est plus préjudiciable à la croissance des plantes et à la santé des sols que les stress uniques (Ma et *al.*, 2016 ; Silambarasan et *al.*, 2019 ; Khalilpour et *al.*, 2021 ; Silambarasan et *al.*, 2022). Par exemple, l'interaction entre la salinité et la sécheresse peut générer des conditions particulièrement hostiles pour les plantes, ce qui peut entraîner des dommages agricoles plus importants que la salinité et la sécheresse seules (Khalilpour et *al.*, 2021).

Les recherches sur l'utilisation des PGPB pour faire face à des stress multiples restent rares. Par conséquent, l'objectif fondamental de cette étude est de tester l'efficacité de la souche Pa pour l'amélioration de la croissance du blé et sa résilience à diverses conditions de stress ; la salinité, la sécheresse, les métaux lourds et les polluants. Le développement d'inoculant biologique capable de répondre de manière synergique à de multiples stress constitue une avancée majeure dans la recherche agricole.

2.1. Matériel biologique

La souche bactérienne utilisée dans cette étude est *Pantoea agglomerans* Pa (Cherif-Silini et *al.*, 2019), isolée de la rhizosphère de champs de blé dur dans la région aride et saline de Bou-Saâda, en Algérie. Cette souche présente une remarquable résistance à divers stress environnementaux, tolérant des niveaux élevés de salinité (jusqu'à 1 M de NaCl), de sécheresse (30 % PEG), des températures élevées (jusqu'à 45 °C), un pH alcalin (9), ainsi que la présence de métaux lourds (Pb, Cd, Hg et Co), de polluants (PHE, BIS), de fongicides et d'herbicides. De plus, Pa possède plusieurs propriétés PGP, telles que la fixation de l'azote, la solubilisation du phosphate, la capacité de formation de biofilm, la production de sidérophores, d'AIA et

d'ACC désaminase. Par conséquent, ses caractéristiques PGP et sa multi-tolérance nous ont incités à tester cette souche pour améliorer la croissance végétale du blé dur sous des conditions de stress multiple.

2. 2. Activités PGP de la souche Pa sous différents stress abiotiques et leur combinaison

Les caractéristiques PGP de la souche Pa sont mesurées sous différents stress abiotiques afin d'évaluer *in vitro* l'impact du stress hydrique (PEG-6000, 0, 10 et 20%), de la salinité (NaCl, 0, 100 et 200 mM), du métal lourd (Cd 0, 100 et 200 ppm), du polluant (PHE 0, 100 et 200 ppm) sur la production d'AIA et de sidérophores et sur la solubilisation du phosphate. De plus, ces évaluations sont effectuées également dans des conditions de stress combinés (double, triple, et quadruple) comme décrites dans le tableau 4. Une culture bactérienne dans un bouillon LB à 28 ± 2 °C/24 heures (10^6 UFC/ ml), est utilisée pour ensemercer les différents milieux selon les protocoles décrits par Cherif-Silini et *al.* (2019).

2. 3. Effet de l'inoculation bactérienne sur la croissance du blé dur sous stress multiple

2.3.1. Expériences en pots

Des pots en plastique désinfectés sont remplis de 750 g de sable (lavé et stérilisé à 180 °C/2 h durant 3 jours successifs). Les pots sont amendés par une solution nutritive d'Hoagland au 1/2. Les graines de blé dur (*Triticum durum* L.c.v Bousselam) sont stérilisées à l'aide d'une solution d'éthanol à 75% /2 mn, suivi d'une solution d'hypochlorite de sodium (NaClO_2) à 2 % / 15 mn, puis rincées plusieurs fois à l'eau distillée stérile. Les graines sont ensuite pré-germées sur du papier filtre, stérilisé et humidifié, à 24 °C /3 jours à l'obscurité. Dix graines germées de taille similaires sont ensuite plantées dans chaque pot. Après l'émergence des plantules, le nombre est réduit à 6 plantules par pot. L'expérience est réalisée dans différentes conditions de stress selon le tab 4. Les stress sont appliqués comme suit :

Le stress salin est induit en irriguant les pots avec des solutions salines pour atteindre une concentration finale de 200 mM de NaCl / kg de sable. Pour éviter le choc osmotique, la concentration en NaCl est augmentée progressivement, en commençant par des incréments de 100 mM. Pour le stress métallique, une solution de nitrate de cadmium ($\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$) est appliquée à une concentration de 200 mg/ kg. Le stress hydrique est maintenu à 25 % de la

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

capacité au champ (CC) en limitant l'irrigation, conformément au protocole décrit dans la première partie. Par contre, pour le stress polluant, une solution de phénanthrène (200 mg/kg de sable) dissoute dans l'acétone, est mélangée au préalable avec le sable avant les semis, puis laissée sous hotte pour l'évaporation de l'acétone résiduelle.

L'inoculum bactérien est préparé dans un bouillon LB et incubé à 28 ± 2 °C /48 h sous agitation. Les cellules sont centrifugées à 4 000 rpm / 20 mn à 4 °C. Les culots sont lavés deux fois et remis en suspension dans de l'eau physiologique stérile pour obtenir 10^8 cellules /ml. La première inoculation des pots est réalisée au stade 3 feuilles, coïncidant avec l'établissement du stress. Chaque pot est inoculé avec 2 ml d'inoculum bactérien, tandis que pour le témoin sans inoculation, 2 ml d'eau physiologique sont appliqués. Une deuxième inoculation suivant le même protocole est réalisée au milieu de la période expérimentale. Au total, 128 pots, correspondant à 32 traitements (Tab. 4) et 4 répétitions pour chaque traitement sont répartis aléatoirement et maintenus dans une chambre de croissance à 26°C/16°C, avec une photopériode de 16/8 heures. Après 35 jours de croissance, les plants sont récoltés, lavés à l'eau distillée et séparés en parties aériennes et racinaires.

Tab. 4. Traitement expérimental utilisé dans cette expérience.

Combinaisons de stress	Différents traitements avec ou sans inoculation de Pa
C	Condition normale sans stress
S	Traitement au sel (200 mM NaCl)
D	Traitement sécheresse (25 % CC)
Hm	Traitement au métal (200 mg/kg)
P	Traitement au polluant (200mg/kg)
S+D	Traitement au sel (200 mM NaCl) + Traitement sécheresse (25 % CC)
S+Hm	Traitement au sel (200 mM NaCl) + Traitement au métal (200 mg/kg)
S+P	Traitement au sel (200 mM NaCl) + traitement au polluant (25 % CC)
D+Hm	Traitement sécheresse (25 % CC) + Traitement métal (200 mg/kg)
D+P	Traitement sécheresse (25 % CC) + Traitement au polluant (200 mg/kg)
Hm+P	Traitement au métal (25 % CC) + Traitement au polluant (200 mg/kg)
S+D+Hm	Traitement au sel (200 mM NaCl) + Traitement sécheresse (25% CC) + Traitement au métal (200 mg/kg)
S+D+P	Traitement au sel (200 mM NaCl) + Traitement sécheresse (25% CC) + Traitement au polluant (200 mg/kg)
S+Hm+P	Traitement au sel (200 mM NaCl) + traitement au métal (200 mg/kg) + traitement au polluant (200mg/kg)
D+Hm+P	Traitement sécheresse (25% CC) + traitement au métal (200 mg/kg) + traitement au polluant (200mg/kg)

S+D+Hm+P	Traitement au sel (200 mM NaCl) + Traitement sécheresse (25 % CC) + traitement au métal (200 mg/kg + traitement au polluant (200 mg/kg)
-----------------	--

2.3.2. Analyse morphologique des paramètres de croissance

Les longueurs des tiges et des racines (cm) et les poids frais et secs (g) des tiges et des racines sont mesurés.

2.3.3. Détermination de la teneur en chlorophylle, MDA et proline

Les concentrations des pigments chlorophylliens (chlorophylle a, chlorophylle b, chlorophylle totale et caroténoïdes), la teneur en MDA et la teneur en proline sont déterminées selon les méthodes décrites auparavant.

2.3.4. Fuite d'électrolytes

La mesure de la fuite d'électrolytes est réalisée selon le protocole de Rabhi *et al.* (2018). En bref, 0,2 g de feuilles fraîches (PF) sont coupées en petits morceaux et placées dans 15 ml d'eau dés-ionisée pour mesurer la conductivité électrique initiale (EC_0). Les échantillons sont ensuite refroidis à 4 °C pendant la nuit et la conductivité électrique est mesurée à nouveau pour obtenir (EC_1). Les échantillons sont ensuite autoclavés à 120 °C / 20 mn pour déterminer (EC_2).

La fuite d'électrolyte (EL) est calculée à l'aide de la formule :

$$EL (\%) = (EC_1 - EC_0) / (EC_2 - EC_0) \times 100.$$

2.3.5. Détermination des activités enzymatiques antioxydantes

Les enzymes brutes sont extraites d'échantillons de feuilles fraîches conservés à -20°C. Des échantillons de 0,25 g sont broyés dans un mortier en utilisant de l'azote liquide, puis homogénéisés avec 5 ml de tampon phosphate (100 mM, pH 7,5) supplémenté de 1 mM d'EDTA et de 0,01 % de Triton X-100. Les homogénats sont centrifugés à 4000 rpm/ 20 mn à 4°C. Les surnageants obtenus sont utilisés pour déterminer l'activité de l'APX, de la CAT, de la GPX et du SOD selon la méthode décrite par Kerbab *et al.* (2021).

2.4. Analyse statistique

Toutes les expériences sont répétées trois fois et les résultats sont exprimés sous forme de moyenne \pm erreur standard de la moyenne. Les données sont analysées à l'aide d'Origin Pro 2022. Une ANOVA unidirectionnelle et bidirectionnelle est utilisée pour déterminer l'effet significatif du traitement par rapport à l'échantillon témoin. Un niveau de signification de 5 % ($p < 0,05$) est utilisé et des tests de comparaison multiple de Tukey sont effectués. Une analyse

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

multivariée en composantes principales (ACP) des valeurs moyennes de la biomasse du blé, de la teneur en chlorophylle, de la capacité antioxydante et des activités enzymatiques est réalisée à l'aide du logiciel OriginPro 2022.

CHAPITRE 3 : RESULTATS ET DISCUSSION

Partie 1. Les PGPB atténuent les effets néfastes du stress hydrique sur la croissance du blé

1.1. Criblage *in vitro* des bactéries pour leurs activités PGP et leur tolérance aux stress abiotiques.

1.1.1. Dépistage *in vitro* des activités PGP

L'étude a analysé les caractéristiques PGP de 24 souches bactériennes, révélant des activités variées. Toutes les souches ont montré une capacité de solubilisation du phosphate, avec des taux variables ; les souches B10, OR15, RK2 et Pa affichent les meilleurs résultats (jusqu'à 180 µg/ml) (Fig. 8 A). La production d'AIA varie aussi, atteignant un maximum chez Pa (180 µg/ml) et ME1 (130 µg/ml) (Fig. 8 B). La majorité des souches ont produit des sidérophores, avec les plus hauts niveaux chez MR6 (68 %), MN8 (58 %) et Pa (50 %) (Fig. 8 C). L'activité ACC-désaminase est présente chez toutes les souches, Pa et OR15 présentant la meilleure activité (Fig. 8 D).

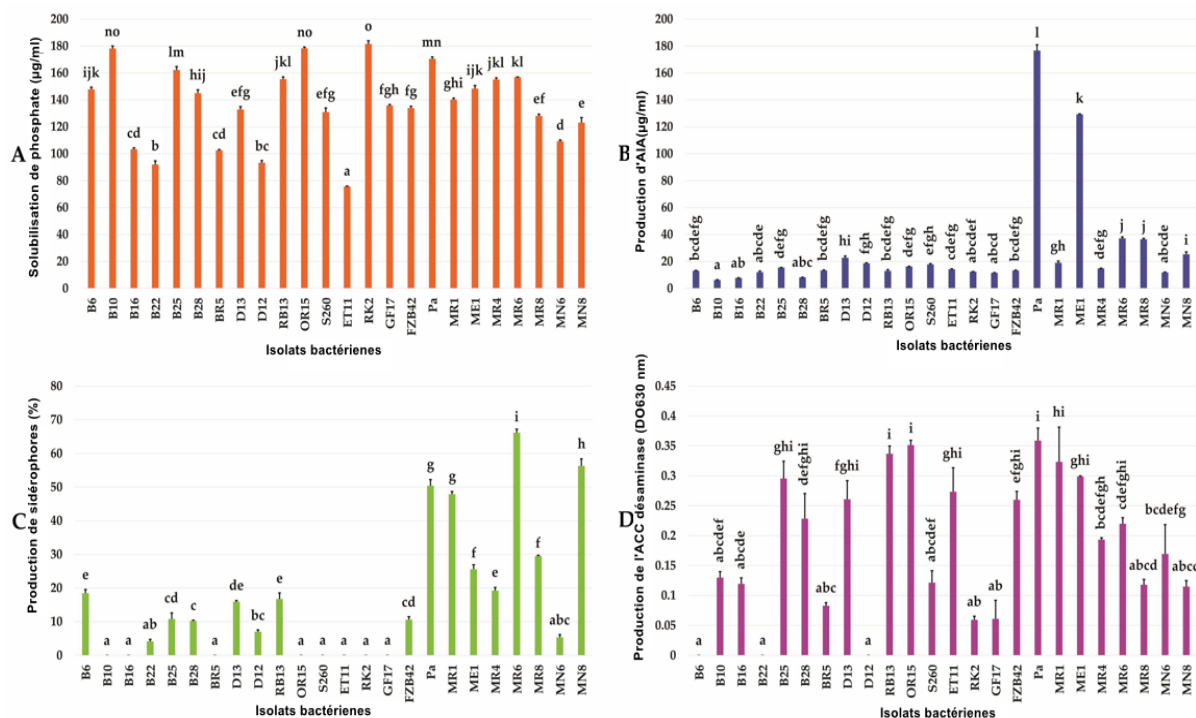


Fig. 8. Activités PGP des isolats bactériens, (A) Solubilisation du phosphate (µg/ml), (B) Production d'acide indole acétique (AIA) (µg/ml), (C) Production de sidérophores (%) et (D) Production de l'ACC désaminase (DO). Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres indiquent les différences significatives (p < 0,05) entre les isolats bactériens, déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

La plupart des souches ont montré des capacités de fixation de l'azote et de production d'ammoniaque, tandis que seules MR8, MR4, MN8 et MN6 ont produit du cyanure d'hydrogène. Enfin, la formation de biofilm est observée chez la majorité des souches, avec une production maximale chez FZB, BR5, D13, Pa, RB13 et OR15 (Fig. 9).

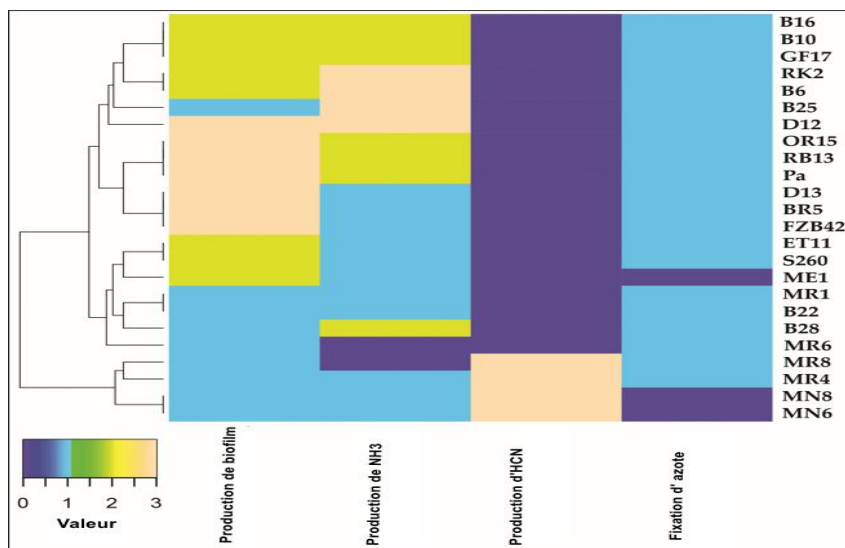


Fig. 9. Activités PGP des isolats bactériens ; formation de biofilm, production de l'ammoniaque, de HCN et fixation d'azote.

1.1.2. Sélection de souches bactériennes pour leur capacité de tolérance au stress abiotique

Les résultats de la tolérance au stress des 24 souches bactériennes ont offert un aperçu détaillé de leurs réponses face à divers stress abiotiques. L'augmentation des concentrations de PEG a négativement affecté la croissance bactérienne, soulignant l'impact de stress osmotique. Les souches ont montré des niveaux variés de tolérance à des concentrations de PEG allant de 10 % à 20 %. En particulier, les souches D13, RB13, Pa, ME1 et MR6 ont réussi à croître même à 30 % de PEG, prouvant leur résistance au stress osmotique (Fig. 10).

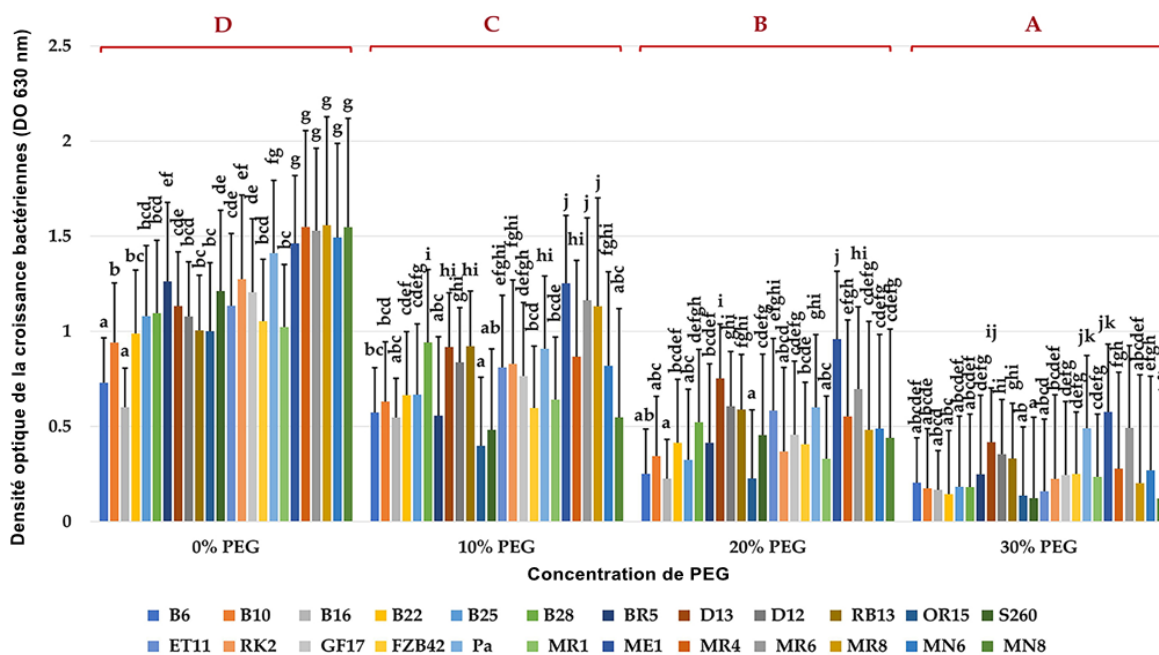


Fig. 10. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes concentrations de PEG. Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress osmotique (0, 10, 20 et 30% de PEG) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

La croissance bactérienne est optimale en l'absence de NaCl (0 mM) mais diminue significativement avec l'augmentation des concentrations de NaCl. Les souches ont montré une tolérance jusqu'à 1000 mM de NaCl, seules quelques souches (RB13, BR5, Pa, ME1, MR6, MN8, MN6, MR1) ont toléré 1200 mM de NaCl, indiquant une forte tolérance au stress salin (Fig. 11).

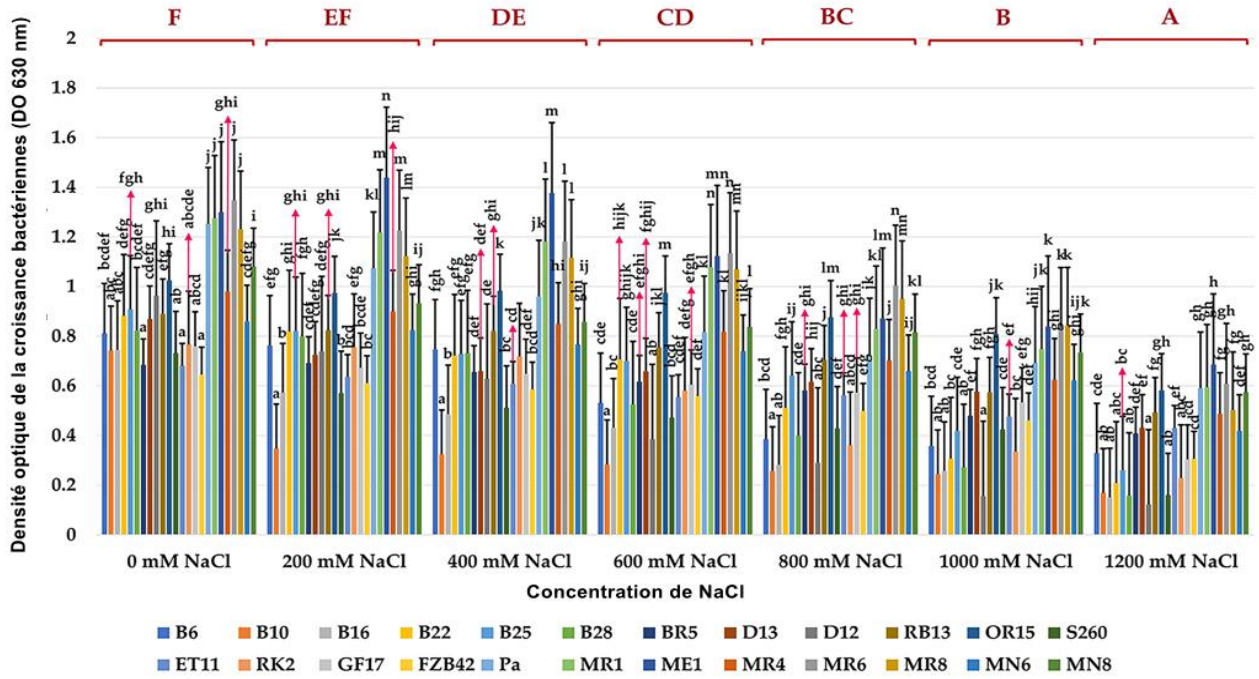


Fig. 11. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes concentrations de NaCl. Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de concentrations de NaCl déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

Toutes les souches se sont révélées neutrophiles, préférant une croissance optimale à pH 7, mais ont montré une sensibilité aux conditions acides et alcalines. Les souches BR5, RB13 et OR15 ont pu se développer à pH 4, tandis que la plupart des souches ont maintenu leur croissance dans une plage de pH alcalin de 9 à 11 (Fig. 12).

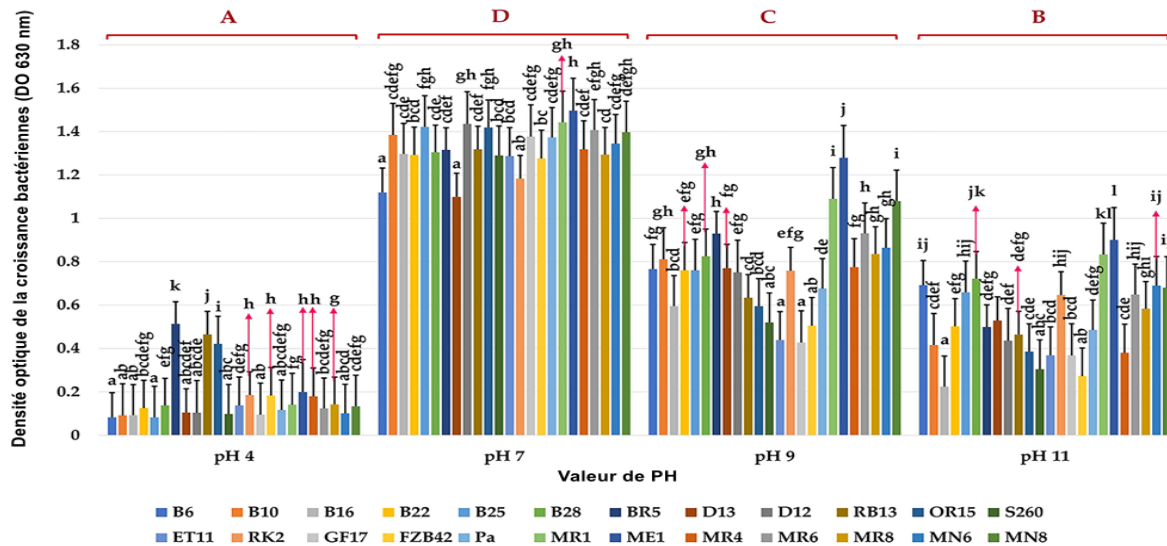


Fig. 12. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes valeurs de pH. Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives (p < 0,05) entre les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de pH, déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

La croissance bactérienne est observée sur une large plage de températures (20 °C à 37 °C), avec une température optimale d'environ 30 °C. Certaines souches, comme Pa et MN6, ont affiché leur meilleure croissance à 37 °C. La plupart des souches ont montré une croissance notable à 45 °C, mais très faibles à 50 °C (Fig. 13).

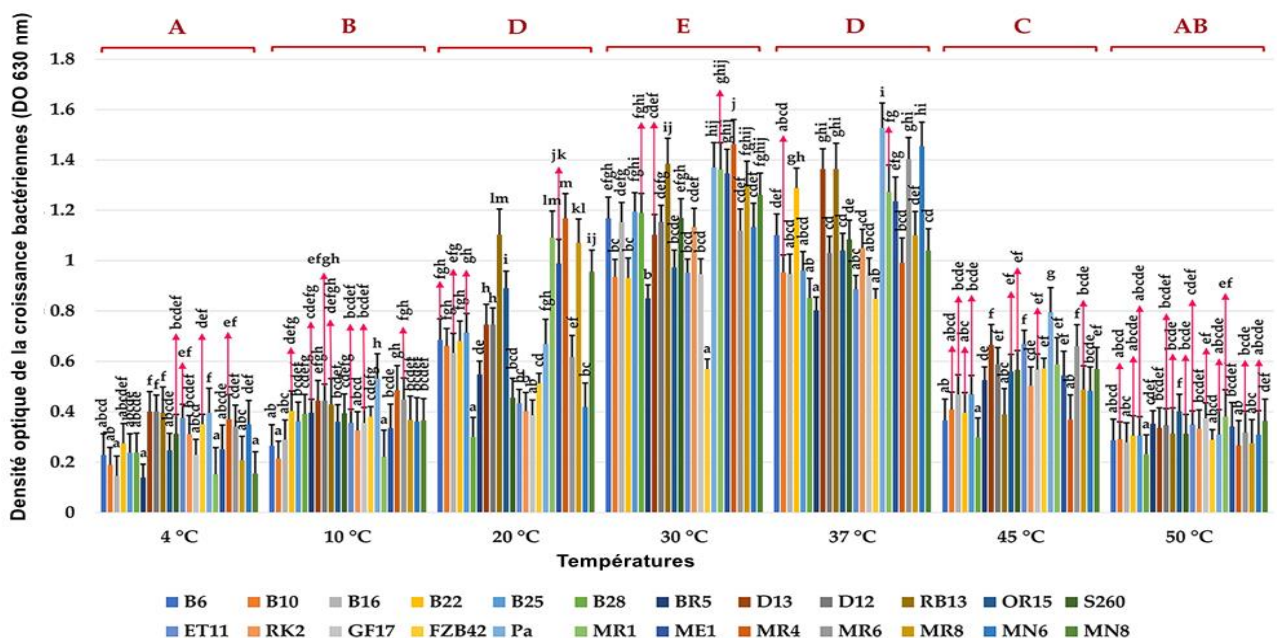


Fig. 13. Taux de croissance des isolats bactériens à différentes températures. Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives (p < 0,05) entre les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de température déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.1.3. Capacité de tolérance aux métaux lourds

Les résultats de l'impact des métaux lourds (Pb, Cd, Co et Hg) sur la croissance bactérienne sont présentés dans la Fig. 14 A. D'après les résultats, les souches semblent bien tolérer le Pb jusqu'à 1000 ppm. Cependant, elles sont sensibles au Co, Cd et Hg et ne peuvent tolérer que de faibles concentrations (50 et 100 ppm). Comparés à toutes les souches, celles de *Bacillus* (RB13, D12, D13, BR5, B28, B25, B22, B16 et B6) ont montré une meilleure tolérance au Cd.

1.1.4. Capacité de dégradation de phénanthrène et bisphénol

La capacité des 24 souches bactériennes à dégrader le phénanthrène et le bisphénol à différentes concentrations (0, 100, 150, 200, 250 et 300 mg/l) est évaluée en observant leur croissance sur gélose LB (Fig. 14 B). Les résultats ont indiqué que la majorité des souches de *Bacillus* dégradaient le phénanthrène. Cependant, elles sont plus sensibles au bisphénol et se développent à de faibles concentrations (100 ou 150 mg/l). Les autres bactéries présentent des résultats mitigés et ne tolèrent généralement que de faibles concentrations de phénanthrène ou de bisphénol à l'exception des souches MR1, MR6 et MR8 qui montrent une capacité à dégrader de fortes concentrations de bisphénol.

1.1.5. Capacité de tolérance aux herbicides et aux fongicides

La tolérance des souches bactériennes aux Tribenuron methyl (TBM) et aux fongicides (Ortiva, Divedend, Tachigazole, Agrivil et Equation) est évaluée en observant leur croissance sur gélose LB supplémentée par des concentrations de TBM et de fongicides. Comme le montre la Fig. 14 C, toutes les souches sont tolérantes aux herbicides, ce qui indique l'absence de toxicité de TBM sur la croissance bactérienne. De plus, toutes les souches bactériennes sont tolérantes à Ortiva et la majorité pouvait se développer en présence de l'Equation, Tachigazole et Agrivil. À l'exception des souches B6, B10, B28, B16, B25 et ME1, les autres sont résistantes au Divedend.

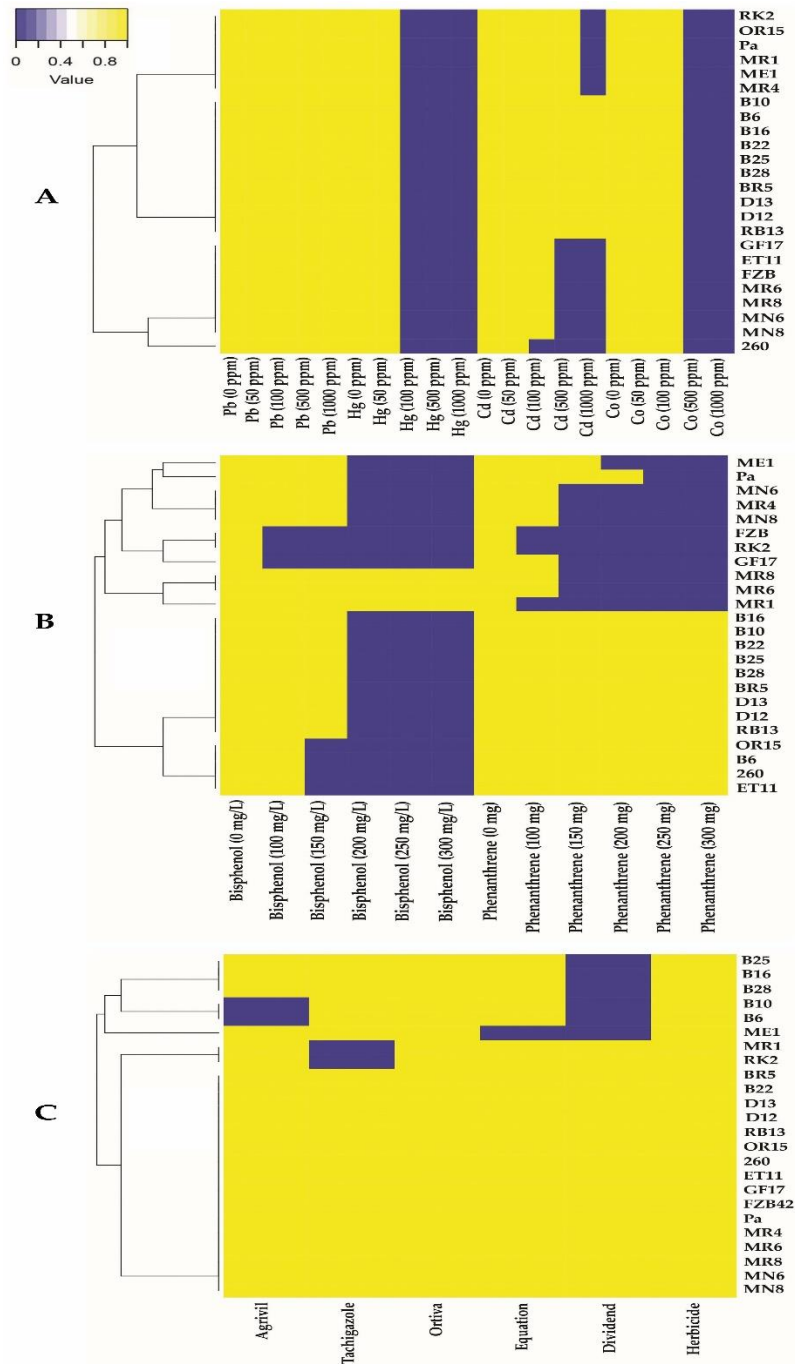


Fig. 14. Tolérance des isolats bactériens à (A) différentes concentrations de métaux lourds (Hg, Pb, Cd et Co), (B) polluants (phénanthrène et bisphénol) et (C) herbicides et fongicides (Agrivil, Tachigazole, Ortiva, Equation et Dividend).

1.2. Activités PGP des bactéries sélectionnées sous stress osmotique

Quatre souches (ME1, Pa, MR6 et D13) sont sélectionnées parmi les 24 en raison de leur performance face à un stress abiotique extrême (Fig. 15).

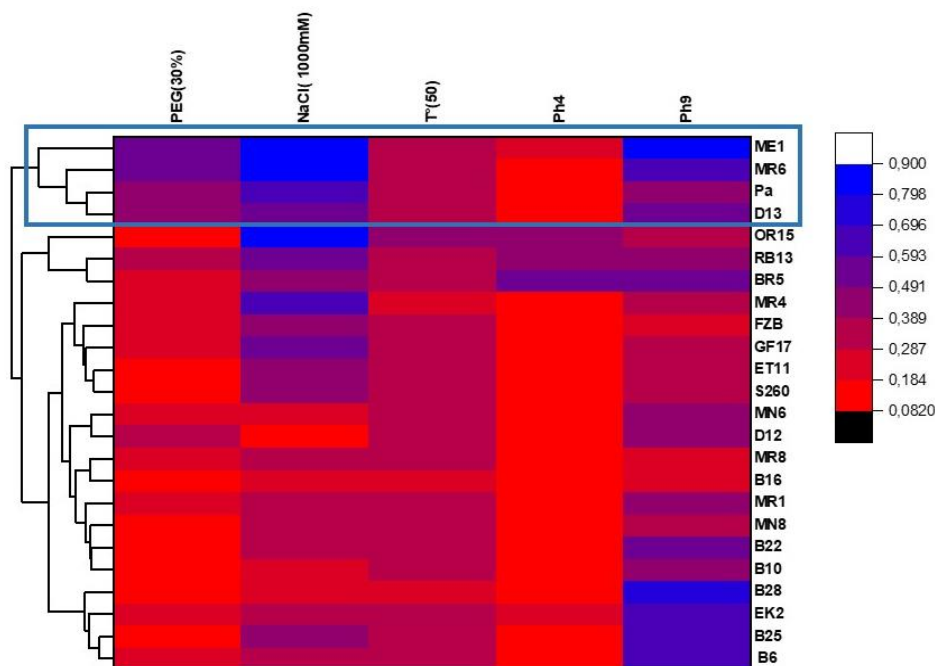


Fig. 15. Tolérance des isolats à la combinaison des différents stress (pH 4 et 9, température 50°C, NaCl 1000 mM, et PEG 30%). Les isolats bactériens (ME1, MR6, Pa et D13) ayant les meilleures capacités sont mis en évidence.

Elles sont testées pour leurs activités PGP à différentes concentrations de PEG (0, 10, 20 et 30 %). La production de sidérophores a montré une diminution avec l'augmentation du PEG, bien que des niveaux significatifs soient maintenus à 10 % et 20 %. Les souches Pa et MR6 ont enregistré la meilleure production sans stress (0 % de PEG) (Fig. 16 A). Avec l'augmentation des concentrations de PEG, une diminution progressive de la concentration de phosphates solubles est observée pour la majorité des souches à l'exception de la souche Pa où un maximum de solubilisation est noté à 10 % de PEG (200 µg/ml). À 20 % de PEG des taux appréciables sont enregistrés pour Pa (120 µg/ml) et D13 (90 µg/ml) (Fig. 16 B). Concernant l'AIA, une réduction est notée avec l'augmentation du PEG pour ME1, MR6 et D13, tandis que Pa a montré une production optimale (210 µg/ml) à 10 % et a maintenu des niveaux significatifs à 20 % (140 µg/ml) et 30 % (120 µg/ml). Bien que ME1 ait globalement montré une baisse, une concentration de 70 µg/ml est néanmoins mesurée à 30 % de PEG (Fig. 16 C). Ces résultats soulignent l'influence du stress osmotique sur les capacités PGP de ces souches et donnent un aperçu de leurs applications potentielles dans des environnements stressés.

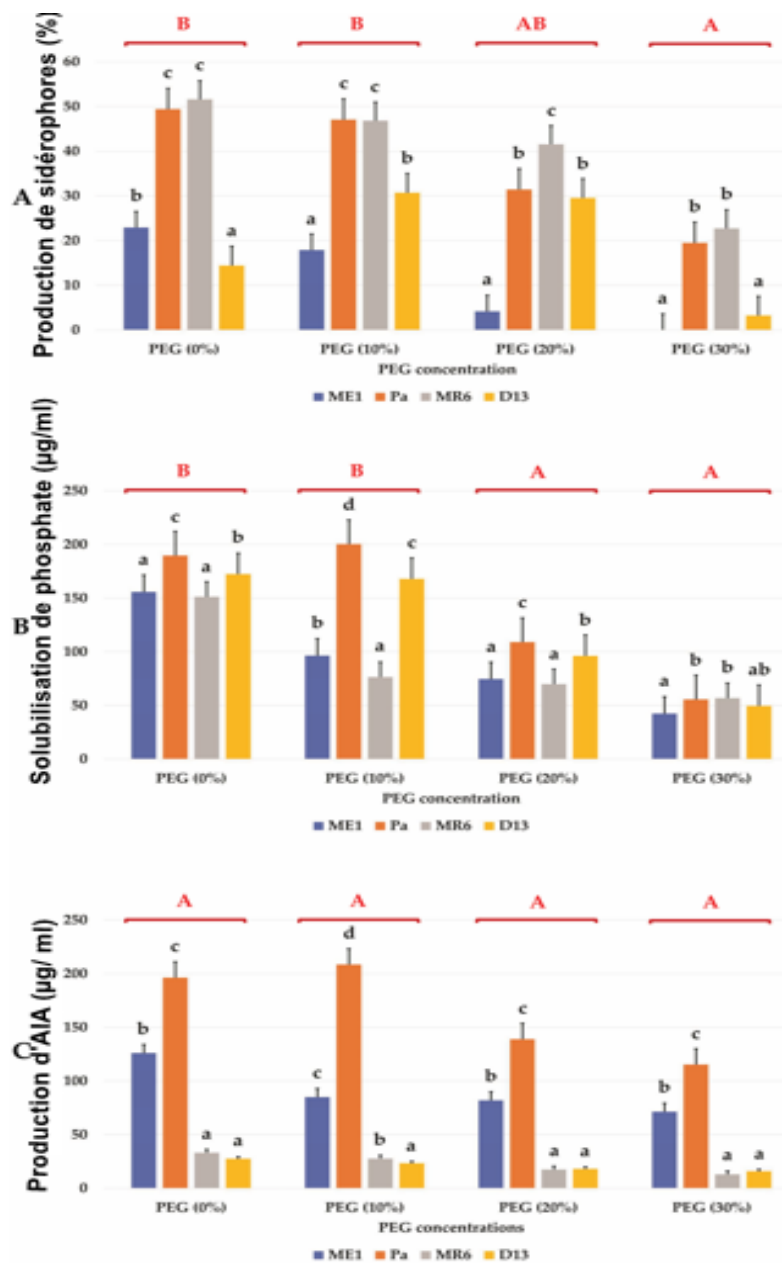


Fig. 16. Effet de différentes concentrations de PEG (0, 10, 20 et 30%) sur les activités PGP des souches bactériennes (ME1, Pa, MR6 et D13), (A) production de sidérophores (%), (B) solubilisation des phosphates (µg/ml) et (C) production d'AIA (µg/ml). Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives (p < 0,05) entre les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress osmotique (0, 10, 20 et 30% de PEG) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.3. Effets des souches bactériennes sur la croissance du blé sous stress hydrique

1.3.1. Test de germination

L'évaluation de l'influence des souches bactériennes sur la germination du blé sous stress hydrique est représentée dans les fig. 17 et 18. Les paramètres de germination tels que le PFG, l'ITG, l'IVLP et l'IVPP sont significativement réduits sous stress hydrique (20 % PEG). Le stress osmotique a eu un effet négatif sur l'ITG, affichant un faible niveau de 7,22 % à 20 % PEG (Fig. 19 A). Le PFG n'a pas atteint plus de 53,33 % dans les témoins non inoculés (Fig. 19 B). L'application de souches bactériennes a amélioré les paramètres de germination dans des conditions de stress. La souche D13 a montré une tolérance remarquable, atteignant 100 % PFG sous 10 et 20 % de PEG (Fig. 19 B). L'inoculation bactérienne a significativement amélioré l'ITG sous stress, par rapport aux témoins non inoculés (Fig. 19 A).

Les indices de vigueur IVLP et IVPP des plantules représentant l'activité et la durabilité des semences, sont significativement réduits sous un stress osmotique à 20 % de PEG. L'inoculation bactérienne a conduit à une amélioration substantielle de ces indices dans les conditions de stress (Fig. 19 C et D). L'impact positif des souches bactériennes sur l'amélioration de la germination du blé et de la vigueur des plantules sans et avec stress hydrique suggère l'application potentielle de ces souches bactériennes pour améliorer les performances des cultures.

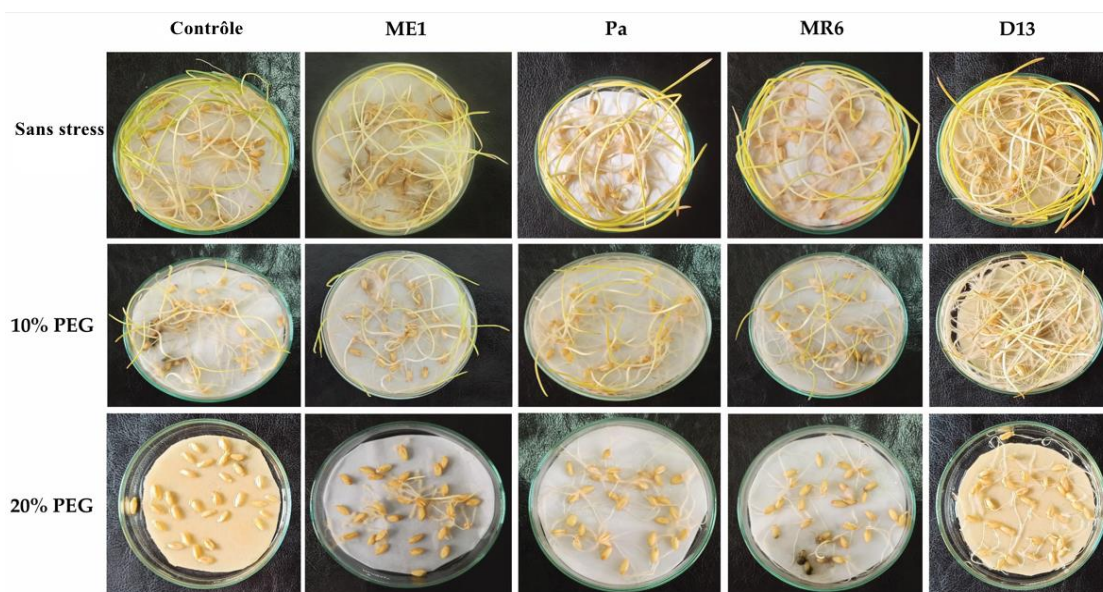


Fig. 17. Effet du stress osmotique sur la germination et la croissance des plantules de blé en présence de différentes concentrations de PEG (0, 10 et 20 %).



Fig. 18. Effet des bactéries (ME1, Pa, MR6 et D13) sur la germination des plantules de blé sous stress hydrique (0, 10 et 20% de PEG).

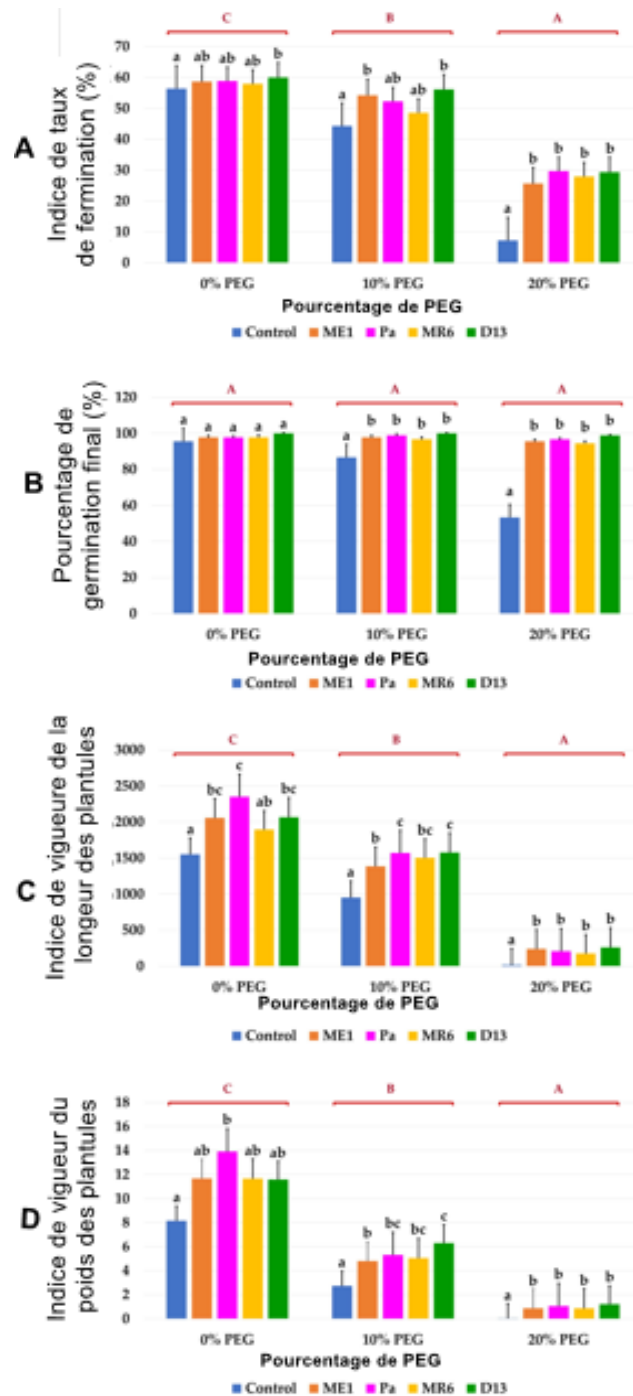


Fig. 19. Effet des bactéries (ME1, Pa, MR6, D13) sur (A) l'indice de taux de germination GRI (%), (B) le pourcentage final de germination PFG (%), (C) l'indice de vigueur de la longueur des plantules IVLP et (D) l'indice de vigueur du poids des plantules IVPP de blé sous stress hydrique (0, 10 et 20 % du PEG). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (0, 10%, 20% PEG) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.3.2. Expériences en pots

1.3.2.1. Paramètres morphologiques

L'expérience a montré une diminution significative des paramètres de croissance des plants de blé sous un stress hydrique croissant (Fig. 20 et 21). Un stress hydrique modéré (50 % CC) a entraîné des réductions notables de la longueur des feuilles et des racines (Fig. 21 A et B), ainsi que du poids frais et sec des feuilles (Fig. 21 C et D), et du poids frais et sec des racines (Fig. 21 E et F). En revanche, un stress hydrique sévère (25 % CC) a provoqué des baisses encore plus marquées.

L'inoculation avec les souches bactériennes (Pa, ME1, MR6 et D13) a montré un effet positif significatif sur ces paramètres de croissance, tant en conditions de stress qu'en conditions normales. Parmi ces souches, D13 et MR6 se sont révélées particulièrement efficaces pour favoriser la croissance des plants, notamment sous stress hydrique modéré. Les effets bénéfiques de l'inoculation se sont manifestés par des augmentations significatives des poids frais et secs, tant pour les feuilles que pour les racines. En somme, ces résultats soulignent le potentiel des souches bactériennes pour atténuer les effets négatifs du stress hydrique sur la croissance des plantes.

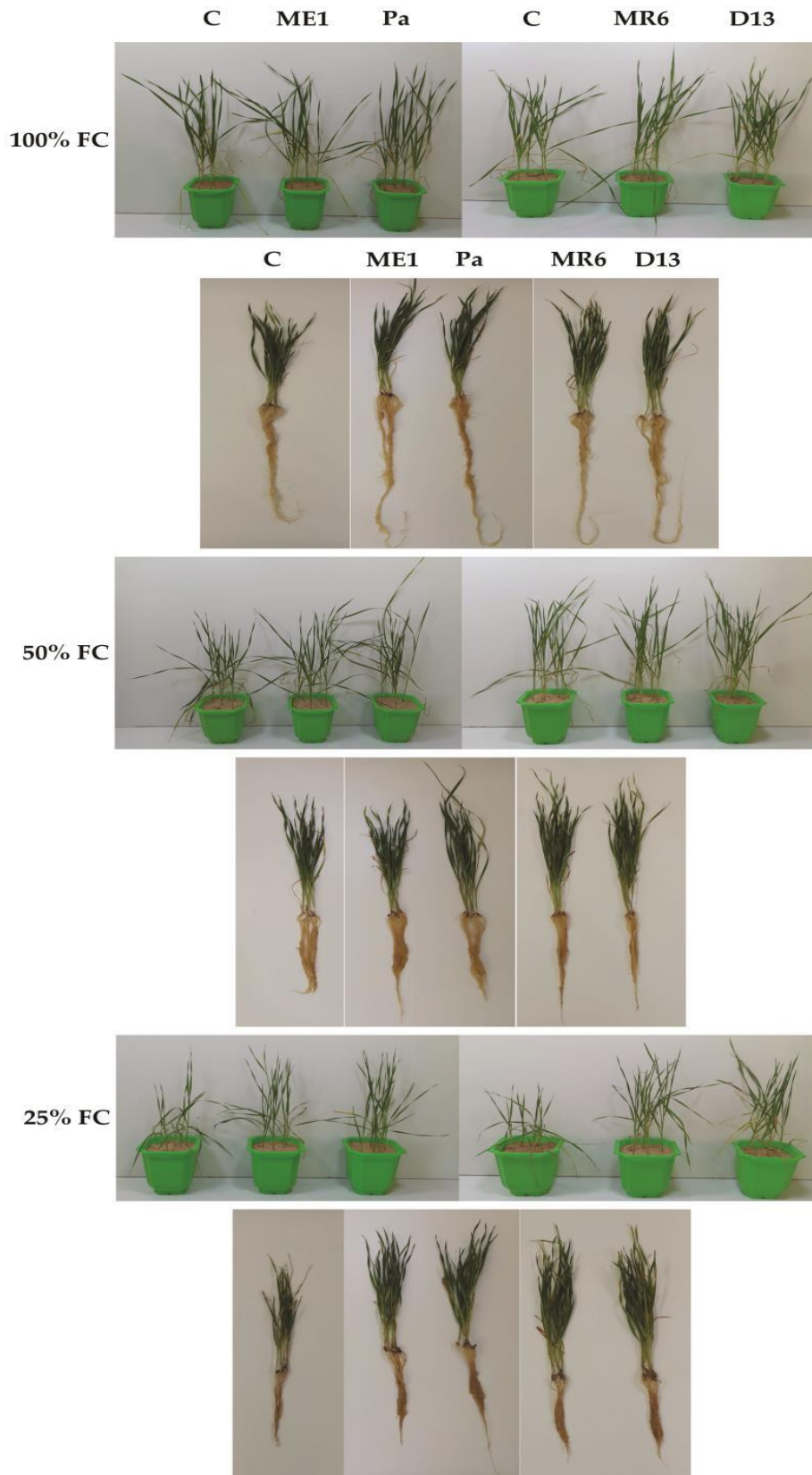


Fig. 20. Evaluation *in planta* des bactéries (ME1, Pa, MR6 et D13) sur la croissance des plants de blé et leurs systèmes racinaires sous stress hydrique ; bien arrosé (100% CC), stress modéré (50% CC) et stress sévère (25% CC) comparés au témoin (non inoculé).

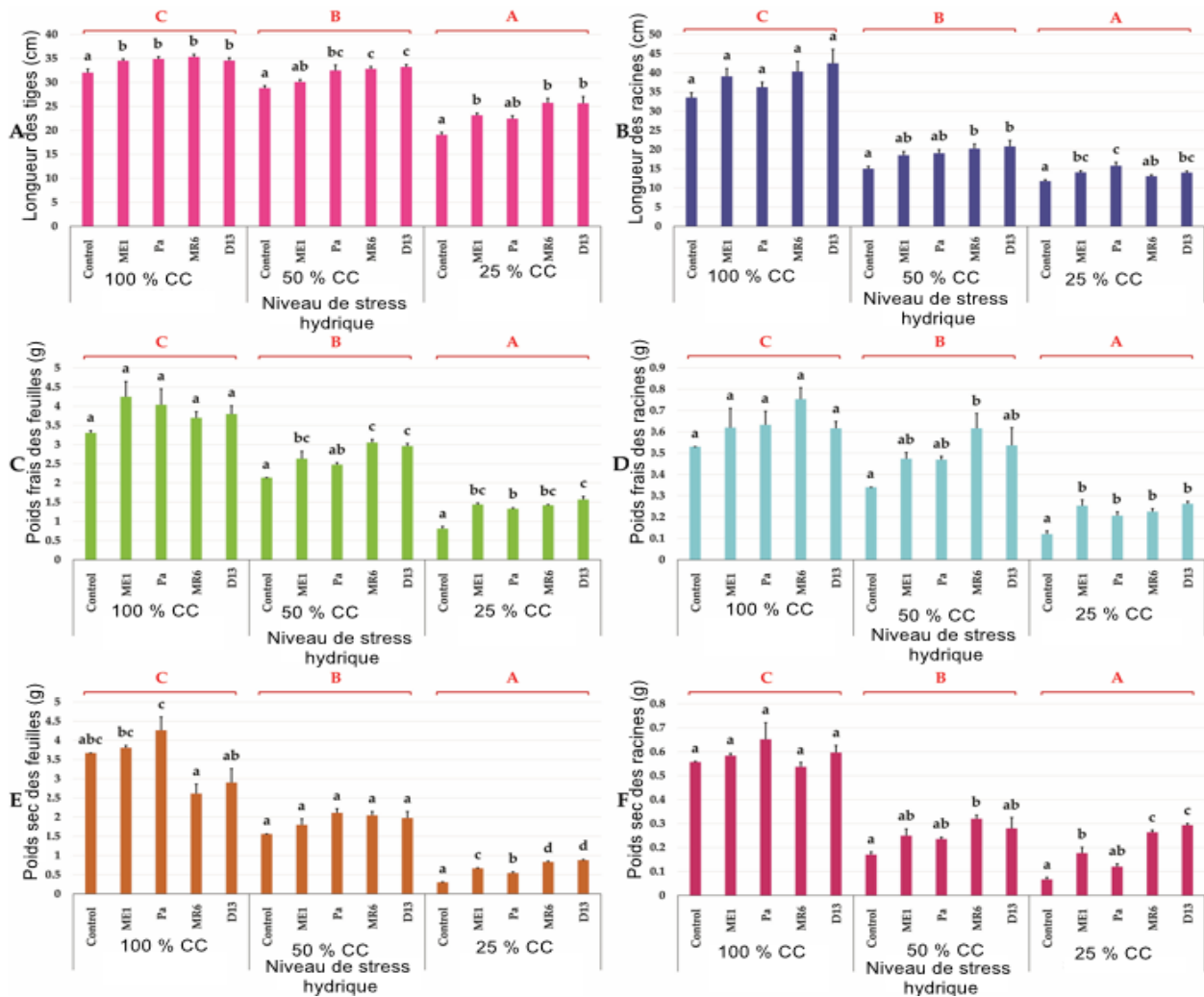


Fig. 21. Effet de l'inoculation bactérienne sur (A, B) la longueur des tiges et des racines (cm), (C, D) le poids frais des feuilles et des racines (g) et (E, F) le poids sec des feuilles et des racines des plants de blé soumis au stress hydrique ; bien arrosé (100% CC), stress modéré (50% CC) et stress sévère (25% CC). Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (100, 50 et 25 % CC) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.3.2.2 Teneur en chlorophylle

Les teneurs en pigments chlorophylliens ont montré que le stress hydrique a entraîné une diminution significative ($p \leq 0,05$) des niveaux de Chl a, Chl b et Chl a+b et de caroténoïdes par rapport aux témoins non inoculés. Le stress hydrique (50 % et 25 % CC) a présenté des niveaux de chlorophylle très réduits, plus marqués en cas de stress sévère (25 % CC). Alors que l'inoculation des plants de blé avec les souches bactériennes a augmenté significativement la teneur en pigments chlorophylliens dans des conditions normales et de stress. L'ensemble des bactéries a significativement augmenté la teneur en chlorophylle par rapport au témoin non inoculé sous stress hydrique (50 et 25 % CC) (Fig. 22).

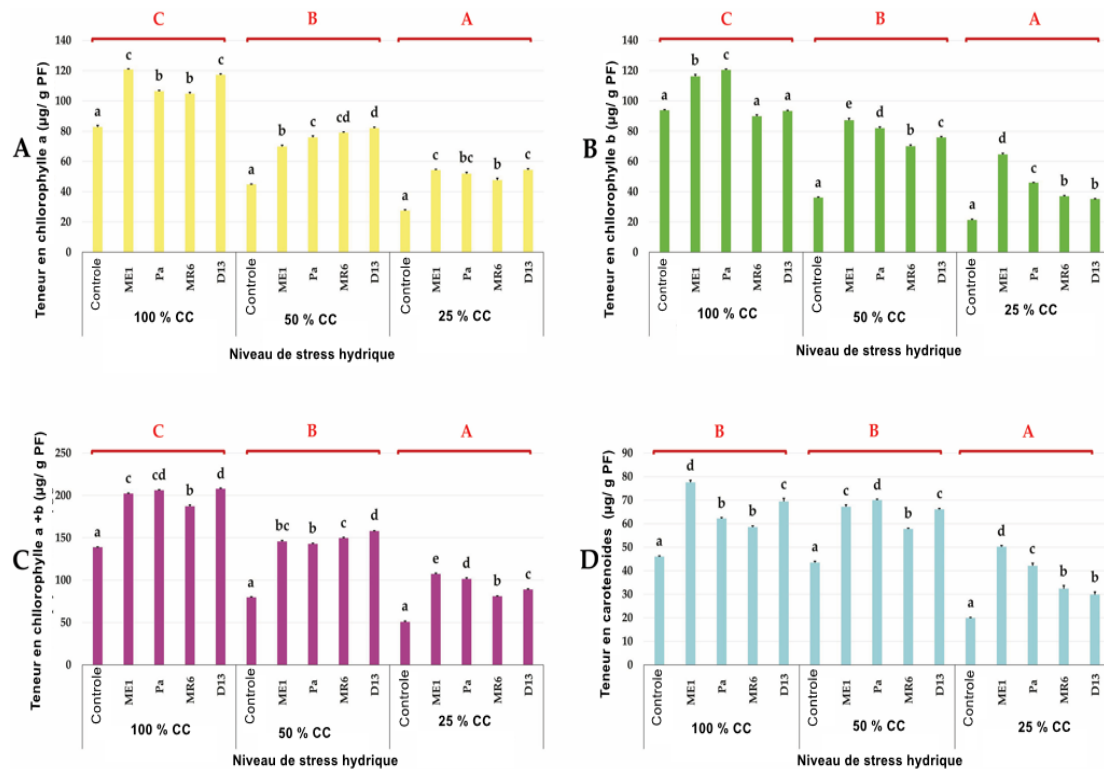


Fig. 22. Effet des bactéries sur (A) la chlorophylle a ($\mu\text{g/g PF}$), (B) la chlorophylle b ($\mu\text{g/g PF}$), (C) la chlorophylle a+b ($\mu\text{g/g PF}$) et (D) les caroténoïdes ($\mu\text{g/g PF}$) des plants de blé sous stress hydrique ; bien arrosé (100 % CC), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (100, 50 et 25 % FC) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.3.2.3. Teneur en proline

Les résultats relatifs à la concentration en proline foliaire et racinaire ont révélé une augmentation significative seulement sous stress hydrique sévère (25% CC) (Fig. 23 A et B). L'inoculation bactérienne n'a eu qu'un impact négligeable sur la teneur en proline dans des conditions normales et lors d'un stress hydrique modéré. Cependant, cette inoculation a entraîné une diminution significative de l'accumulation de proline sous stress hydrique sévère (25% CC).

1.3.2.4 Teneur en sucres totaux

Les résultats ont montré que, contrairement à la proline, le stress hydrique n'affectait pas de manière significative la concentration des sucres totaux dans les racines et les feuilles (Fig. 23 C et D). Cependant, l'effet de l'inoculation sur l'accumulation de ces sucres dépendait des souches bactériennes et du niveau de stress. Une variation plus marquée est observée avec les isolats MR6 et D13 sous stress hydrique modéré et sévère, respectivement. Il est à noter que l'inoculation bactérienne a eu un impact significatif sur les plantes soumises à un stress hydrique

sévère (25 % CC). En particulier, l'inoculation avec MR6 et D13 a conduit à une augmentation notable de la teneur en sucres des feuilles par rapport aux témoins non inoculés.

1.3.2.5. Peroxydation lipidique

Les résultats ont montré une augmentation de la teneur en MDA sous stress hydrique (Fig. 23 E). Les niveaux les plus élevés sont observés pour les témoins non inoculés sous stress hydrique sévère. Les plants inoculés présentent une quantité faible de MDA à tous les niveaux de stress. L'inoculation des souches D13 et MR6 a réduit de manière significative les niveaux de MDA. Ces résultats indiquent que l'inoculation jouait un rôle protecteur des plants de blé, protégeait l'homéostasie cellulaire des plantes et atténuait les effets négatifs du stress hydrique.

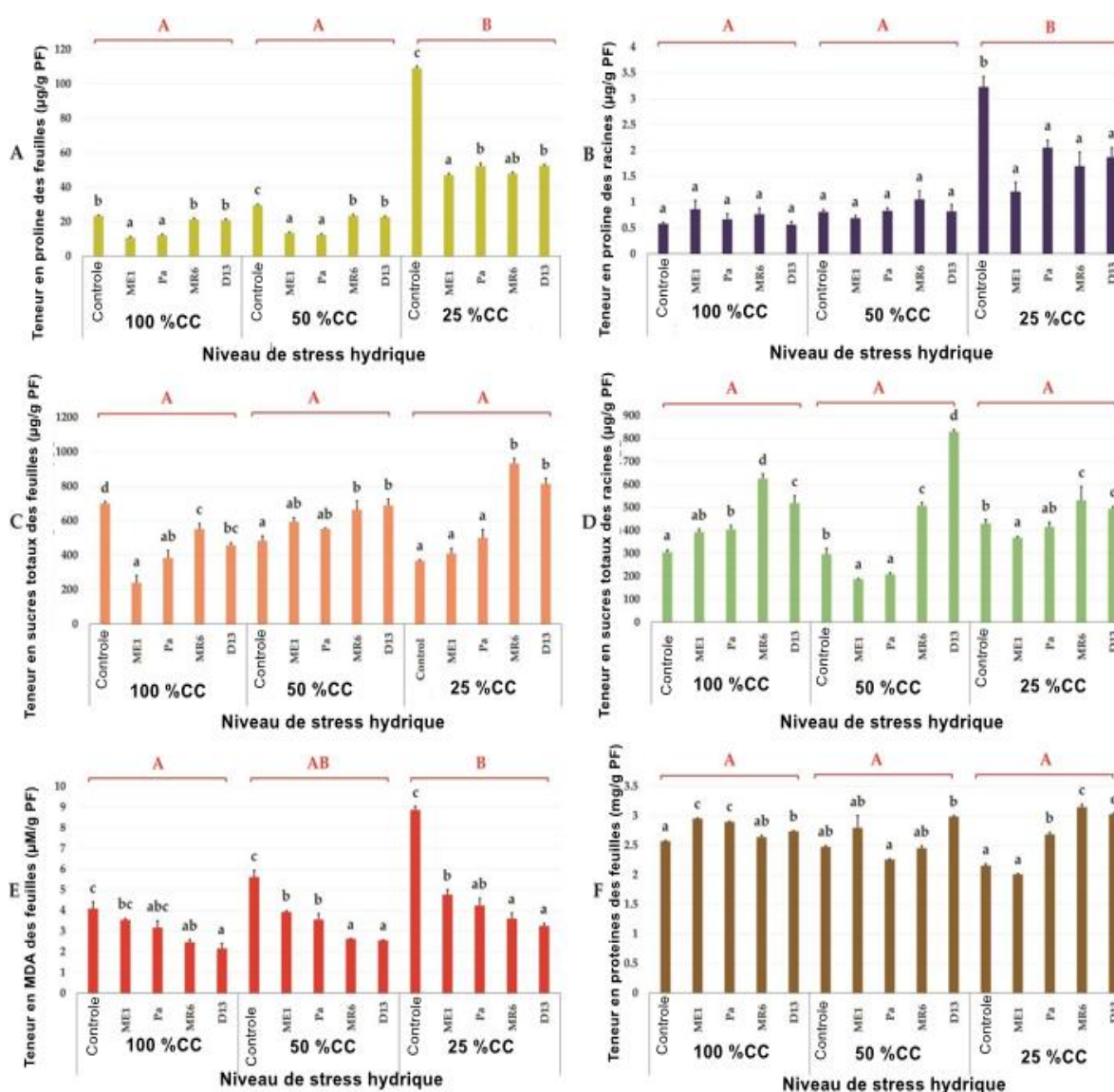


Fig. 23. Effet de l'inoculation bactérienne sur (A, B) la teneur en proline ($\mu\text{g/g}$ PF), (C, D) la teneur en sucres solubles totaux (mg/g PF) des feuilles et des racines, (E) la teneur en (MDA) ($\mu\text{M/g}$ PF) et (F) la teneur en protéines (mg/g PF) des feuilles des plants de blé soumis au stress

hydrique ; bien arrosé (100 % CC), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0,05$) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (100, 50 et 25 % CC) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

2.3.2.6. Teneur en protéines

Nos résultats ont révélé que la teneur en protéines foliaires ne présente pas de différence significative entre les différentes conditions d'irrigation (100% CC, 50% CC et 25% CC) (Fig. 23 F). De plus, aucune variation notable n'est observée entre les plantes inoculées et non inoculées dans des conditions d'irrigation à 100% CC, indiquant une stabilité de la teneur en protéines indépendamment de l'inoculation bactérienne. Cependant, un effet positif de l'inoculation bactérienne sur la teneur en protéines est observé chez les plantes soumises à un stress sévère (25% CC), en particulier avec les souches Pa, MR6 et D13. L'observation d'un effet positif de l'inoculation bactérienne sur les taux de protéines chez les plantes peut être attribuée à la capacité des bactéries inoculées à stimuler les mécanismes de défense et d'adaptation, aidant ainsi les plantes à mieux faire face au stress environnemental.

1.3.2.7. Effets sur les activités des enzymes antioxydantes

L'activité des enzymes antioxydantes telles que GPX, CAT et SOD dans les plants inoculés ou non inoculés a augmenté proportionnellement à l'intensité du stress hydrique (Fig. 24 A, B et C). Cette augmentation est plus significative à un niveau de stress sévère (25% CC), principalement observée pour GPX et SOD (Fig. 24 A et C). Concernant la CAT, une stimulation de son activité est observée à un niveau de 50% FC (Fig. 24 B). L'effet positif de l'inoculation bactérienne sur l'activité des enzymes antioxydantes varie en fonction des isolats bactériens utilisés. À 25% CC, l'activité enzymatique de GPX est plus intense en présence des isolats ME1 et Pa, tandis que celle de CAT est stimulée par MR6 et D13. Concernant SOD, une augmentation significative est observée uniquement en présence de l'isolat ME1 (Fig. 24 C).

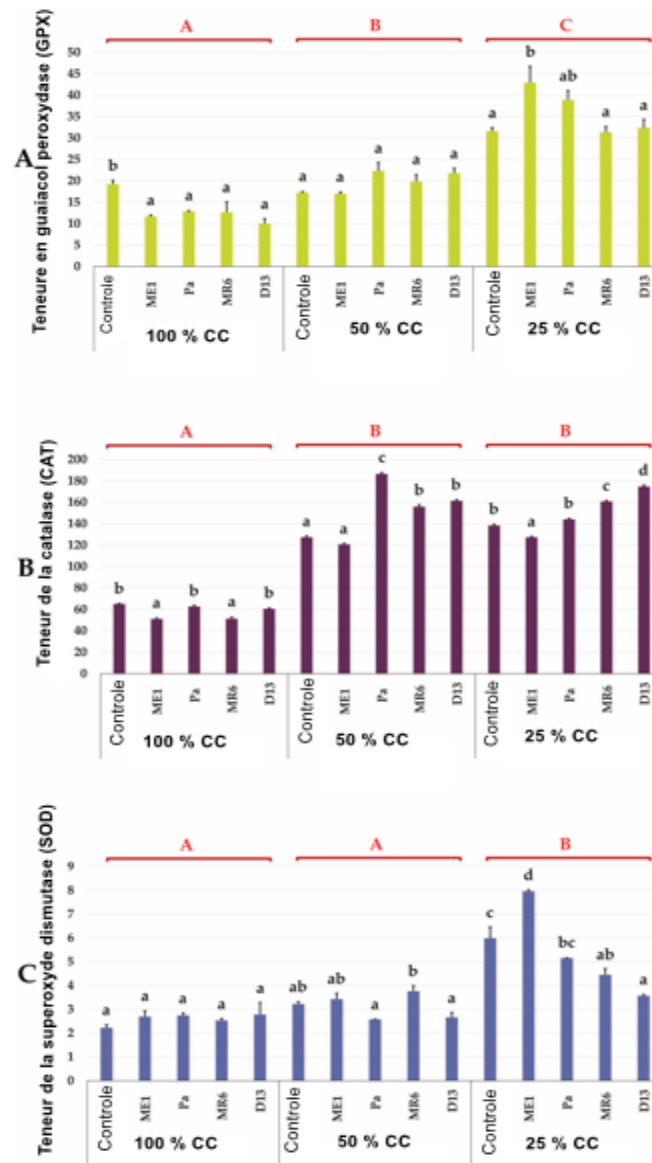


Fig. 24. Effet des bactéries sur (A) la teneur de la guaiacol peroxydase (GPX) (U/mn/mg de protéines), (B) la catalase (CAT) (U/mn/mg de protéines) (C) et le superoxyde dismutase (SOD) (U/mg de protéines) des plants de blé sous stress hydrique ; bien arrosé (100 % CC), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives (p < 0,05) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (100, 50 et 25 % CC) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

1.3.3. Effet du stress hydrique sur la survie et la colonisation des bactéries rhizosphérique et endophyte

Les résultats de la survie bactérienne dans la rhizosphère et la racine des plants de blé sont présentés dans la Fig. 25. Les souches inoculées ont démontré une colonisation significative de la rhizosphère et des racines du blé dans des conditions normales et sous stress hydrique. Le taux de survie bactérienne dans la rhizosphère du blé s'est avéré significatif,

CHAPITRE 3 : RESULTATS ET DISCUSSION

atteignant des valeurs d'environ 10^8 - 10^9 UFC/g de sol pour les souches rhizosphériques MR6 et D13, et maintient une stabilité notable sous stress modéré. Une légère diminution du nombre de bactéries est observée dans des conditions de stress sévère, avec des dénombrements autour de 10^7 et 10^8 UFC/g pour MR6 et D13 respectivement (Fig. 25 A). Les dénombrements des souches ME1 et Pa dans la rhizosphère ont augmenté proportionnellement avec l'intensité du stress, passant de 10^5 UFC/g pour Pa et de 10^6 UFC/g pour ME1, dans des conditions normales à 10^7 UFC/g dans des conditions de stress (Fig. 25 A). En revanche, leur présence dans les racines, du fait de leur nature endophyte, a montré une augmentation plus marquée de 10^6 UFC/g de racines en conditions normales à 10^7 UFC/g en conditions de stress pour la souche ME1. La souche Pa a montré une meilleure capacité de colonisation sous stress sévère (25% CC), avec une augmentation des dénombrements de 10^7 UFC/g en conditions normales à 10^9 UFC/g en conditions de stress (Fig. 25 B). Ces observations confortent le caractère efficace de la souche Pa sous différents stress.

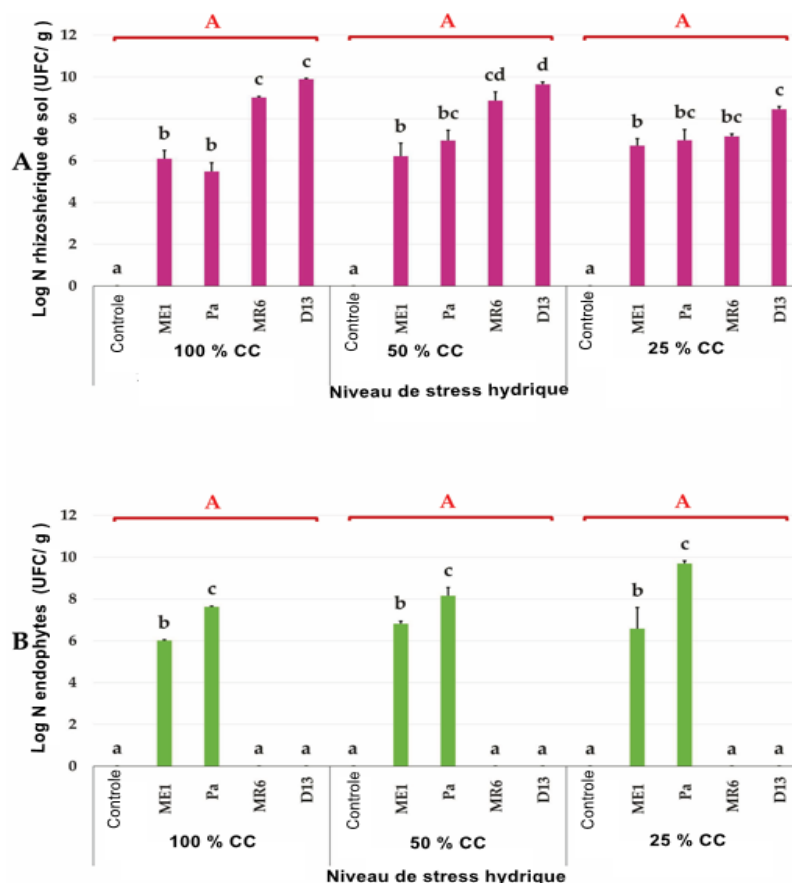


Fig. 25. Survie des bactéries ME1, Pa, MR6 et D13 (Log N (UFC/g)), dans (A) la rhizosphère et (B) les racines des plants de blé cultivés sous stress hydrique ; bien arrosé (100 % CC), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions (n = 3). Les lettres minuscules (a, b, c) indiquent les différences significatives ($p < 0.05$).

0,05) entre le témoin et les isolats bactériens. Les lettres majuscules (A, B, C) indiquent les différents niveaux de stress hydrique (100, 50 et 25 % CC) déterminées par ANOVA avec une comparaison multiple à l'aide du HSD de Tukey.

La capacité des souches à coloniser la surface de la plante est révélée par examen microscopique des racines de blé cultivant sur MS en présence de différentes concentrations de PEG. La présence nette de zones roses à la surface des racines après révélation par la solution de TTC atteste de la présence d'un nombre important de bactéries colonisant la surface des racines de blé (Fig. 26).

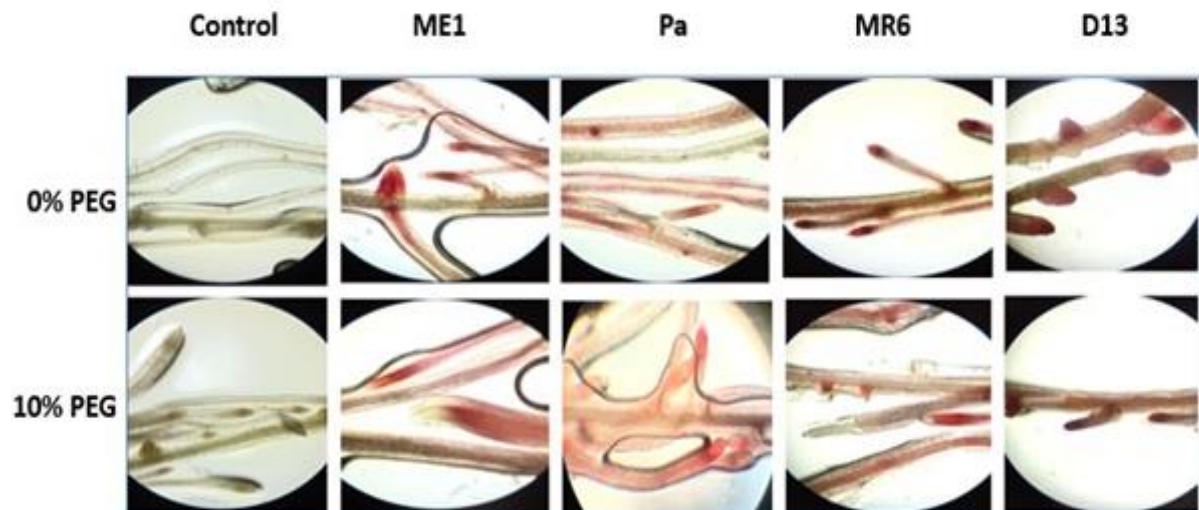


Fig. 26. Examen microscopique des racines des plants de blé colonisées par les souches bactériennes (ME1, Pa, MR6 et D13) sous stress osmotique (0 et 10% PEG) par rapport aux racines non inoculées.

1.4. Discussion

Le stress hydrique est un défi agricole majeur à l'échelle mondiale qui affecte la croissance, la morphologie, la physiologie et la biochimie des plantes et limite considérablement la production des cultures, en particulier dans les zones arides et semi-arides (Valizadeh-rad et *al.*, 2023). Au cours de la dernière décennie, les chercheurs ont amélioré la compréhension du rôle des PGPB dans l'atténuation du stress hydrique des plantes. Ce développement de recherche met en évidence le potentiel prometteur des PGPB en tant qu'outil stratégique pour gérer et améliorer la tolérance des plantes au stress hydrique. Les PGPB agissent en modulant la réponse physiologique des plantes à la sécheresse. Compte tenu des variations des caractéristiques écologiques et des circonstances abiotiques du sol, il est impératif de sélectionner soigneusement les micro-organismes bénéfiques adaptés à ces conditions spécifiques pour assurer leur application réussie sur le terrain.

L'objectif de cette étude est d'évaluer et de sélectionner des PGPB démontrant une

CHAPITRE 3 : RESULTATS ET DISCUSSION

tolérance à divers stress abiotiques, tout en présentant de multiples activités bénéfiques. Cette approche est particulièrement importante dans le contexte de la satisfaction des besoins nutritionnels des plantes cultivées dans des sols arides, semi-arides, pollués ou de mauvaise qualité. Ainsi, cette recherche a permis d'examiner la capacité de 24 isolats bactériens issus de divers écosystèmes à résister à divers stress abiotiques. Ces bactéries sont testées pour leurs caractéristiques PGP, notamment leur capacité à solubiliser le phosphate, à fixer l'azote, à produire l'AIA, l'ACC désaminase, les sidérophores, l'ammoniac, l'HCN, et le biofilm.

De plus, leur capacité à croître dans des conditions de stress abiotiques telles que la salinité, la sécheresse, le pH et la température est évaluée. Ces bactéries ont également démontré une tolérance aux métaux lourds, aux polluants, aux fongicides et aux herbicides, ce qui les rend aptes à être utilisées dans des conditions environnementales variées. Des recherches antérieures ont montré que les bactéries possédant de multiples caractéristiques bénéfiques et résistantes à divers stress sont préférables à celles qui n'en possèdent qu'une seule. Cette découverte suggère que la polyvalence des bactéries, leur capacité à répondre à divers besoins et à résister à différentes contraintes environnementales, les rend plus efficaces dans leurs interactions avec les plantes (Rabhi *et al.*, 2018 ; Cherif-Silini *et al.*, 2021).

Le criblage des 24 souches PGPB a permis de sélectionner quatre bactéries ME1, Pa, MR6 et D13 présentant diverses activités PGP et une tolérance notable à différents stress abiotiques. Ces souches sont ensuite soumises à une évaluation de leurs propriétés PGP, notamment la production d'AIA, la synthèse de sidérophores et la solubilisation du phosphate dans des conditions de stress osmotique (0 %, 20 % et 30 % PEG). La production d'AIA diminue en fonction de l'intensité de la sécheresse. Cependant, la souche Pa produit une concentration très élevée d'AIA à 10 % de PEG. Globalement, les souches ME1, Pa, MR6 et D13 ont maintenu la synthèse d'AIA même à une concentration élevée de 30 % de PEG. L'AIA est essentiel à la division cellulaire, il favorise le développement des racines latérales, augmente ainsi la surface d'absorption et améliore la capacité des plantes à absorber l'eau et les nutriments dans des conditions de stress hydrique (Noha *et al.*, 2022 ; Al-Shwaiman *et al.*, 2022). Dans des conditions de stress similaires, la solubilisation du phosphate est observée chez toutes les souches, avec un maximum noté pour la souche Pa à 10 % de PEG. Le phosphore, en tant que macroélément essentiel, participe à pratiquement toutes les fonctions métaboliques essentielles pour la croissance des plantes (Al-Shwaiman *et al.*, 2022). Les souches sélectionnées (ME1, Pa, MR6, D13) ont conservé la capacité de produire des sidérophores même dans des conditions de stress osmotique. Les souches Pa et MR6 se distinguent comme les producteurs les plus

efficaces en présence de PEG. Les sidérophores jouent un rôle essentiel dans les conditions de sécheresse en raison de leurs mécanismes de chélation du fer, améliorant ainsi la disponibilité de ce nutriment pour les plantes (Khan *et al.*, 2021 ; Silambarasan *et al.*, 2022).

La germination des graines est une phase essentielle du cycle de vie des plantes, influençant considérablement leur développement ultérieur (Kour *et al.*, 2022). L'étude a démontré que l'application du PEG induit un stress osmotique, réduisant la germination du blé, en particulier à 20 %. La suppression de la germination due à la sécheresse est observée dans diverses cultures, telles que le blé (*T. aestivum* L.) (Ansari *et al.*, 2021 ; Latif *et al.*, 2022), le maïs (*Zea mays* L.) (Yasmin *et al.*, 2022) et l'orge (*Hordeum vulgare* L.) (Gul *et al.*, 2023). Les bactéries osmotolérantes ME1, Pa, MR6, D13 améliorent significativement la germination en présence de PEG (Gowtham *et al.*, 2020 ; Saadaoui *et al.*, 2022). Ces souches, en raison de leur osmotolérance, stimulent la synthèse d'auxines, favorisant la division cellulaire et l'élongation cellulaire malgré le stress hydrique. Une production accrue d'hormones de croissance stimule l'activité d'enzymes comme l' α -amylase, améliorant l'absorption de l'amidon et favorisant la germination (Rashid *et al.*, 2022). L'étude a confirmé les avantages de l'utilisation de souches osmotolérantes produisant de fortes concentrations de phytohormones, notamment des auxines, sur la germination du blé dans des conditions de stress hydrique (Rashid *et al.*, 2022). Des recherches antérieures sur le coton ont également montré des améliorations similaires avec l'AIA (Zhao *et al.*, 2020). De plus, le traitement des graines de pois d'Angole (*Cajanus cajan* L.) par *P. aeruginosa* et *B. megaterium*, produisant à la fois de l'AG et de l'AIA, a eu un impact positif sur la germination sous stress hydrique (Jha *et al.*, 2023). Ces résultats ont mis en évidence le rôle important des souches bactériennes sélectionnées dans l'amélioration de la germination, en raison de leur osmotolérance, de leur synthèse accrue d'auxines et de leur production d'EPS (Ilyas *et al.*, 2020 ; Ansari *et al.*, 2021). L'étude en pots a évalué l'impact de l'inoculation de souches bactériennes sur la croissance des plants de blé sous différents niveaux de stress hydrique. Le stress a entraîné une réduction significative des paramètres morphologiques, en particulier dans les conditions de stress sévère (25 % CC). Cette diminution est principalement attribuable à une réduction délibérée de la prolifération cellulaire, visant à optimiser l'utilisation des nutriments et de l'eau. Le stress hydrique a également entraîné une diminution de la turgescence, entravant l'élongation et l'expansion des cellules (Arora *et al.*, 2023 ; Singh *et al.*, 2023). De plus, la restriction de la croissance aérienne peut également résulter indirectement de la fermeture des stomates, réduisant ainsi l'absorption des nutriments et les taux de photosynthèse. Sous stress, les cellules

redirigent leur énergie vers les mécanismes de défense, modifiant ainsi le schéma de croissance cellulaire (Singh et al., 2023). Plusieurs études ont également examiné l'impact du stress hydrique sur les caractéristiques physiologiques et morphologiques du blé (Ansari et al., 2021 ; Akhtar et al., 2021 ; Kasim et al., 2021 ; Arora et Jha., 2023).

L'inoculation des quatre souches bactériennes a stimulé la croissance des plantes, améliorant l'absorption des nutriments du sol et les rendant facilement disponibles pour les plantes, même en présence de stress (Valizadeh-rad et al., 2023). Les souches produisant de l'ACC désaminase ont atténué les effets négatifs du stress de la sécheresse, réduisant la concentration d'éthylène et améliorant la tolérance au stress (Arora et Jha, 2023). L'éthylène, à des concentrations élevées, peut inhiber la croissance des plantes, affectant les racines, les tiges et les feuilles (Arora et Jha, 2023 ; Singh et al., 2023).

De plus, la formation de biofilm par ces bactéries rhizosphériques, avec production d'exopolysaccharides, améliore la tolérance au stress hydrique en favorisant l'agrégation du sol et l'absorption efficace des nutriments (Ansari et al., 2021 ; Latif et al., 2022). Enfin, l'inoculation bactérienne, en particulier avec des souches produisant de l'ACC désaminase et favorisant la formation de biofilms, représente une stratégie prometteuse pour améliorer la tolérance des plantes au stress hydrique.

L'évaluation de la teneur en chlorophylle des plantes soumises à un stress hydrique révèle une diminution significative des pigments chlorophylliens (Akhtar et al., 2021). Un stress hydrique intense perturbe la machinerie photosynthétique, conduisant à une perturbation de la photosynthèse se manifestant par une diminution simultanée de l'activité photosynthétique, de la conductance stomatique et de la concentration en CO₂. Les altérations des chloroplastes réduisent leur capacité photosynthétique (Kasim et al., 2021 ; Khalilpour et al., 2021). Cependant, l'application de traitements spécifiques et l'inoculation de souches PGPB ont montré des résultats positifs dans l'augmentation des taux de chlorophylle, favorisant ainsi la tolérance au stress. Ces souches PGPB agissent en améliorant l'absorption des nutriments, notamment de l'azote, indispensable à la chlorophylle (Khalilpour et al., 2021 ; Kerbab et al., 2021). Des études ont mis en évidence l'association entre une tolérance accrue à la sécheresse chez les plantes, la préservation des niveaux de chlorophylle et l'inoculation de souches PGPB. Le rôle spécifique de certaines PGPB telles que *Beijerinckia fluminensis* BFC33 (Al-Shwaiman et al., 2022), *Pseudomonas* sp. et *Serratia marcescens* (Khan et Singh, 2021) *Bacillus* sp., et *Azospirillum lipoferum* (Akhtar et al., 2021) est mis en évidence dans la régulation directe de la physiologie des plants de blé. De plus, l'inoculation a conduit à une amélioration de la

concentration des pigments photosynthétiques et de l'efficacité photochimique, augmentant la productivité des plantes sous différents niveaux de stress.

En présence de stress hydrique, les plantes réagissent en produisant des composés réactifs, provoquant des dommages oxydatifs des tissus végétaux (Valizadeh-rad et *al.*, 2023). Le MDA est souvent utilisé comme indicateur de peroxydation lipidique, révélant une augmentation significative de sa concentration lors de stress modéré (50 % CC) et sévère (25 % CC) chez les plants de blé non traités. Cependant, l'inoculation avec les souches ME1, Pa, MR6 et D13 a réduit significativement les niveaux de MDA, suggérant une atténuation des dommages membranaires. Ces résultats ont indiqué que les plantes traitées avec ces souches ont subi moins de stress oxydatif, confirmant des études antérieures démontrant le maintien du potentiel redox cellulaire par les bactéries (Murali et *al.*, 2021). Des recherches similaires ont montré que l'inoculation bactérienne peut améliorer la biomasse végétale et réduire les concentrations de MDA sous stress, soulignant le rôle bénéfique des bactéries dans la protection des plantes contre les effets néfastes du stress hydrique (Ma et *al.*, 2017).

L'ajustement osmotique, caractérisé par l'accumulation d'osmoprotecteurs tels que la proline, est une adaptation fondamentale qui améliore la survie des plantes en période de stress, en particulier de sécheresse. La proline remplit diverses fonctions, notamment le maintien de la turgescence cellulaire, la stabilisation des composants subcellulaires et le rôle des molécules de signalisation (Zarei et *al.*, 2020). Les plantes non inoculées ont montré une augmentation significative de la proline sous stress, tandis que l'inoculation bactérienne a réduit cette accumulation, atténuant ainsi l'impact du stress hydrique. Des études, telles que celles de Kasim et *al.* (2021), ont démontré que l'inoculation bactérienne réduisait les effets nocifs du stress hydrique, avec une accumulation moindre de proline. L'association avec les bactéries semble favoriser la résistance au stress hydrique, offrant des perspectives d'amélioration de la tolérance des plantes aux conditions environnementales difficiles.

Les sucres solubles totaux agissent comme des osmolytes, protégeant les cellules végétales du stress osmotique en préservant les interactions cellulaires pendant la déshydratation. L'inoculation bactérienne augmente les sucres dans les plants de blé soumis à un stress hydrique, avec des variations liées au type d'inoculation. Des études indiquent que *Bacillus* sp. BT3 et *Klebsiella* sp. HA9 réduisent la proline et augmentent les sucres en cas de sécheresse. Les PGPB améliorent la tolérance à la sécheresse en augmentant les sucres et en réduisant la proline. Les écarts dans l'osmorégulation proviennent de variations bactériennes, de mécanismes de communication et de la complexité de la réponse métabolique au stress

(Khan et Bano, 2019 ; Zarei et *al.*, 2020 ; Kerbab et *al.*, 2021 ; Singh et *al.*, 2023).

La concentration en protéines a diminué dans les plants de blé non inoculés soumis à un stress hydrique sévère, probablement en raison d'une réduction des nutriments nécessaires à la synthèse protéique (Akhtar et *al.*, 2021). En revanche, l'inoculation avec les PGPB a augmenté la teneur en protéines en atténuant les effets du stress, favorisant ainsi l'absorption d'azote. Ces résultats sont cohérents avec les études précédentes montrant une intensification des protéines sous inoculation, soulignant le rôle bénéfique des PGPB dans la préservation des processus cellulaires face aux contraintes environnementales (Sheteiwy et *al.*, 2021).

Les enzymes antioxydantes se révèlent être une stratégie efficace pour augmenter la tolérance à la sécheresse. Nos résultats montrent que le stress hydrique augmente la production d'enzymes antioxydantes telles que GPX, CAT et SOD. Une amélioration significative de l'activité de ces enzymes est observée suite à l'inoculation avec les souches ME1, Pa, MR6 et D13, notamment dans des conditions de déficit hydrique sévère (25% CC), par rapport au témoin non inoculé. Ces résultats apportent la preuve de l'effet bénéfique de l'inoculation pour améliorer la tolérance à la sécheresse en ajustant les activités des antioxydants et la détoxification des ROS. L'inoculation de plants de blé avec *B. subtilis* a entraîné une augmentation de l'activité des enzymes antioxydantes (SOD, CAT, POD) (Sood et *al.*, 2020). *B. amyloliquefaciens* QST713 augmente l'activité des enzymes antioxydantes (SOD, CAT, POD et APX) conduisant à une diminution de la teneur en H₂O₂ et O²⁻ favorisant la croissance et la biomasse des plants de luzerne (*Medicago sativa* L.) dans des conditions de stress hydrique (Han et *al.*, 2022). Cependant, dans certains cas, une diminution de l'activité des enzymes antioxydants chez le blé dans des conditions de stress hydrique est observée après inoculation avec les PGPB (Ansari et *al.*, 2021 ; Rashid et *al.*, 2022). Les interactions entre les micro-organismes et les plantes sont diverses et peuvent influencer positivement la croissance des plantes de diverses manières. Ainsi, les PGPB peuvent améliorer la croissance des plantes par plusieurs mécanismes, notamment par l'induction d'une résistance systémique.

L'efficacité de la colonisation racinaire par ces souches est visualisée à l'aide de la coloration du TTC après observation microscopique des racines. L'analyse des résultats a révélé une colonisation dense et compacte sur les racines du blé, aussi bien dans des conditions normales que sous stress hydrique. Cette capacité efficace de colonisation racinaire est essentielle à la survie et à la promotion de la croissance des plantes. Ces observations visuelles consolident les résultats quantitatifs obtenus, qui indiquent que les souches bactériennes, en particulier Pa et D13, sont capables de maintenir une colonisation racinaire efficace, même en

présence de stress osmotique (10% PEG). La capacité de ces souches à coloniser efficacement les racines est attribuée à leur survie et à leur attachement au rhizoplan, favorisant ainsi leur croissance dans un environnement sujet à la sécheresse. Les mécanismes complexes de colonisation impliquent des processus tels que l'adhésion, la communication chimique et la sécrétion de composés bénéfiques. Les exsudats racinaires agissent comme des réservoirs de nutriments et des signaux chimiotactiques pour les bactéries associées aux racines (Niu et *al.*, 2018). Les résultats obtenus sont cohérents avec ceux trouvés dans d'autres études (Singh et Jha, 2017 ; Niu et *al.*, 2018 ; Ansari et *al.*, 2021), ce qui met en évidence leur potentiel comme bioinoculants pour améliorer la tolérance des cultures au stress hydrique.

Les études montrent que les PGPB comme *Bacillus* améliorent la colonisation racinaire en conditions de stress hydrique grâce à leur production d'EPS et à leur capacité à former des spores (Cherif-Silini et *al.*, 2016). La souche Pa, en tant qu'endophyte bénéfique, favorise la croissance des plants de blé, tant dans des conditions normales que stressées (Saadaoui et *al.*, 2022 ; Umapathi et *al.*, 2022). Ces résultats mettent en lumière l'importance des interactions étroites entre les PGPB et les plantes, essentielles pour optimiser la croissance, surtout dans des environnements difficiles.

Partie 2 : Amélioration de la croissance du blé dur par *Pantoea agglomerans* Pa sous stress multiple salin, hydrique, métal lourd et polluant appliqués uniques ou combinés

2.1. Evaluation des activités PGP sous stress abiotiques uniques et combinés

L'évaluation des effets des stress uniques et combinés sur les activités PGP (Fig. 27) (solubilisation du phosphate, production d'AIA et de sidérophores) de la souche Pa a révélé que la salinité du milieu (100 et 200 mM) a stimulé légèrement la solubilisation des phosphates par rapport au témoin sans sel. Alors que la supplémentation du milieu PVK avec du PEG-6000 (10 %, 20 %) n'a aucun effet notable sur cette activité. Cependant, le Cd ou le PHE ont présenté une activité inhibitrice de la solubilisation de phosphate remarquable seulement à 200 ppm.

Contrairement aux stress uniques, ceux combinés ont entraîné une diminution significative de la production du phosphate soluble, mais cette production reste appréciable. C'est le cas dans les combinaisons S+P et Hm+P, où des concentrations de 189,97 µg/ml et 167,33 µg/ml sont respectivement, notées (Fig. 27 A).

Dans des conditions normales, la souche Pa a produit une concentration d'AIA de 180,33 µg/ml. La synthèse d'AIA est stimulée par la présence de NaCl (100 et 200 mM) et de PEG-6000 (10 et 20 %). L'effet du PHE (100 et 200 ppm) sur cette auxine est négligeable. A l'exception, du stress S+P, le Cd et les autres stress combinés ont provoqué une réduction drastique de l'AIA (Fig. 27 B).

L'effet des stress uniques et combinés sur la production des sidérophores par Pa a révélé que la salinité du milieu (100 et 200 mM), la présence de Cd ou de PHE (100 et 200 ppm) n'ont présenté aucun effet stressant notable sur cette activité mais, plutôt un effet stimulant concernant surtout le Cd et le PHE. Une réduction de la synthèse des sidérophores est remarquée sous stress hydrique unique ou combinés avec d'autres stress (Fig. 27 C).

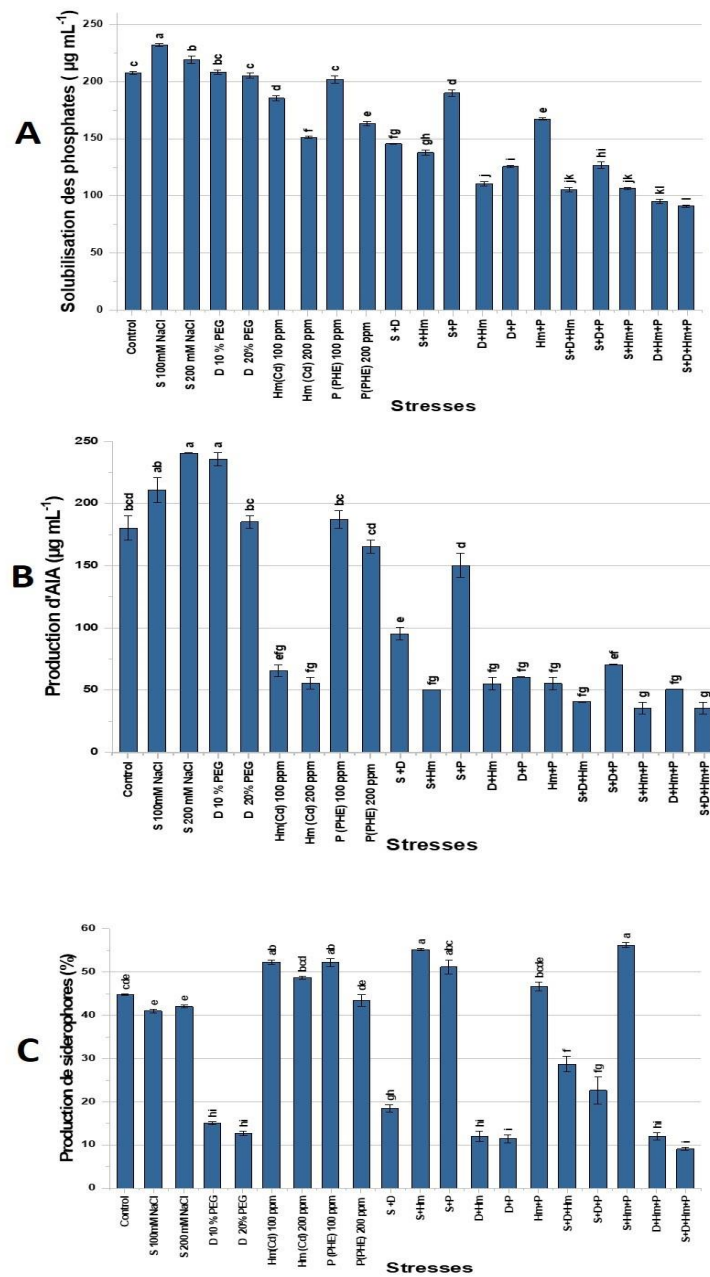


Fig. 27. Effets des stress uniques et combinés sur les activités de promotion de la croissance de Pa, (A) Solubilisation du phosphate ($\mu\text{g/ml}$), (B) Production d'AIA ($\mu\text{g/ml}$) et (C) Production de siderophores (%). Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Différentes lettres minuscules au-dessus des barres indiquent une différence significative à $P \leq 0,05$ selon le post-test de comparaison multiple de Tukey.

2.2. Effet de l'inoculation de Pa sur la croissance du blé dans des conditions de stress uniques et combinées

2.2.1. Mesure des paramètres morphologiques

L'effet de l'inoculation de Pa sur la croissance du blé dur sous stress uniques et combinés est illustré dans les Fig. 28 et 29. Les différents stress ont entraîné une diminution significative de la longueur des tiges et des racines des plants de blé, par rapport aux témoins non stressés et non inoculés. L'effet global des stress combinés est synergique, entraînant une réduction significative de la croissance des plants par rapport aux stress uniques (Fig. 28 A et B). L'analyse de la biomasse fraîche et sèche racinaire et foliaire a révélé que ces paramètres de croissance sont fortement réduits en présence de stress abiotiques en particuliers lorsque la salinité, le stress hydrique ou métallique seul ou combinés sont expérimentés (Fig. 28 C et F). Alors que, l'effet des polluants unique ou en combinaison avec les autres facteurs abiotiques sont moins stressant sur la biomasse végétale.

L'inoculation a amélioré de manière significative la croissance des tiges et des racines et s'est avérée efficace pour atténuer les effets des différents stress, ainsi que leur combinaison, par rapport aux plants non inoculées. Il convient également de noter que l'inoculation de Pa en présence de polluant a eu un effet bénéfique très significatif sur la longueur des tiges et des racines par rapport au témoin non stressé. L'inoculation de Pa augmente le poids frais et sec des plants à tous les niveaux de stress.

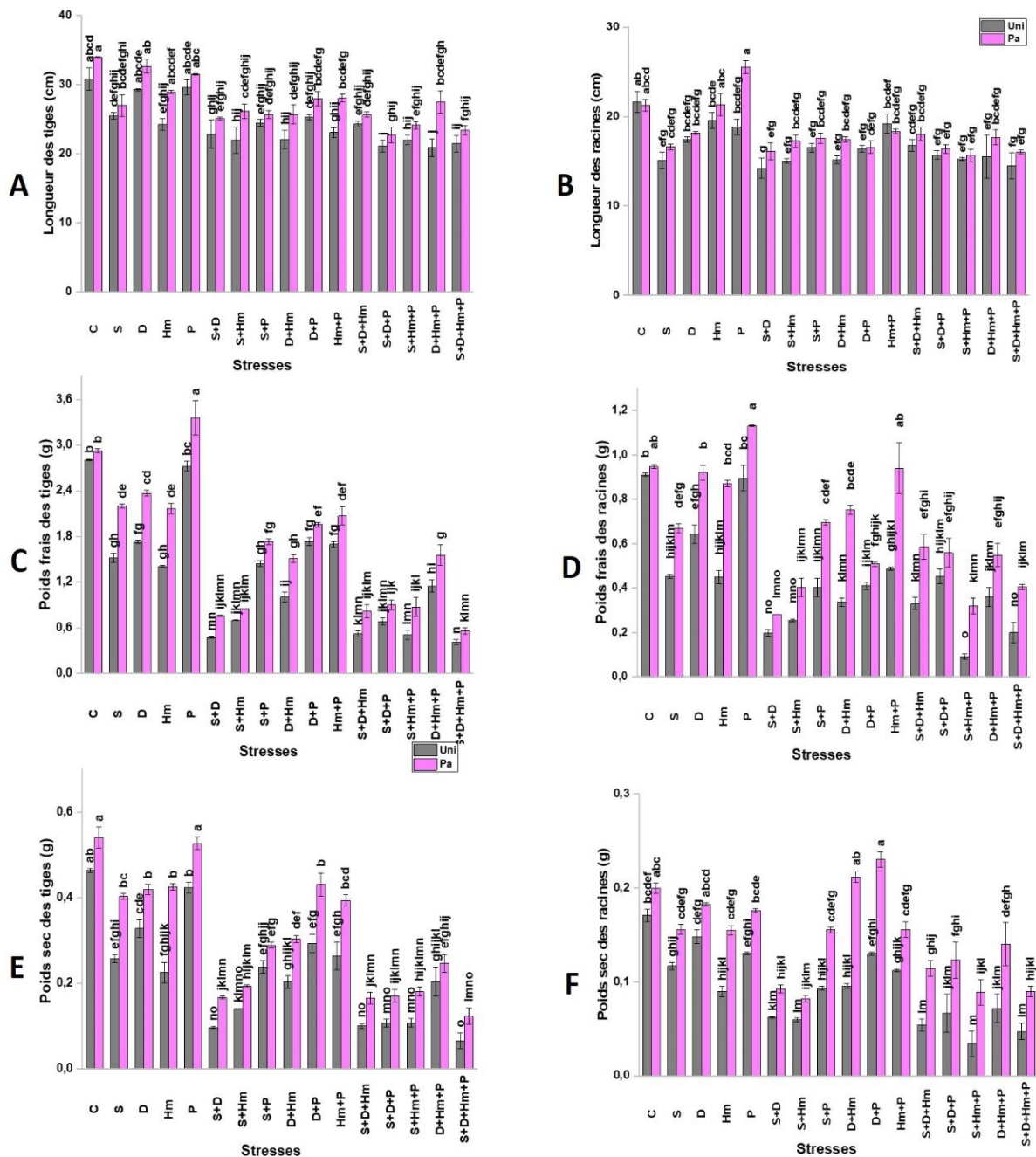


Fig. 28. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A, B) la longueur des tiges et des racines (cm), (C, D) le poids frais des tiges et des racines (g) et (E, F) le poids sec des tiges et des racines des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés. Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les différentes lettres minuscules au-dessus des barres indiquent une différence significative à $P \leq 0,05$ selon le post-test de comparaison multiple de Tukey.

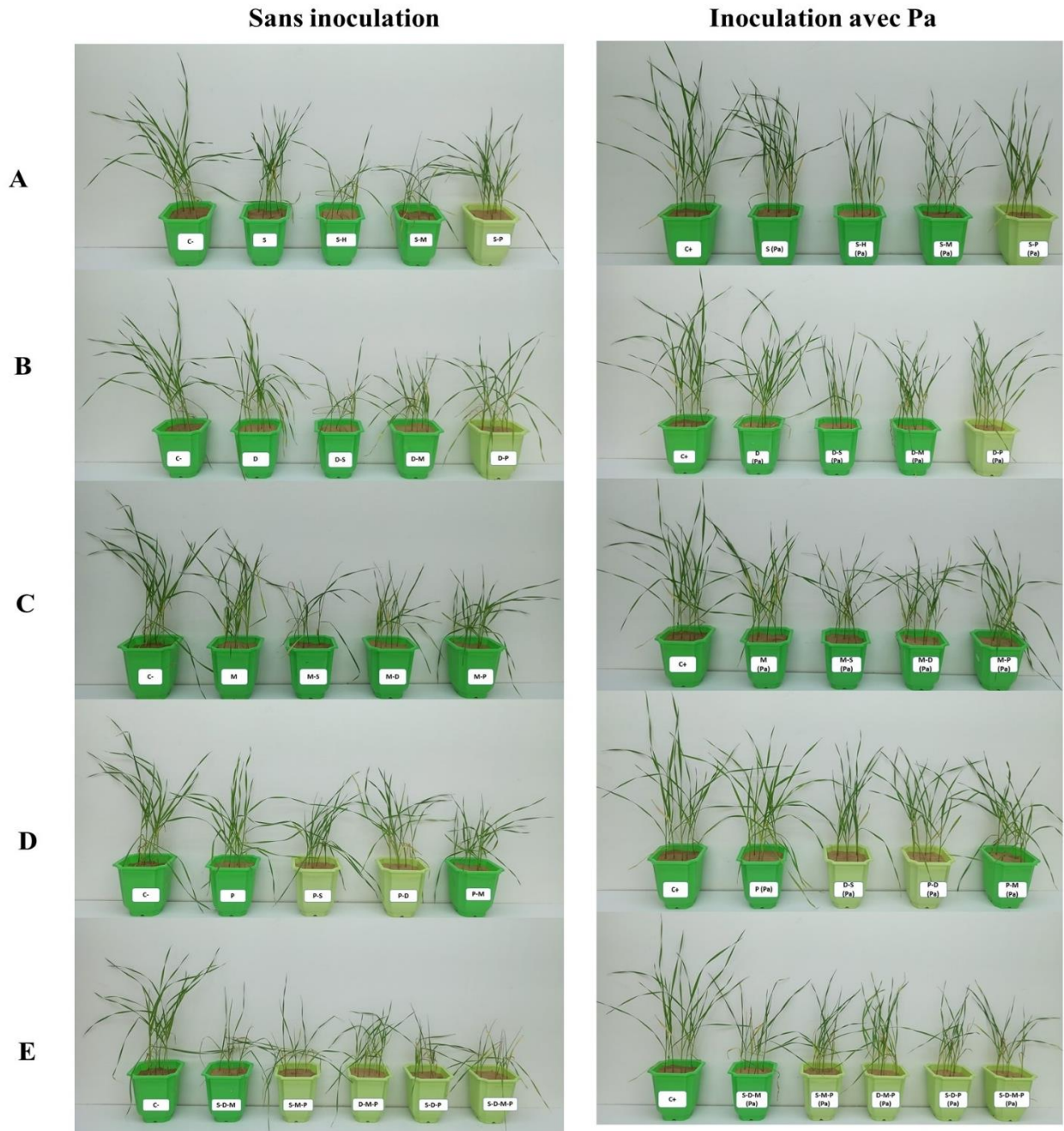


Fig. 29. Évaluation de l'inoculation avec Pa sur les plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés ; **(A)** salinité (S, SD, SM, SP), **(B)** sécheresse (D, DS, DM, DP), **(C)** métal lourd cadmium (M, MS, MD, MP), **(D)** polluant phénanthrène (P, PS, PD, PM) et **(E)** combinaisons de stress triple et quadruple (SDM, SMP, DMP, SDP, SDMP) par rapport au contrôle sans stress des plants inoculés et non inoculés.

2.2.2. Détermination de la teneur en chlorophylle

Les résultats ont montré une influence significative des stress abiotiques sur les teneurs en chlorophylle a, b, a+b et en caroténoïdes. L'effet combiné des différents stress a entraîné des réductions notoires des teneurs en chlorophylle a, b, totale et en caroténoïdes par rapport aux stress uniques et aux témoins non stressés. L'augmentation de la teneur en caroténoïdes en réponse à des stress abiotiques isolés est remarquable. De plus, un effet stimulateur plutôt qu'inhibiteur sur la teneur en pigments chlorophylliens est observé en réponse au stress polluant (Fig. 30 A - D). Cependant, l'inoculation avec Pa a augmenté significativement la teneur de tous les pigments chlorophylliens dans des conditions normales et sous différents stress. Ces augmentations diffèrent selon le type de stress.

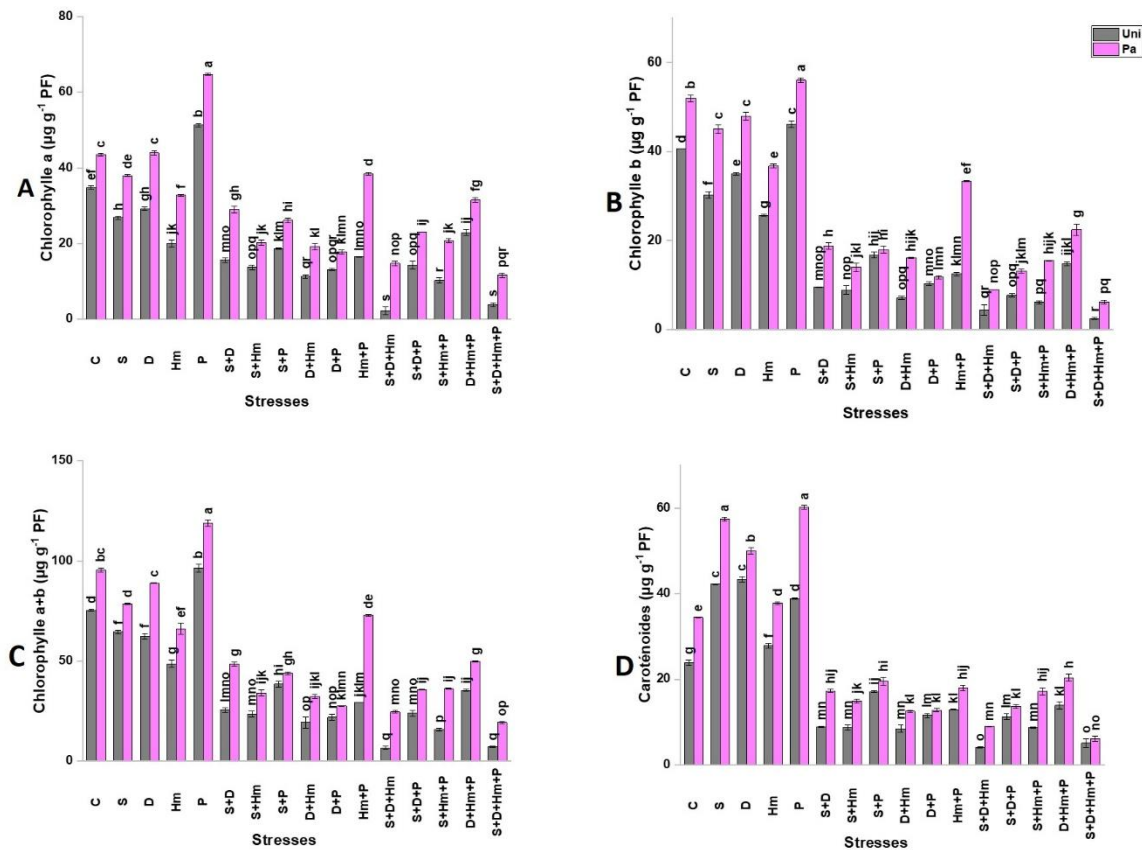


Fig. 30. Effet de l'inoculation avec Pa sur les teneurs en (A) Chlorophylle a (µg/ g PF), (B) Chlorophylle b (µg/ g PF), (C) Chlorophylle a+b (µg/ g PF) et (D) Caroténoïdes (µg/ g PF) de plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés. Les valeurs représentent les moyennes ± écart-type de trois répétitions (n = 3). Les différentes lettres minuscules au-dessus des barres indiquent une différence significative à P ≤ 0,05 selon le post-test de comparaison multiple de Tukey.

2.2.3. Contenu en MDA

Une augmentation significative des niveaux de MDA est enregistrée pour les plants non inoculés soumis à différentes conditions de stress. Cependant, l'augmentation la plus élevée est observée chez les plants soumis à des stress combinés. Les valeurs les plus élevées sont notées chez les plants exposés aux traitements S+D, S+Hm, S+D+Hm, D+Hm+P, S+D+Hm+P, suggérant que ces plants ont subi des dommages membranaires plus intenses par rapport aux plants soumis à des stress uniques (Fig. 31 A). La souche Pa a significativement réduit la teneur en MDA dans les conditions normales, ainsi que sous stress unique ou combiné, par rapport aux plants non inoculés. Des diminutions plus intenses de 85,10 %, 122,82 %, 109,75 %, 145,61 % et 332,64 % sont observées sous stress S+D, S+Hm, S+D+Hm, S+Hm+P et D+Hm+P, respectivement.

2.2.4. Fuite d'électrolytes

La fuite d'électrolytes est estimée pour évaluer le degré d'altération de la membrane cellulaire induite par les conditions de stress. Les résultats ont montré que les plants non inoculés et stressés présentaient une fuite électrolytique élevée par rapport aux plants témoins. Le taux maximal est observé dans les cas de stress combinés (Fig. 31 B), en particulier dans les traitements triple et quadruple (S+D+Hm, S+Hm+P, S+D+Hm+P). Cependant, l'inoculation bactérienne par Pa a réduit significativement la fuite électrolytique chez les plants soumis à un stress unique ou combiné, suggérant un effet bénéfique de l'inoculation bactérienne. Par exemple, la conductivité électrolytique a diminué de 26,13 %, 30,26 % et 30,79 % chez les plants de blé inoculés avec Pa exposés aux traitements D+Hm, S+Hm+P et D+Hm+P respectivement, par rapport aux plants dans les mêmes conditions et sans inoculation.

2.2.5. Teneur en proline

L'analyse de la teneur en proline foliaire révèle que les stress sévères (double triple et quadruple combinaisons), surtout ceux associés à la salinité, la sécheresse et au métal stimulent sa synthèse intracellulaire (Fig. 31 C). Celle-ci est maximale dans les stress multiples (S+D+Hm et S+D+Hm+P). L'inoculation entraîne une diminution significative de sa teneur foliaire dans des conditions normales et de stress uniques et combinés. Cet effet est net surtout chez les plants inoculés soumis aux stress S+Hm, D+Hm et S+Hm+P, une diminution de 35,51%, 35,02% et 65,24% est observée respectivement, par rapport aux plants non inoculés soumis aux mêmes conditions de stress.

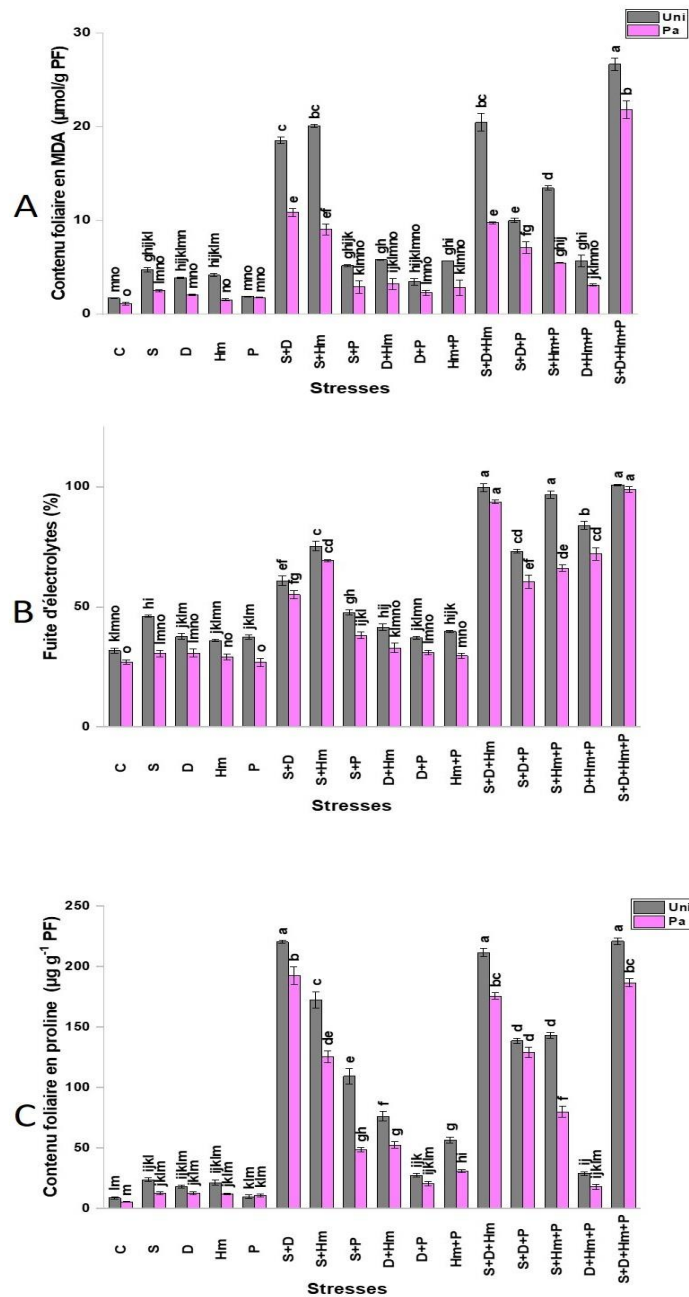


Fig. 31. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A) la teneur en malondialdéhyde (MDA) ($\mu\text{M/ g PF}$), (B) la fuite d'électrolytes (%) et (C) la teneur en proline ($\mu\text{g/ g PF}$) des feuilles des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés. Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Les différentes lettres minuscules au-dessus des barres indiquent une différence significative à $P \leq 0,05$ selon le post-test de comparaison multiple de Tukey.

2.2.6. Activités des enzymes antioxydantes

Dans cette étude, les plants de blé exposés à diverses conditions de stress abiotiques, soit uniques soit combinés, ont montré des variations dans l'activité de différentes enzymes antioxydantes (Fig. 32 A-D). L'activité de la SOD a augmenté en réponse aux stress uniques par rapport aux plants témoins non stressés et non inoculés. Cependant, dans des conditions de stress combinées telles que S+D, S+Hm, S+D+Hm, D+Hm+P et S+D+Hm+P, une nette diminution de l'activité SOD est observée par rapport aux plants témoins. Alors qu'une augmentation de l'activité de l'APX est notée en réponse aux stress uniques. Elle est d'autant plus marquée dans les stress doubles combinés (S+D, S+Hm, S+P). Cependant, dans les stress triples (S+D+Hm, D+Hm+P) et quadruples (S+D+Hm+P), une nette diminution de l'activité est observée.

Pour la CAT, une activité élevée est observée en présence de stress uniques, tandis que pour les stress combinés et à l'exception des traitements (D+P, Hm+P, S+D+P, D+Hm+P), une diminution est notée. En ce qui concerne la GPX, une augmentation de l'activité est observée en réponse aux stress uniques et combinés, la plus grande augmentation étant notée dans les traitements (D+P, S+Hm+P) par rapport aux plants témoins.

En revanche, les plants inoculés avec Pa ont montré des niveaux d'activité plus élevés pour les enzymes SOD, APX, CAT et GPX que les plants non inoculés, que ce soit sous stress uniques ou combinés. Cela suggère l'importance de ces enzymes dans la protection des plants contre les facteurs de stress abiotiques.

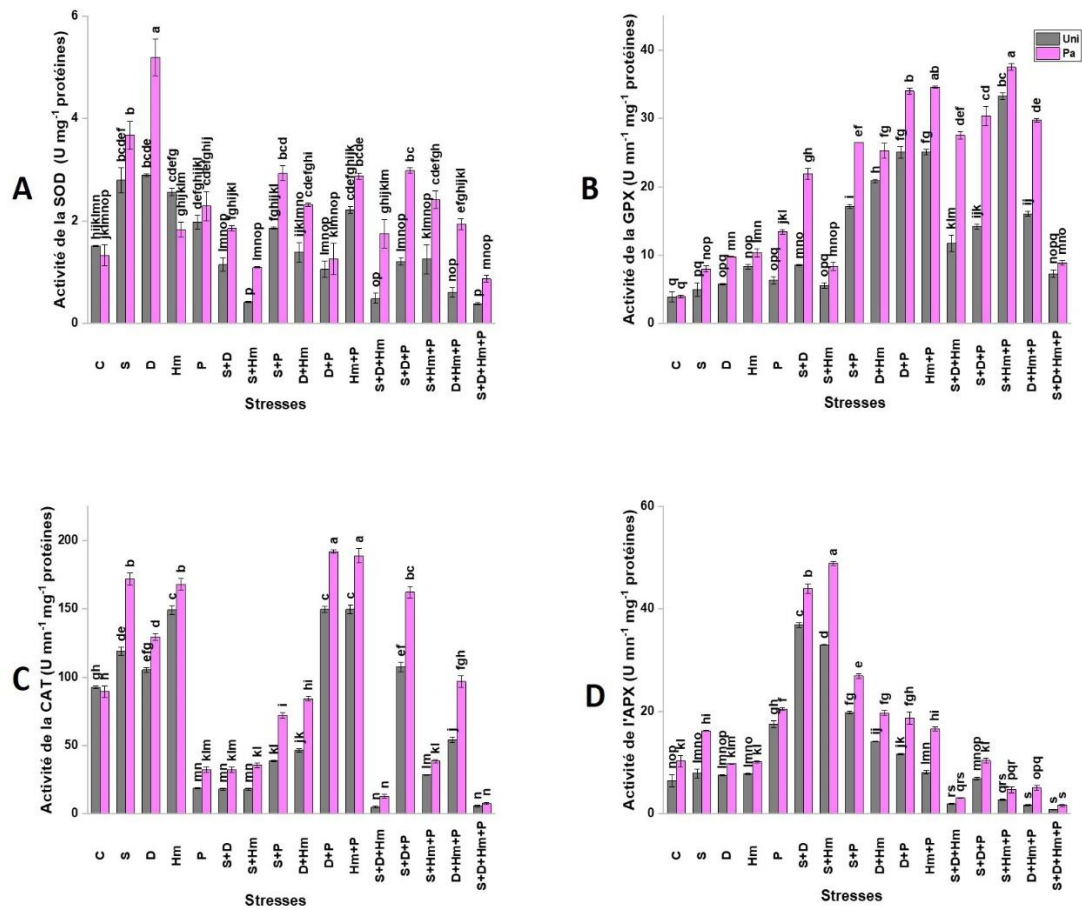


Fig. 32. Effet de l'inoculation avec Pa sur (A) la teneur en malondialdéhyde (MDA) ($\mu\text{M}/\text{g}$ PF), (B) la fuite d'électrolytes (%) et (C) la teneur en proline ($\mu\text{g}/\text{g}$ PF) des feuilles des plants de blé exposés à différents stress abiotiques uniques et combinés par rapport aux plants non inoculés. Les valeurs représentent les moyennes \pm écart-type de trois répétitions ($n = 3$). Les différentes lettres minuscules au-dessus des barres indiquent une différence significative à $P \leq 0,05$ selon le post-test de comparaison multiple de Tukey.

2.2.7. Analyse en composantes principales

L'ACP fournit une vue d'ensemble des relations entre les paramètres influençant la croissance du blé sous stress. D'après les résultats obtenus, incluant ceux inoculés avec Pa et ceux non inoculés, il a été constaté des différences significatives dans les réponses des plantules de blé aux divers traitements. Les deux composantes principales expliquent ensemble 75,18 % de la variance totale, ce qui souligne la pertinence de ces composantes dans la compréhension des effets des traitements (Fig. 33). L'ACP a expliqué les résultats en combinant les traitements et les paramètres végétaux similaires en groupes.

CHAPITRE 3 : RESULTATS ET DISCUSSION

Les traitements correspondant aux variantes de stress unique (S, D, Hm, P) sont situés du côté positif de l'ACP, tandis que les conditions de stress double triple et quadruple les plus sévères combinant la salinité, le métal et la sécheresse sont situées du côté négatif. Par contre, les combinaisons de stress double et triple où le polluant est intégré sont situées au milieu. Ces groupes présentent des profils similaires. Sur la base de ces observations, la sécheresse est caractérisée par un degré d'inhibition plus faible par rapport à la salinité et au métal. Cela est cohérent avec nos précédentes observations selon lesquelles les stress impliquant la salinité, la sécheresse et le Cd sont les plus néfastes ayant une action synergique inhibitrice sur la croissance végétale. En outre, nos résultats confirment aussi que le PHE agit en atténuant les autres stress et permet une amélioration de la croissance chez les plants inoculés et non inoculés.

Les résultats révèlent que les paramètres morphologiques (longueur et biomasse végétale) et les teneurs en chlorophylle (a, b, totale et caroténoïdes) et les enzymes (CAT et SOD) présentent des corrélations positives. Inversement, les marqueurs de stress ; proline, MDA et fuite d'électrolytes dirigés dans le sens opposé indiquent des relations inverses et sont corrélés avec les stress les plus sévères double, triple et quadruple.

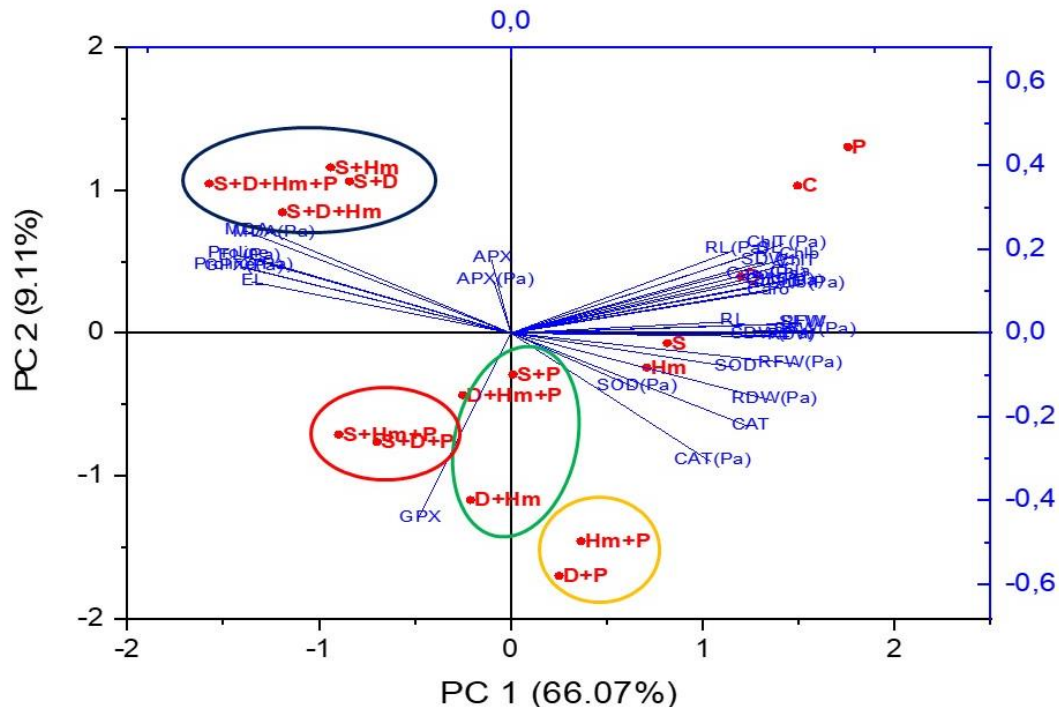


Fig. 33. Analyse en composantes principales présentant la relation entre les traitements des stress abiotiques uniques et combinés et les paramètres de croissance du blé après inoculation par la souche Pa.

2.3. Discussion

Au fil des dernières décennies, les changements climatiques contemporains ont engendré des altérations substantielles environnementales, instaurant un cadre où les plantes se trouvent potentiellement exposées à des configurations de stress abiotiques (tels que la sécheresse, la salinité, etc.) qui sont soit inédites, soit plus sévères que celles initialement prévues. Ces transformations peuvent avoir des répercussions profondes sur la physiologie, la performance, et la productivité des plantes, rendant nécessaire le développement de mécanismes d'adaptation et de résilience pour assurer leur croissance et leur survie.

L'utilisation des PGPB pour atténuer le stress abiotique chez diverses espèces végétales est largement étudiée (Mukherjee et *al.*, 2019 ; Al-Shawman et *al.*, 2022). Cette recherche a spécifiquement évalué l'efficacité de la souche Pa pour améliorer la croissance des plants de blé soumis à différents stress abiotiques, que ce soit isolément ou en combinaison. L'objectif est de comprendre comment cette souche peut renforcer la résilience des plants face à des conditions environnementales variées.

La capacité des bactéries à produire des activités PGP sous stress est importante pour leur efficacité à atténuer les effets négatifs. Ainsi, les propriétés PGP de la souche Pa, notamment la production d'auxines (AIA), la solubilisation du phosphate et la production de sidérophores, sont évaluées dans des conditions de stress, qu'il soit unique ou combiné. En tant que bactérie halophile et osmotolérante, la souche Pa a démontré une résistance notable à une variété de stress abiotiques. À notre connaissance, aucune étude n'a encore examiné *in vitro* les effets simultanés de ces stress abiotiques sur la production d'activités PGP. Cette recherche pourrait donc combler une lacune importante dans le domaine.

Dans cette recherche, la souche Pa a montré une augmentation de son activité de solubilisation du phosphate sous des niveaux élevés de stress salin ou hydrique. De nombreuses études évoquent des résultats similaires (Mukherjee et *al.*, 2019 ; Silambarasan et *al.*, 2022 ; Al-Shawman et *al.*, 2022). Fait intéressant, même en conditions de stress multiple, la souche Pa a su maintenir sa capacité à solubiliser les phosphates.

Les PGPB jouent un rôle clé en convertissant les phosphates en formes disponibles pour les plantes. Ils libèrent divers acides organiques, augmentant ainsi la disponibilité du phosphore, particulièrement en conditions de stress abiotique. Le phosphore est essentiel pour de nombreuses fonctions métaboliques, telles que la production de chlorophylle, la respiration, la transduction des signaux moléculaires, la transmission génétique et le transfert d'énergie (Haroon et *al.*, 2023).

La production de sidérophores par la souche étudiée révèle une corrélation négative avec les niveaux élevés de PEG-6000 suggérant que la sécheresse joue un rôle inhibiteur, tandis qu'une stimulation de la production de sidérophores en réponse au Cd et HAP indique une stratégie adaptative face aux métaux lourds et aux polluants.

Des observations similaires de la production de sidérophores sous stress métallique sont observées pour divers métaux tels que le cadmium (Madline et *al.*, 2021), l'aluminium (Silambarasan et *al.*, 2019), et l'arsenic (Mukherjee et *al.*, 2019). De plus, des recherches antérieures ont démontré que le fer est essentiel pour la production de chlorophylle et le maintien de la structure des chloroplastes (Kazrooni et *al.*, 2021).

La capacité de produire des sidérophores est essentielle pour la résilience des plantes face aux stress environnementaux (Yadav et *al.*, 2023). Les sidérophores jouent un rôle important en se liant à ces métaux, réduisant leur disponibilité et leur toxicité pour les bactéries et les plantes. La capacité de la souche Pa à synthétiser des sidérophores constitue une stratégie adaptative importante, contribuant à réguler la disponibilité des métaux dans le sol et à favoriser la santé des plantes. (Ozfidan-Konakci et *al.*, 2023). Ainsi, la capacité de la souche Pa à produire des sidérophores est un atout précieux pour promouvoir la croissance des plantes dans des sols contaminés par le cadmium. De manière similaire, cette souche a produit de l'AIA dans les conditions normales. La production d'AIA a augmenté en réponse à la salinité et à la sécheresse, tandis qu'elle a diminué en présence de stress lié aux métaux et aux polluants, ainsi que dans des situations de stress combiné. Ce comportement serait dû à la capacité d'adaptation de la souche au stress osmotique. Ces observations soulignent l'impact de facteurs environnementaux spécifiques sur la régulation de la production d'AIA par la souche Pa, mettant en lumière son potentiel adaptatif face à des conditions adverses. La souche Pa a montré une production d'AIA dans des conditions normales, mais cette production varie en fonction des stress environnementaux. En effet, elle augmente avec la salinité et la sécheresse, mais diminue en présence de métaux lourds et de polluants, particulièrement sous des stress combinés. Cela suggère que Pa est capable de s'adapter à des conditions de stress. En effet, il est bien établi que l'environnement stressant favorise le développement des meilleures bactéries productrices d'AIA (Mukherjee et *al.*, 2019 ; Silambarasan et *al.*, 2019 ; Pramanik et *al.*, 2023).

L'AIA joue un rôle fondamental dans l'amélioration de la croissance des plantes, en influençant divers aspects de leur développement, tels que la division cellulaire, la différenciation des tissus et la formation des racines latérales (Pramanik et *al.*, 2023 ;

Silambarasan et *al.*, 2019). En facilitant l'absorption des nutriments et de l'eau, l'AIA augmente également la résilience des plantes face à des conditions difficiles.

Des résultats similaires sont observés chez d'autres souches de PGPB sous stress abiotique, ce qui renforce l'idée que les conditions environnementales influencent la production d'AIA (Madline et *al.*, 2021 ; Karthik et Arulselvi, 2017 ; Pramanik et *al.*, 2023 ; Mukherjee et *al.*, 2019 ; Al-Shawman et *al.*, 2022 ; Silambarasan et *al.*, 2019). Cependant, la synthèse de l'AIA par Pa est inhibée dans des conditions de stress combiné, où les effets toxiques sont exacerbés. Dans de telles situations, le stress métabolique peut entraîner une consommation accrue des ressources énergétiques, poussant Pa à prioriser la survie cellulaire au détriment de la biosynthèse de l'AIA. Les voies métaboliques menant à la production d'AIA pourraient ainsi être compromises, illustrant la complexité des interactions entre stress environnementaux et régulation métabolique (Al-Shawman et *al.*, 2022 ; Madline et *al.*, 2021).

Parmi les effets néfastes des stress abiotiques sur les plantes, l'inhibition de la croissance qui représente l'un des phénomènes les plus prédominants et significatifs. Cette inhibition de la croissance se manifeste par une cessation du développement des plantes et une réduction de la biomasse produite entraînant des changements morphologiques, physiologiques et biochimiques.

L'inhibition de la croissance des plantes en réponse aux stress abiotiques, est un phénomène bien documenté. Dans cette étude, les stress liés à la salinité, à la sécheresse et aux métaux ont considérablement entravé la croissance des plants de blé, en particulier lorsqu'ils sont combinés, entraînant des impacts négatifs sur la morphologie et la physiologie des plantes. Les interactions entre ces stress sont complexes et peuvent se traduire par une réduction drastique des paramètres de croissance. Par exemple, la combinaison de la salinité avec la sécheresse et les métaux (S+D, S+M, S+D+M, S+D+M+P) semble avoir un effet synergique, exacerbant les inhibitions de croissance. Cette synergie peut s'expliquer par des perturbations accrues des processus physiologiques essentiels, tels que l'absorption des nutriments, la photosynthèse, et la division cellulaire (Kerbab et *al.*, 2021 ; Khalilpour et *al.*, 2021). Ceci confirme que les effets néfastes sont souvent plus prononcés lorsque les stress sont combinés. Cela souligne l'importance d'étudier non seulement les effets des stress uniques, mais également leurs interactions. Les mêmes résultats sont rapportés par Khalilpour et *al.* (2021), sur les plantes de pistachier (*Pistacia vera* L.) exposées au stress combiné de salinité et de sécheresse provoquant une diminution des paramètres de croissance plus importante que l'application de stress salin ou hydrique seuls. De même, les travaux de Bilal et *al.* (2020) sur le soja (*Glycine*

max L.) mettent en lumière des effets similaires, où les plantules exposées à des stress combinés de température, de métal et de sécheresse montrent une croissance significativement altérée.

L'inoculation par Pa a effectivement montré un potentiel significatif pour atténuer les effets néfastes du stress sur la croissance du blé, grâce à ses multiples mécanismes d'action. Cette souche halophile, capable de produire des auxines en présence de NaCl, favorise la croissance racinaire, ce qui permet aux plantes d'optimiser leur absorption de nutriments (Ma *et al.*, 2017 ; Bilal *et al.*, 2020).

De plus, Pa se distingue par sa capacité à fixer l'azote, à solubiliser les phosphates et à sécréter des sidérophores et des EPS (Cherif-Silini *et al.*, 2019 ; Saadaoui *et al.*, 2022). Les EPS jouent un rôle important en se liant aux ions Na⁺, ce qui réduit leur concentration racinaire et maintient un film d'eau indispensable pour la photosynthèse.

L'enzyme ACC désaminase synthétisée par Pa offre également un avantage stratégique face aux stress biotiques et abiotiques. En hydrolysant l'ACC, précurseur de l'éthylène, cette enzyme abaisse les niveaux d'éthylène dans la plante, ce qui est bénéfique pour sa croissance dans des conditions difficiles (Glick *et al.*, 1994 ; Mayak *et al.*, 2004 ; Glick *et al.*, 1998). Ce mécanisme permet à Pa d'utiliser l'ACC comme source d'azote, ce qui contribue à réduire la concentration de ce composé racinaire et, par conséquent, le niveau d'éthylène dans la plante (Zarei *et al.*, 2020 ; Li *et al.*, 2020).

L'application de phénanthrène sur les plantules de blé a révélé des résultats inattendus, car contrairement aux attentes (Wei *et al.*, 2014), aucune perturbation significative de la croissance n'est observée. Cela pourrait être attribué à la dose de 200 mg/kg, qui semble insuffisante pour induire un stress. La tolérance aux polluants peut varier selon les espèces végétales et les conditions de culture. Cette tolérance au phénanthrène pourrait également s'expliquer par la capacité de certaines variétés de blé, comme *T. aestivum*, à dégrader les HAP dans le sol, comme l'ont montré plusieurs études (Urana *et al.*, 2019).

De plus, l'inoculation avec Pa a amélioré la croissance des plantules, ce qui suggère que cette souche utilise le phénanthrène comme source de carbone, favorisant ainsi le développement des plantes en dégradant le polluant (Urana *et al.*, 2019). D'autres recherches ont mis en lumière l'efficacité de certaines bactéries, comme *Pseudarthrobacter* sp. L1SW, dans la dégradation du phénanthrène (Li *et al.*, 2024). En réduisant la concentration de ce contaminant, ces bactéries non seulement minimisent les effets négatifs sur la croissance des plantes, mais elles contribuent également à l'enrichissement du sol en nutriments. Ces résultats soulignent l'importance des interactions entre les bactéries dégradantes et les plantes dans les

écosystèmes contaminés, mettant en avant le potentiel de la phytoremédiation comme solution pour la gestion des sols pollués (Urana et *al.*, 2019).

La réduction de la toxicité du Cd dans les plantes de blé inoculées peut être efficacement réalisée grâce à la production de sidérophores, qui inhibent l'absorption et le transport du Cd (Khan et *al.*, 2020). Un autre mécanisme potentiellement bénéfique est la formation de complexes insolubles de phosphate avec les métaux lourds, rendant ces derniers moins mobiles et plus stables dans le sol (Etsami et *al.*, 2018 ; Bilal et *al.*, 2020 ; Ma et *al.*, 2017). Ces mécanismes combinés permettent aux plantes de mieux tolérer les conditions difficiles.

Nos conclusions corroborent les résultats de Ma et *al.* (2017), qui ont observé qu'en inoculant des plants de Pied-de-lièvre (*Trifolium arvense*) avec la souche endophyte *P. azotoformans* ASS1, résistante à plusieurs métaux et possédant des capacités de promotion de la croissance, les plantes soumises à un stress de sécheresse et de multi-métaux ont montré une augmentation significative des paramètres de croissance. Plus précisément, le poids frais et le poids sec ont respectivement augmenté de 408 % et 433 % par rapport aux plantes non inoculées. De plus, une étude récente d'Ozfidan-Konakci et *al.* (2023) a révélé que la salinité et l'arsenic, que ce soit isolément ou en combinaison, provoquent une diminution de la croissance, de la teneur en eau, des paramètres d'échange gazeux, de la cinétique de fluorescence et des performances du photosystème II (PSII) chez les plantules de blé. En revanche, l'inoculation avec *B. pumilus* a atténué ces effets néfastes, permettant de maintenir le taux de croissance, la teneur en eau et la concentration en chlorophylle.

Les taux de pigments chlorophylliens dans les plantes non inoculées ont effectivement diminué lorsqu'elles sont soumises à divers stress, avec une réduction particulièrement marquée en cas de stress combinés. Le stress abiotique impacte significativement la chlorophylle en perturbant son métabolisme, ce qui inclut une altération des enzymes responsables de sa synthèse. En parallèle, ces stress favorisent la dégradation de la chlorophylle, souvent en raison de la surproduction de ROS, entraînant ainsi un stress oxydatif (Bruno et *al.*, 2021 ; Asif et *al.*, 2023 ; Ozfidan-Konakci et *al.*, 2023). De plus, l'absorption altérée de nutriments essentiels comme le fer et l'azote, nécessaires à la production de chlorophylle, contribue également à sa diminution dans des conditions stressantes (Ghanbarzadeh et *al.*, 2020 ; Kerbab et *al.*, 2021). Plusieurs études ont observé une diminution du contenu en chlorophylle sous l'effet de la salinité, de la sécheresse et des métaux chez des espèces comme le blé (*T. aestivum* L.) (Kerbab et *al.*, 2021 ; Cherif-Silini et *al.*, 2019 ; AL-Shwaiman et *al.*, 2022), le riz (*Oryza sativa* L.) (Wang et *al.*, 2023), et l'orge (*Hordeum vulgare* L.) (Ma et *al.*, 2023).

Il est à noter que, la synthèse des caroténoïdes a augmenté chez les plantes de blé exposées à des stress uniques tels que la salinité, la sécheresse et les métaux. Ces caroténoïdes agissent en tant qu'antioxydants, protégeant les plantes des dommages oxydatifs liés au stress (Haroon et al., 2023). Cependant, la diminution de la synthèse des caroténoïdes en cas de stress combiné peut être attribuée à l'épuisement des ressources métaboliques nécessaires à leur production. Cet épuisement peut finalement mener à la dégradation des processus vitaux, compromettant la survie des plantes.

L'inoculation par Pa montre des résultats prometteurs dans l'augmentation des niveaux de chlorophylle et de caroténoïdes, renforçant ainsi la tolérance des plantes aux stress abiotiques. Cette inoculation déclenche des mécanismes cellulaires bénéfiques, car Pa, grâce à sa capacité à fixer l'azote et à produire des sidérophores, fournit un approvisionnement accru en azote et en fer, éléments indispensables pour la synthèse de la chlorophylle (Silambarasan et al., 2022). Les PGPB jouent un rôle significatif dans la préservation de l'intégrité des chloroplastes et des membranes thylakoïdes, qui sont essentiels pour la photosynthèse (Khalil et al., 2021 ; Asif et al., 2023). En stimulant la production de pigments photosynthétiques, ces PGPB renforcent la résilience des plantes face aux conditions environnementales défavorables, offrant ainsi une protection contre les effets négatifs du stress.

Des études antérieures ont démontré que les PGPB augmentent les niveaux de pigments photosynthétiques chez les plantes soumises à des stress. Par exemple, l'inoculation de sorgho commun (*Sorghum bicolor* L.) avec les souches *Streptomyces* sp. RA04 et *Nocardiopsis* sp. RA07 a conduit à une augmentation significative des pigments photosynthétiques sous stress dû au cadmium, à la sécheresse et à des températures élevées, par rapport aux plantes non inoculées (Silambarasan et al., 2022). De plus, *B. licheniformis* a montré un potentiel d'atténuation des effets toxiques de l'arsenic et du cadmium chez les épinards (*Spinacia oleracea*), améliorant ainsi la teneur en chlorophylle par rapport aux plantes non inoculées stressées (Asif et al., 2023).

Les plantes soumises à un stress environnemental, comme la salinité ou la sécheresse, accumulent souvent des molécules telles que la proline, la glycine et la bétaine pour réguler leur osmose et protéger leurs enzymes (Li et al., 2020 ; Haroon et al., 2023). Bien que la proline soit un indicateur de stress, son accumulation exige également de l'énergie, ajoutant une pression supplémentaire sur les ressources métaboliques de la plante. En effet, des études montrent que la concentration de proline augmente avec l'intensité du stress. Cependant, l'inoculation de plantes avec des rhizobactéries contenant de l'ACC désaminase, comme *P.*

agglomerans Pa, a démontré une réduction significative des niveaux de proline sous stress abiotiques. Par exemple, Han et Lee. (2005) ont observé que l'inoculation de soja (*Glycine max* L.) dans des conditions salines diminuait significativement la concentration de proline par rapport aux témoins non inoculés. De nombreuses études corroborent ces résultats, montrant que l'inoculation avec diverses souches bactériennes peut également atténuer l'accumulation de proline dans des conditions de stress abiotique (Ma et al., 2019 ; Li et al., 2020 ; Mishra et al., 2020; Kerbab et al., 2021 ; AL-Shwaiman et al., 2022 ; Nabizad et al., 2023). Cela suggère que les rhizobactéries pourraient jouer un rôle dans la gestion du stress chez les plantes, en favorisant une réponse physiologique plus équilibrée.

Les plantes soumises à des conditions de stress génèrent un excès de ROS, ce qui entraîne un stress oxydatif susceptible de nuire à leur santé et à leur survie. Le MDA est un bio-marqueur clé pour évaluer l'ampleur des dommages oxydatifs, résultant de la peroxydation lipidique des membranes cellulaires en réponse aux ROS (Ma et al., 2017 ; Silambarasan et al., 2019 ; Haroon et al., 2023).

Dans notre étude, nous avons observé des niveaux élevés de MDA dans les feuilles de blé soumis à un stress, avec des augmentations plus marquées chez les plantes exposées à un stress combiné. Ce constat souligne l'impact significatif du stress combiné sur l'intégrité des membranes cellulaires. Des recherches antérieures corroborent ces résultats : une augmentation de MDA est également notée chez des cultures non inoculées de tournesol (*Helianthus annuus*) exposées à un stress combiné de métal et de salinité (Ma et al., 2019), ainsi que chez des laitues (*Lactuca sativa*) sous stress de sécheresse, salinité et aluminium (Silambarasan et al., 2019). De plus, Checo-Insausti et al. (2023) ont montré que les plantes de luzerne (*Medicago sativa* L.) confrontées simultanément à la salinité et au cadmium présentaient un stress oxydatif sévère, caractérisé par une production accrue de MDA par rapport à celles soumises à chaque stress unique.

La fuite d'EL est un indicateur de dommages membranaires et de stress cellulaire, offrant des informations sur la gravité des conditions environnementales auxquelles les plantes sont confrontées (Ma et al., 2019 ; AL-Shwaiman et al., 2022). Dans la présente étude, les plantes ont montré une augmentation de l'EL sous stress abiotique unique et combiné. Tandis que les plantes inoculées avec Pa ont montré une diminution significative de l'EL sous tous les stress. Ce qui indique une réduction des dommages membranaires, car une stabilité membranaire plus élevée est souvent corrélée à une moindre peroxydation des lipide (Ma et al., 2019 ; Romero-Munar et al., 2023).

Les plantes utilisent des enzymes antioxydantes pour atténuer les dommages oxydatifs causés par le stress, un mécanisme clé pour renforcer leur tolérance aux stress environnementaux (Bruno *et al.*, 2021 ; Nabizad *et al.*, 2023 ; Ozfidan-Konakci *et al.*, 2023). Dans cette étude, des variations dans l'expression des enzymes antioxydantes sont observées en réponse à des stress uniques et combinés. Les différences dans les niveaux de réponse antioxydante selon les types de stress suggèrent l'implication de mécanismes complexes. Les stress doubles peuvent induire une production accrue de ROS, nécessitant une défense antioxydante renforcée (Ma *et al.*, 2019 ; Bruno *et al.*, 2021 ; Ozfidan-Konakci *et al.*, 2023). Cependant, dans les stress combinés sévères, une diminution des niveaux d'enzymes antioxydantes est notée. Cela pourrait résulter d'un épuisement des capacités de la plante à maintenir une production élevée d'enzymes antioxydantes, ou encore d'interactions complexes entre différentes voies de signalisation qui influencent la réponse au stress. Ces variations pourraient être le résultat de régulations géniques spécifiques et de modifications dans la fonction des protéines impliquées dans la réponse antioxydante (Kerbab *et al.*, 2021 ; Ma *et al.*, 2023 ;).

Les enzymes de détoxification, produites en réponse à l'inoculation des souches spécifiques, contribuent à réduire les effets nocifs des ROS, ce qui se traduit par une diminution de la concentration en MDA (Silambarasan *et al.*, 2022). Des études similaires confirment ces résultats, notamment chez l'aubergine (*Solanum melongena* L.) soumise à un stress combiné de salinité et de sécheresse après inoculation avec *Azotobacter* spp. (Kiran *et al.*, 2023). L'application des souches *B. megaterium* CAM12 et *P. agglomerans* CAH6 a entraîné une réduction notable du contenu en MDA chez le haricot mungo (*Vigna radiata*) soumis à des stress combinés d'aluminium et de sécheresse, comparativement aux plantes non inoculées (Silambarasan *et al.*, 2019). Ozfidan-Konakci *et al.* (2023) corroborent nos conclusions en démontrant que *B. pumilus* renforce de la tolérance au stress de salinité et arsenic du blé, en réduisant la peroxydation lipidique et en activant les enzymes impliquées dans la neutralisation des ROS.

CONCLUSION

CONCLUSION

Face aux effets néfastes des stress abiotiques et la nécessité de préserver une production agricole durable, notamment dans les environnements arides et semi-arides, il est essentiel de développer des solutions alternatives écologiques et respectueuses de l'environnement. Les PGPB se présentent comme une solution prometteuse, qui peut atténuer les contraintes environnementales et favoriser la croissance des végétaux.

Dans cette étude, 24 souches bactériennes sont utilisées et proviennent de plusieurs collections du Laboratoire de Microbiologie Appliquée (Université Ferhat Abbas, Sétif, Algérie). Elles sont isolées de plusieurs écosystèmes et sont choisies en fonction de leurs multiples performances PGP. Elles sont évaluées pour leur tolérance aux stress abiotiques (sécheresse, salinité, température, pH, métaux lourds, herbicides, fongicides) et leur capacité à dégrader les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) tels que le phénanthrène et le bisphénol. Quatre souches, identifiées comme *P. vermicola* (ME1), *P. agglomerans* (Pa), *P. knackmussi* (MR6), et *Bacillus* sp. (D13), sont retenues pour leurs performances de croissance sous des conditions extrêmes (pH 4, pH 9, température de 50 °C, NaCl 1000 mM et PEG 30%). Les résultats ont montré que ces souches possèdent des activités PGP (solubilisation du phosphate, production d'AIA et de sidérophores) sous des concentrations croissantes de PEG-6000 (0, 10, 20 et 30%).

L'inoculation des graines de blé (*Triticum durum* L.) avec ces souches a significativement amélioré les paramètres de germination sous stress hydrique (0, 10 et 20% de PEG), en augmentant le taux de germination, le pourcentage de germination finale, ainsi que les indices de vigueur des plantules, tant en longueur qu'en poids.

Dans l'expérience en pots les plantules de blé soumises à trois systèmes d'irrigation ; bien arrosés (100 % CC), stress modéré (50 % CC) et stress sévère (25 % CC) ont montré une réduction notable de la croissance, accompagnée d'une augmentation des niveaux de MDA et d'une accumulation de proline, révélant un stress osmotique plus important particulièrement aux conditions de stress sévères (25% CC). Cependant, les PGPB ont considérablement amélioré les paramètres morphologiques (hauteur, poids des tiges et racines), biochimiques (contenu en pigments chlorophylliens, contenu en sucres totaux et en protéines) et les dommages oxydatifs. De plus, les activités des enzymes antioxydantes (GPX, CAT, SOD) sont positivement régulées renforçant la capacité des plantes à se défendre contre le stress hydrique. Ces marqueurs de stress sont significativement réduits après l'inoculation et la capacité de colonisation des racines du blé sous pression osmotique indiquent un effet protecteur de ces PGPB.

CONCLUSION

Le stress abiotique, qu'il se présente seul ou en combinaison, constitue un obstacle majeur à la productivité des plantes. Bien que les stress individuels tels que la salinité, la sécheresse, les métaux et les polluants puissent, déjà, compromettre la croissance des cultures, leur combinaison entraîne des effets encore plus dévastateurs.

Dans la deuxième partie de l'étude, l'efficacité de la souche MT-PGPB Pa est spécifiquement étudiée sous des conditions de stress abiotiques uniques et combinés. Les résultats ont révélé que Pa maintient ses activités de promotion de la croissance des plantes, en présence de stress combinés (salinité, sécheresse, métaux lourds, et polluants). En l'absence d'inoculation, ces stress ont entraîné une réduction marquée de la croissance des plantes, de la biomasse et du contenu en chlorophylle, tout en augmentant les pertes d'électrolytes, les niveaux de MDA et de proline. Ces résultats indiquent un stress oxydatif accru et des dommages cellulaires importants. Cependant, l'inoculation par Pa a permis d'atténuer ces effets négatifs, améliorant significativement la croissance des plantes et leur contenu en chlorophylle, tout en réduisant les indicateurs de stress tels que la perte d'électrolytes, les niveaux de MDA et de proline. En outre, les activités enzymatiques antioxydantes (APX, GPX, CAT, SOD) ont renforcé l'effet protecteur de Pa contre les stress combinés.

Ces résultats ouvrent des perspectives prometteuses pour l'utilisation des MT-PGPB en tant que bioengrais, notamment dans les environnements soumis à des stress abiotiques. Pour concrétiser cette stratégie, des expériences supplémentaires sur le champ, en particulier dans des sols semi-arides et arides, sont recommandées pour valider ces résultats et démontrer leur efficacité dans des conditions réelles.

La formulation des biofertilisants et l'application sur le terrain permettront de vérifier la fiabilité du protocole proposé, son bon fonctionnement et le suivi de sa stabilité. La viabilité et la durée de conservation des bactéries seront évaluées après bioencapsulation, ainsi que le taux de survie est vérifié après inoculation. Les recherches futures devraient se concentrer sur l'évaluation et la valorisation des PGPB sur le terrain. Le passage sur le terrain nécessite la participation et l'assistance des instituts agronomiques qui garantissent la diffusion et la distribution des produits. Il est nécessaire de sensibiliser les agriculteurs sur les bénéfices potentiels qui pourraient être obtenus en utilisant ces PGPB et sur ces approches rentables par rapport à l'utilisation d'engrais chimiques.

Le marché des stimulants de croissance des plantes est en pleine expansion et devrait continuer à croître dans un avenir proche. Une stratégie de développement basée sur la demande de ces bioengrais pourrait ainsi servir de feuille de route pour leur commercialisation. À

CONCLUSION

l'avenir, les biostimulants intégrant les MT-PGPB et leurs métabolites devraient prendre de l'essor sur le marché. Le développement de bioformulations à partir de ces PGPB pourrait donc atténuer le stress et améliorer durablement la productivité agricole dans des environnements secs, salins ou pollués pendant une longue période et dans des conditions naturelles réelles. Par ailleurs, la technologie de nanoencapsulation, récemment introduite, pourrait être utilisée pour des essais sur le terrain.

Les stratégies de gestion doivent être précises en termes d'optimisation en fonction des changements environnementaux et de durabilité pour une efficacité à long terme. Les nouvelles stratégies de protéomique, de transcriptomique et de métabolomique et la technologie émergente de l'IA, ainsi que les approches transgéniques et d'édition génétique peuvent être intégrées pour développer des cultivars résistants au stress. En revanche l'utilisation d'inoculant PGPB, est une stratégie facile et économique pour intégrer les PGPB dans des systèmes agricoles intelligents plutôt que la sélection et le génie génétique traditionnels.

Les PGPB se sont également révélés être d'excellents systèmes modèles dans le domaine de la biotechnologie, capables de fournir de nouveaux constituants génétiques et des produits chimiques bioactifs ayant diverses utilisations dans l'agriculture et la durabilité environnementale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Abdelaal, K. A. A., Attia, K. A., Alamery, S. F., et al. (2020).** Exogenous Application of Proline and Salicylic Acid can Mitigate the Injurious Impacts of Drought Stress on Barley Plants Associated with Physiological and Histological Characters. *Sustainability*, **12**, 1736. <https://doi.org/10.3390/su12051736>
- **Abobatta, W. F. (2020).** Plant Responses and Tolerance to Extreme Salinity: Learning from Halophyte Tolerance to Extreme Salinity. In Hasanuzzaman, M., Tanveer, M. (eds), *Salt and Drought Stress Tolerance in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40277-8_7
- **Afroz, M., Muzahid-E-Rahman, M., Akhter, M. S., et al. (2024).** Root-colonizing endophytes as biostimulants: context, mechanisms of actions, and their potential use for ensuring agricultural sustainability. In *Plant Endophytes and Secondary Metabolites* (pp. 331-374). *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13365-7.00010-5>
- **Ahammed, G. J., Li, X. (2022).** Melatonin-Induced Detoxification of Organic Pollutants and Alleviation of Phytotoxicity in Selected Horticultural Crops. *Horticulturae*, **8**, 1142. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8121142>
- **Ahluwalia, O., Singh, P. C., Bhatia, R. (2021).** A review on drought stress in plants: Implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria. *Resources, Environment and Sustainability*, **5**, 100032. <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2021.100032>
- **Ahmad, Z., Waraich, E. A., Akhtar, S., et al. (2018).** Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Acta Physiologiae Plantarum*, **40**, 80. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2651-6>
- **Ahmadi-Nouraldin, F., Sharifi, R.S., Siadat, S.A., et al. (2023).** Reduction of Salinity Stress in Wheat through Seed Bio-Priming with Mycorrhiza and Growth-Promoting Bacteria and its Effect on Physiological Traits and Plant Antioxidant Activity with Silicon Nanoparticles Application. *Silicon*, **15**, 6813–6824. <https://doi.org/10.1007/s12633-023-02552-x>
- **Akhtar, N., Ilyas, N., Mashwani, Z., et al. (2021).** Synergistic effects of plant growth promoting rhizobacteria and silicon dioxide nano-particles for amelioration of drought stress in wheat. *Plant Physiol Biochem*, **166**, 160-176. doi:10.1016/j.plaphy.2021.05.039
- **Ali, B., Hafeez, A., Javed, M. A., et al. (2022).** Role of endophytic bacteria in salinity stress amelioration by physiological and molecular mechanisms of defense: A comprehensive review. *South African Journal of Botany*, **151**, 33-46. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.09.036>
- **Ali, B., Wang, X., Saleem, M. H., et al. (2022).** PGPR-Mediated Salt Tolerance in Maize by Modulating Plant Physiology, Antioxidant Defense, Compatible Solutes Accumulation and Bio-Surfactant Producing Genes. *Plants*, **11**(3), 345. <https://doi.org/10.3390/plants11030345>
- **Al-Shwaiman, H.A., Shahid, M., Elgorban, A.M., et al. (2022).** *Beijerinckia fluminensis* BFC-33, a novel multi-stress-tolerant soil bacterium: Deciphering the stress amelioration, phytopathogenic inhibition, and growth promotion in *Triticum aestivum* (L.). *Chemosphere*, **295**, 133843. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.133843>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Ansari, F.A., Ahmad, I. (2018).** Biofilm development, plant growth-promoting traits and rhizosphere colonization by *Pseudomonas entomophila* FAP1: a promising PGPR. *Advances in Microbiology*, **8**(3), 235-251. doi:10.4236/aim.2018.83016.
- **Ansari, F.A., Ahmad, I. (2019).** Isolation, functional characterization and efficacy of biofilm-forming rhizobacteria under abiotic stress conditions. *Antonie van Leeuwenhoek*, **112**, 1827–1839. <https://doi.org/10.1007/s10482-019-01306-3>.
- **Ansari, F.A., Ahmad, I., Pichtel, J. (2023).** Synergistic effects of biofilm-producing PGPR strains on wheat plant colonization, growth and soil resilience under drought stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, **30**(6), 103664. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2023.103664>.
- **Ansari, F.A., Jabeen, M., Ahmad, I. (2021).** *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *Int J Environ Sci Technol*, **18**, 3855–3870. doi:10.1007/s13762-020-03045-9
- **Ansari, F.A., Jabeen, M., Ahmad, I. (2021).** *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *International Journal of Environmental Science and Technology*, **18**, 3855–3870. doi: 10.1007/s13762-020-03045-9.
- **Anzuay, M.S., Ciancio, M.G.R., Ludueña, L.M., et al. (2017).** Growth promotion of peanut (*Arachis hypogaea* L.) and maize (*Zea mays* L.) plants by single and mixed cultures of efficient phosphate solubilizing bacteria that are tolerant to abiotic stress and pesticides. *Microbiological Research*, **199**, 98-109. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.03.006>.
- **Arif, Y., Singh, P., Siddiqui, H., et al. (2020).** Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, **156**, 64-77. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.042>
- **Arora, S., Jha, P. N. (2019).** Impact of Plant-Associated Microbial Communities on Host Plants Under Abiotic Stresses. In Singh, D., Gupta, V., Prabha, R. (eds), *Microbial Interventions in Agriculture and Environment*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8383-0_10
- **Arora, S., Jha, P.N. (2023).** Drought-Tolerant *Enterobacter bugandensis* WRS7 Induces Systemic Tolerance in *Triticum aestivum* L. (Wheat) Under Drought Conditions. *J Plant Growth Regul*, **42**, 7715–7730. doi:10.1007/s00344-023-11044-6
- **Asif, M., Ahmad, R., Pervez, A., et al. (2023).** Combination of melatonin and plant growth promoting rhizobacteria improved the growth of *Spinacia oleracea* L. under the arsenic and cadmium stresses. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **127**, 102097. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102097>
- **Asif, M., Ahmad, R., Pervez, A., et al. (2023).** Combination of melatonin and plant growth promoting rhizobacteria improved the growth of *Spinacia oleracea* L. under the arsenic and cadmium stresses. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **127**, 102097. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.102097>
- **Atta, K., Mondal, S., Gorai, S., et al. (2023).** Impacts of salinity stress on crop plants: improving salt tolerance through genetic and molecular dissection. *Frontiers in Plant Science*, **14**, 1241736. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1241736>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Azeem, M., Haider, M.Z., Javed, S., et al. (2022).** Drought Stress Amelioration in Maize (*Zea mays* L.) by Inoculation of *Bacillus* spp. Strains under Sterile Soil Conditions. *Agriculture*, **12**, 50. doi: 10.3390/agriculture12010050
- **Balla, A., Silini, A., Cherif-Silini, H., et al. (2022).** Screening of Cellulolytic Bacteria from Various Ecosystems and Their Cellulases Production under Multi-Stress Conditions. *Catalysts*, **12**, 769. doi:10.3390/catal12070769
- **Barnawal, D., Bharti, N., Pandey, S. S., et al. (2017).** Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2 expression. *Physiologia Plantarum*, **161**(4), 502-514. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>
- **Barnawal, D., Singh, R., & Singh, R. P. (2019).** Chapter Six - Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Drought Tolerance: Regulating Growth Hormones and Osmolytes. In A. K. Singh, A. Kumar, & P. K. Singh (Eds.), *PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture* (pp. 107-128). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815879-1.00006-9>
- **Barra Caracciolo, A., Terenzi, V. (2021).** Rhizosphere Microbial Communities and Heavy Metals. *Microorganisms*, **9**, 1462. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071462>
- **Bashan, Y., & Holguin, G. (1998).** Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: Biocontrol-PGPB and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**(9), 1225-1228.
- **Bashir, K., Matsui, A., Rasheed, S., Seki, M. (2019).** Recent advances in the characterization of plant transcriptomes in response to drought, salinity, heat, and cold stress. *F1000Research*, **8**, 658. doi: 10.12688/f1000research.18424.1
- **Bekkaye, M., Baha, N., Behairi, S., et al. (2023).** Impact of bio-inoculation with halotolerant rhizobacteria on growth, physiological, and hormonal responses of durum wheat under salt stress. *J Plant Growth Regul*, **42**, 6549–6564. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10901-0>
- **Bessadok, K., Navarro-Torre, S., Pajuelo, E., et al. (2020).** The ACC-Deaminase Producing Bacterium *Variovorax* sp. CT7.15 as a Tool for Improving *Calicotome villosa* Nodulation and Growth in Arid Regions of Tunisia. *Microorganisms*, **8**, 541. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8040541>
- **Bhandari, P., Garg, N. (2019).** Plant-Microbe Communication: New Facets for Sustainable Agriculture. In *Microbial Interventions in Agriculture and Environment*; Singh, D., Gupta, V., Prabha, R., Eds.; Springer: Singapore. doi: 10.1007/978-981-13-8673-7_5
- **Bhardwaj, A., Devi, P., Chaudhary, S., et al. (2022).** 'Omics' approaches in developing combined drought and heat tolerance in food crops. *Plant Cell Reports*, **41**(3), 699-739. doi: 10.1007/s00299-021-02742-0.
- **Bhat, M.A., Kumar, V., Bhat, M.A., et al. (2020).** Mechanistic insights of the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with plant roots toward enhancing plant productivity by alleviating salinity stress. *Front Microbiol*, **11**, 1952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01952>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Bilal, S., Shahzad, R., Imran, M., et al. (2020).** Synergistic association of endophytic fungi enhances *Glycine max* L. resilience to combined abiotic stresses: Heavy metals, high temperature, and drought stress. *Industrial Crops and Products*, **143**, 111931. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111931>
- **Borriss, R., Chen, X.H., Rueckert, C., et al. (2011).** Relationship of *Bacillus amyloliquefaciens* clades associated with strains DSM 7T and FZB 42 : a proposal for *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *amyloliquefaciens* subsp. nov. and *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* subsp. nov. based on complete genome sequence comparisons. *Int J Syst Evol Microbiol*, **61**, 1786–1801. doi:10.1099/ijs.0.023267-0
- **Boulahouat, S., Cherif-Silini, H., Silini, A., et al. (2022).** Critical Evaluation of Biocontrol Ability of Bayoud Infected Date Palm Phyllospheric *Bacillus* spp. Suggests That In Vitro Selection Does Not Guarantee Success in Planta. *Agronomy*, **12**, 2403. doi:10.3390/agronomy12102403
- **Bouremani, N., Cherif-Silini, H., Silini, A., et al. (2023).** Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Rampart against the Adverse Effects of Drought Stress. *Water*, **15**, 418. <https://doi.org/10.3390/w15030418>
- **Bruno, L.B., Anbuganesan, V., Karthik, C., et al. (2021).** Enhanced phytoextraction of multi-metal contaminated soils under increased atmospheric temperature by bioaugmentation with plant growth promoting *Bacillus cereus*. *Journal of Environmental Management*, **289**, 112553. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112553>.
- **Camaille, M., Fabre, N., Clément, C., et al. (2021).** Advances in wheat physiology in response to drought and the role of plant growth-promoting rhizobacteria to trigger drought tolerance. *Microorganisms*, **9**, 687. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040687>
- **Cao, H., Ding, R., Kang, S., et al. (2023).** Drought, salt, and combined stresses in plants: Effects, tolerance mechanisms, and strategies. *Agronomy*, **178**, 107-163. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2022.11.004>
- **Cappellari, L. D. R., Banchio, E. (2020).** Microbial volatile organic compounds produced by *Bacillus amyloliquefaciens* GB03 ameliorate the effects of salt stress in *Mentha piperita* principally through acetoin emission. *Journal of Plant Growth Regulation*, **39**, 764–775. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-10020-3>
- **Chandra, P., Wunnava, A., Verma, P., et al. (2021).** Strategies to mitigate the adverse effect of drought stress on crop plants—influences of soil bacteria: A review. *Pedosphere*, **31**(3), 496-509. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60092-3](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60092-3)
- **Chandra, P., Wunnava, A., Verma, P., et al. (2021).** Strategies to mitigate the adverse effect of drought stress on crop plants—Influences of soil bacteria: A review. *Pedosphere*, **31**, 496–509. doi: 10.1016/S1002-0160(21)60032-4
- **Chandwani, S., Amaresan, N. (2022).** Role of ACC deaminase producing bacteria for abiotic stress management and sustainable agriculture production. *Environmental Science and Pollution Research*, **29**, 22843–22859. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-18745-7>

- **Chen, Y., Wang, M., Zhou, X., et al. (2021).** Sorption fractionation of bacterial extracellular polymeric substances (EPS) on mineral surfaces and associated effects on phenanthrene sorption to EPS-mineral complexes. *Chemosphere*, **263**, 128264. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128264>.
- **Cherif-Silini, H., Silini, A., Bouket, A.C., et al. (2021).** Tailoring next generation plant growth promoting microorganisms as versatile tools beyond soil desalinization: A road map towards field application. *Sustainability*, **13**, 4422. doi:10.3390/su13084422.
- **Cherif-Silini, H., Silini, A., Yahiaoui, B., et al. (2016).** Phylogenetic and plant-growth-promoting characteristics of *Bacillus* isolated from the wheat rhizosphere. *Ann Microbiol*, **66**, 1087–1097. doi:10.1007/s13213-016-1194-6.
- **Cherif-Silini, H., Thissera, B., Bouket, A.C., et al. (2019).** Durum Wheat Stress Tolerance Induced by Endophyte *Pantoea agglomerans* with Genes Contributing to Plant Functions and Secondary Metabolite Arsenal. *Int J Mol Sci*, **20**, 3989. doi:10.3390/ijms20163989.
- **Chieb, M., & Gachomo, E.W. (2023).** The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses. *BMC Plant Biol*, **23**, 407. doi:10.1186/s12870-023-04403-8.
- **Chinnannan Karthik, V., Sri Ramkumar, A., Pugazhendhi, K., et al. (2017).** Biosorption and biotransformation of Cr (VI) by novel *Cellulosimicrobium funkei* strain AR6. *Journal of the Taiwan Institute of Chemical Engineers*, **70**, 282-290. <https://doi.org/10.1016/j.jtice.2016.11.006>.
- **Costa, O.Y., Raaijmakers, J.M., Kuramae, E.E. (2018).** Microbial extracellular polymeric substances: Ecological function and impact on soil aggregation. *Front Microbiologie*, **9**, 1636.
- **Curá, J. A., Franz, D. R., Filosofía, J. E., et al. (2017).** Inoculation with *Azospirillum* sp. and *Herbaspirillum* sp. bacteria increases the tolerance of maize to drought stress. *Microorganisms*, **5**, 41. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5030041>
- **De Jaeger-Braet, J., Krause, L., Buchholz, A., et al. (2022).** Heat stress reveals a specialized variant of the pachytene checkpoint in meiosis of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, **34**, 433–454. DOI: 10.1093/plcell/koab257
- **De Oliveira Lopes, Á.L., Setubal, I.S., da Costa Neto, V.P., et al. (2022).** Synergism of *Bradyrhizobium* and *Azospirillum baldaniorum* improves growth and symbiotic performance in lima bean under salinity by positive modulations in leaf nitrogen compounds. *Applied Soil Ecology*, **180**, 104603. doi: 10.1016/j.apsoil.2022.104603.
- **Desoky, E.M., Saad, A.M., El-Saadony, M.T., et al. (2020).** Plant growth-promoting rhizobacteria: Potential improvement in antioxidant defense system and suppression of oxidative stress for alleviating salinity stress in *Triticum aestivum* (L.) plants. *Biocatal Agric Biotechnol*, **30**, 101878. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101878>
- **Devika, O.S., Singh, S., Sarkar, D., et al. (2021).** Seed priming: A potential supplement in integrated resource management under fragile intensive ecosystems. *Front. Sustain. Food Syst.*, **5**, 654001. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.654001>
- **Dizengremel, P. (2022).** Environmental constraints and oxidative stress in plants. In *Life, Nature under tension*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Droge, B., Combes-Meynet, E., Moëgne-Loccoz, Y., et al. (2013).** Control of the cooperation between plant growth-promoting rhizobacteria and crops by rhizosphere signals. In *Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere* (Vol. 1, pp. 279-293).
- **Dworkin, M., & Foster, J. (1958).** Experiments with some microorganisms which utilize ethane and hydrogen. *J Bacteriol*, *75*, 592–603. doi:10.1128/jb.75.5.592-603.
- **Ejaz, U., Khan, S. M., Khalid, N., et al. (2023).** Detoxifying the heavy metals: a multipronged study of tolerance strategies against heavy metals toxicity in plants. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1154571. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1154571>
- **EL Sabagh, A., Islam, M. S., Skalicky, M., et al. (2021).** Salinity Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.) in the Changing Climate: Adaptation and Management Strategies. *Frontiers in Agronomy*, *3*, 661932. <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.661932>
- **Etesami, H. (2018).** Bacterial mediated alleviation of heavy metal stress and decreased accumulation of metals in plant tissues: Mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *147*, 175-191. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.08.032>.
- **Etesami, H., & Beattie, G. A. (2018).** Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers in Microbiology*, *9*, 148. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00148>
- **Etesami, H., Emami, S. (2023).** Soil microbial inocula: an eco-friendly and sustainable solution for mitigating salinity stress in plants. In *Plant Stress Mitigators*, 341-357. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-89871-3.00028-8>
- **Etesami, H., Glick, B. R. (2020).** Halotolerant plant growth-promoting bacteria: Prospects for alleviating salinity stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, *178*, 104124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104124>
- **Etesami, H., Maheshwari, D.K. (2018).** Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *156*, 225-246. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.013>.
- **Etesami, H., Maheshwari, D.K. (2018).** Use of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicol Environ Saf*, *156*, 225-246. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.013>
- **Fadji, A. E., Santoyo, G., Yadav, A. N., et al. (2022).** Efforts towards overcoming drought stress in crops: Revisiting the mechanisms employed by plant growth-promoting bacteria. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 962427. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.962427>
- **FAO.** <https://openknowledge.fao.org/bitstreams/336863e3-29ad-4379-9504-4df8aebac5ce/download> consultez 24/04/2024
- **Feng, H., Fu, R., Hou, X., et al. (2021).** Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: The first step towards root-microbe rhizosphere interactions. *Int. J. Mol. Sci.*, *22*(13), 6655.
- **Forni, C., Duca, D., Glick, B. R. (2017).** Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant and Soil*, *410*, 335–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3007-x>.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **French, E., Kaplan, I., Iyer-Pascuzzi, A., et al. (2021).** Emerging strategies for precision microbiome management in diverse agroecosystems. *Nature Plants*, **7**(3), 256–267.
- **Gao, X., Luan, J., Wang, L., et al. (2023).** Effect of the Plant Growth Promoting Rhizobacterium, *Cronobacter sp.* Y501, for Enhancing Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.). *J Soil Sci Plant Nutr*, **23**, 2786–2797. doi:10.1007/s42729-023-01234-2.
- **Ghanbarzadeh, Z., Mohsenzadeh, S., Rowshan, V., et al. (2020).** Mitigation of water deficit stress in *Dracocephalum moldavica* by symbiotic association with soil microorganisms. *Scientia Horticulturae*, **272**, 109549. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109549>.
- **Ghosh, D., Gupta, A., Mohapatra, S., et al. (2019).** A comparative analysis of exopolysaccharide and phytohormone secretions by four drought-tolerant rhizobacterial strains and their impact on osmotic-stress mitigation in *Arabidopsis thaliana*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **35**(6), 90. doi: 10.1007/s11274-019-2659-0.
- **Giannelli, G., Potestio, S., Visioli, G. (2023).** The contribution of PGPR in salt stress tolerance in crops: Unravelling the molecular mechanisms of cross-talk between plant and bacteria. *Plants*, **12**, 2197. <https://doi.org/10.3390/plants12112197>.
- **Glick, B.R. (2012).** Plant growth-promoting bacteria: Mechanisms and applications. *Scientifica*, **2012**, 1–15.
- **Glick, B.R. (2014).** Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiology Research*, **169**(1), 30-39. doi: 10.1016/j.micres.2013.09.009.
- **Glick, B.R., Jacobson, C.B., Schwarze, M.M.K., et al. (1994).** Does the enzyme 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase play a role in plant growth-promotion by *Pseudomonas putida* GR12-2? Improving plant productivity with rhizosphere bacteria, 150-152. <https://doi.org/10.1139/m94-146>.
- **Glick, B.R., Penrose, D.M., & Li, J. (1998).** A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria. *Journal of Theoretical Biology*, **190**(1), 63-68. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0532>.
- **Gomez, M. Y., Schroeder, M. M., Chieb, M., et al. (2023).** *Bradyrhizobium japonicum* IRAT FA3 promotes salt tolerance through jasmonic acid priming in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, **23**, 60. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03977-z>
- **Goswami, M., & Deka, S. (2020).** Plant growth-promoting rhizobacteria—alleviators of abiotic stresses in soil: A review. *Pedosphere*, **30**(1), 40-61. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60839-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60839-8)
- **Goswami, M., Suresh, D.E.K.A. (2020).** Plant growth-promoting rhizobacteria—Alleviators of abiotic stresses in soil: A review. *Pedosphere*, **30**, 40–61. doi: 10.1016/S1002-0160(19)60102-2
- **Gowtham, H.G., Brijesh, S.S., Murali, M., et al. (2020).** Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. *Microbiol Res*, **234**, 126422. doi:10.1016/j.micres.2020.126422.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Gowtham, H.G., Singh, S.B., Shilpa, N., et al. (2022).** Insight into Recent Progress and Perspectives in Improvement of Antioxidant Machinery upon PGPR Augmentation in Plants under Drought Stress: A Review. *Antioxidants*, **11**, 1763. doi:10.3390/antiox11091763.
- **Gu, Y., Wang, J., Xia, Z., Wei, H.L. (2020).** Characterization of a versatile plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas mediterranea* strain S58. *Microorganisms*, **8**, 334.
- **Gu, Z., Hu, C., Gan, Y., et al. (2024).** Role of microbes in alleviating crop drought stress: A review. *Plants*, **13**, 384. <https://doi.org/10.3390/plants13030384>
- **Gu, Z., Hu, C., Gan, Y., et al. (2024).** Role of Microbes in Alleviating Crop Drought Stress: A Review. *Plants*, **13**, 384. <https://doi.org/10.3390/plants13030384>
- **Gul, F., Khan, I.U., Rutherford, S., et al. (2023).** Plant growth promoting rhizobacteria and biochar production from *Parthenium hysterophorus* enhance seed germination and productivity in barley under drought stress. *Front Plant Sci*, **14**, 1175097. doi:10.3389/fpls.2023.1175097.
- **Gul, N., Wani, I.A., Mir, R.A., et al. (2023).** Plant growth-promoting microorganisms mediated abiotic stress tolerance in crop plants: a critical appraisal. *Plant Growth Regul*, **100**, 7–24. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00951>
- **Gupta, A., Rai, S., Bano, A., et al. (2022).** ACC Deaminase Produced by PGPR Mitigates the Adverse Effect of Osmotic and Salinity Stresses in *Pisum sativum* through Modulating the Antioxidants Activities. *Plants*, **11**, 3419. <https://doi.org/10.3390/plants11243419>
- **Gupta, A., Rai, S., Bano, A., et al. (2022).** ACC Deaminase Produced by PGPR Mitigates the Adverse Effect of Osmotic and Salinity Stresses in *Pisum sativum* through Modulating the Antioxidant Activities. *Plants*, **11**, 3419. <https://doi.org/10.3390/plants11243419>
- **Gupta, R., Khan, F., Alqahtani, F.M., et al. (2023).** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) assisted bioremediation of heavy metal toxicity. *Appl Biochem Biotechnol*, **25**. <https://doi.org/10.1007/s12010-023-04545-3>
- **Hafeez, A., Rasheed, R., Ashraf, M. A., et al. (2023).** Effect of heavy metals on growth, physiological and biochemical responses of plants. In *Plants and their Interaction to Environmental Pollution*, 139-159. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99978-6.00006-6>
- **Han, L., Zhang, M., Du, L., et al. (2022).** Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* QST713 on Photosynthesis and Antioxidant Characteristics of Alfalfa (*Medicago sativa* L.) under Drought Stress. *Agronomy*, **12**, 2177. doi:10.3390/agronomy12092177.
- **Haroon, U., Munis, M.F.H., Liaquat, F., et al. (2023).** Biofilm formation and flocculation potential analysis of halotolerant *Bacillus tequilensis* and its inoculation in soil to mitigate salinity stress of chickpea. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, **29**, 277–288.
- **Haroon, U., Munis, M.F.H., Liaquat, F., et al. (2023).** Biofilm formation and flocculation potential analysis of halotolerant *Bacillus tequilensis* and its inoculation in

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- soil to mitigate salinity stress of chickpea. *Physiol Mol Biol Plants*, **29**, 277–288. <https://doi.org/10.1007/s12298-023-01280-1>.
- **He, A., Niu, S., Yang, D., et al. (2021)**. Two PGPR strains from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron* promoted growth and enhanced drought tolerance of ryegrass. *Plant Physiology and Biochemistry*, **161**, 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.02.003>.
 - **Hoque, M. N., Hannan, A., Imran, S., et al. (2023)**. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria-Mediated Adaptive Responses of Plants Under Salinity Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, **42**, 1307–1326. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10633-1>
 - **Ilyas, N., Mumtaz, K., Akhtar, N., et al. (2020)**. Exopolysaccharides Producing Bacteria for the Amelioration of Drought Stress in Wheat. *Sustainability*, **12**, 8876. doi:10.3390/su12218876.
 - **Iqbal, M. S., Singh, A. K., Ansari, M. I. (2020)**. Effect of Drought Stress on Crop Production. In Rakshit, A., Singh, H., Singh, A., Singh, U., Fraceto, L. (eds), *New Frontiers in Stress Management for Durable Agriculture*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-1322-0_3
 - **Islam, M., Sandhi, A. (2023)**. Heavy Metal and Drought Stress in Plants: The Role of Microbes - A Review. *Gesunde Pflanzen*, **75**, 695–708. <https://doi.org/10.1007/s10343-022-00762-8>
 - **Jalal, A., da Silva Oliveira, C.E., Galindo, F.S., et al. (2023)**. Regulatory mechanisms of plant growth-promoting rhizobacteria and plant nutrition against abiotic stresses in Brassicaceae family. *Life*, **13**, 211. <https://doi.org/10.3390/life13010211>
 - **Jha, Y., Yadav, K. A., & Mohamed, H. I. (2023)**. Plant growth-promoting bacteria and exogenous phytohormones alleviate the adverse effects of drought stress in pigeon pea plants. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06155-8>
 - **Jha, Y., Yadav, K.A., & Mohamed, H.I. (2023)**. Plant growth-promoting bacteria and exogenous phytohormones alleviate the adverse effects of drought stress in pigeon pea plants. *Plant Soil*. doi:10.1007/s11104-023-06155-8.
 - **Ji, J., Yuan, D., Jin, C., et al. (2020)**. Enhancement of growth and salt tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) by regulating ethylene production with a novel halotolerant PGPR strain *Glutamicibacter* sp. YD01 containing ACC deaminase activity. *Acta Physiologiae Plantarum*, **42**, 42. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-3034-3>
 - **Jochum, M. D., McWilliams, K. L., Borrego, E. J., et al. (2019)**. Bioprospecting Plant Growth-Promoting Rhizobacteria That Mitigate Drought Stress in Grasses. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 2106. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02106>
 - **Kang, S. M., Khan, A. L., Waqas, M., et al. (2014)**. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus*. *Journal of Plant Interactions*, **9**(1), 673–682. <https://doi.org/10.1080/17429145.2014.894587>.
 - **Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., et al. (2020)**. The Impact of Drought in Plant Metabolism: How to Exploit Tolerance Mechanisms to Increase Crop Production. *Applied Sciences*, **10**, 5692. <https://doi.org/10.3390/app10165692>.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Karthik, C., & Arulsevi, P.I. (2017).** Biotoxic effect of chromium (VI) on plant growth-promoting traits of novel *Cellulosimicrobium funkei* strain AR8 isolated from *Phaseolus vulgaris* rhizosphere. *Geomicrobiol J*, **34**, 434–442. <https://doi.org/10.1080/01490451.2016.1219429>.
- **Kasim, W.A., Osman, M.E.H., Omar, M.N., et al. (2021).** Enhancement of drought tolerance in *Triticum aestivum* L. seedlings using *Azospirillum brasilense* NO40 and *Stenotrophomonas maltophilia* B11. *Bull Natl Res Cent*, **45**, 95. doi:10.1186/s42269-021-00546.
- **Kaur, J., Gosal, S. K. (2021).** Biotransformation of Pollutants: A Microbiological Perspective. In: Kumar, V., Prasad, R., Kumar, M. (eds) *Rhizobiont in Bioremediation of Hazardous Waste*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-0602-1_8
- **Kazerooni, E.A., Maharachchikumbura, S.S.N., Adhikari, A., et al. (2021).** Rhizospheric *Bacillus amyloliquefaciens* protects *Capsicum annuum* cv. Geumsugangsan from multiple abiotic stresses via multifarious plant growth-promoting attributes. *Frontiers in Plant Science*, **12**, 669693. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.669693>.
- **Kerbab, S., Silini, A., Bouket, A.C., et al. (2021).** Mitigation of NaCl stress in wheat by rhizosphere engineering using salt habitat adapted PGPR halotolerant bacteria. *Applied Sciences*, **11**, 1034. doi:10.3390/app11031034.
- **Khalilpour, M., Mozafari, V., & Abbaszadeh-Dahaji, P. (2021).** Tolerance to salinity and drought stresses in pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings inoculated with indigenous stress-tolerant PGPR isolates. *Scientia Horticulturae*, **289**, 110440. doi:10.1016/j.scienta.2021.110440.
- **Khan, A., & Singh, A.V. (2021).** Multifarious effect of ACC deaminase and EPS producing *Pseudomonas* sp. and *Serratia marcescens* to augment drought stress tolerance and nutrient status of wheat. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **37**, 198. doi:10.1007/s11274-021-03166-4.
- **Khan, A., Bilal, S., Khan, A.L., et al. (2020).** Silicon-mediated alleviation of combined salinity and cadmium stress in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) by regulating physiological alteration. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **188**, 109885. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109885>.
- **Khan, N., & Bano, A. (2019).** Exopolysaccharide producing rhizobacteria and their impact on growth and drought tolerance of wheat grown under rainfed conditions. *PLoS ONE*, **14**(9), e0222302. doi:10.1371/journal.pone.0222302.
- **Khanna, K., Jamwal, V. L., Gandhi, S. G., et al. (2019).** Metal resistant PGPR lowered Cd uptake and expression of metal transporter genes with improved growth and photosynthetic pigments in *Lycopersicon esculentum* under metal toxicity. *Scientific Reports*, **10**, 5855. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41899-3>
- **Kim, M. J., Radhakrishnan, R., Kang, S. M., et al. (2017).** Plant growth promoting effect of *Bacillus amyloliquefaciens* H-2-5 on crop plants and influence on physiological changes in soybean under soil salinity. *Physiologia Molecular Biology of Plants*, **23**(3), 571-580. <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0449-4>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Kloepper, J. W., & Schroth, M. N. (1978).** Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In *Proceedings of the 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria*, Angers, France, 2, 879–882.
- **Kour, D., & Yadav, A.N. (2022).** Bacterial mitigation of drought stress in plants: Current perspectives and future challenges. *Current Microbiology*, **79**, 248. doi:10.1007/s00284-022-02939-w.
- **Kour, D., Rana, K. L., Kaur, T., et al. (2020).** Microbe-mediated alleviation of drought stress and acquisition of phosphorus in great millet (*Sorghum bicolor* L.) by drought-adaptive and phosphorus-solubilizing microbes. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, **23**, 101501. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101501>
- **Kour, D., Rana, K.L., Kaur, T., et al. (2020).** Microbe-mediated alleviation of drought stress and acquisition of phosphorus in great millet (*Sorghum bicolor* L.) by drought-adaptive and phosphorus-solubilizing microbes. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, **23**, 101501. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101501>.
- **Koza, N.A., Adedayo, A.A., Babalola, O.O., et al. (2022).** Microorganisms in Plant Growth and Development: Roles in Abiotic Stress Tolerance and Secondary Metabolites Secretion. *Microorganisms*, **10**, 1528. doi: 10.3390/microorganisms10071528
- **Kumar, A., Patel, J.S., Meena, V.S., et al. (2019).** Plant growth-promoting rhizobacteria: strategies to improve abiotic stresses under sustainable agriculture. *Journal of Plant Nutrition*, **42**, 1402–1415. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1616757>
- **Kumar, A., Singh, S., Gaurav, A.K., et al. (2020).** Plant Growth-Promoting Bacteria: Biological Tools for the Mitigation of Salinity Stress in Plants. *Frontiers in Microbiology*, **11**, 1216. doi: 10.3389/fmicb.2020.01216.
- **Kumar, A., Singh, V.K., Saran, B., et al. (2022).** Development of novel hybrid models for prediction of drought- and stress-tolerance indices in Teosinte introgressed maize lines using artificial intelligence techniques. *Sustainability*, **14**, 2287. <https://doi.org/10.3390/su14042287>
- **Kumar, S., Kumar, S., Mohapatra, T. (2021).** Interaction between macro- and micro-nutrients in plants. *Front Plant Sci.*, **12**. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665583>
- **Kumar, S., Sachdeva, S., Bhat, K.V., Vats, S. (2018).** Plant Responses to Drought Stress: Physiological, Biochemical and Molecular Basis. In *Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Plants*; Vats, S., Ed.; Springer: Singapore. doi: 10.1007/978-981-13-9081-0_6
- **Kvesitadze, G., Khatisashvili, G., Sadunishvili, T., et al. (2015).** Plants for Remediation: Uptake, Translocation and Transformation of Organic Pollutants. In: Öztürk, M., Ashraf, M., Aksoy, A., et al. (eds) *Plants, Pollutants and Remediation*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7194-8_12
- **Lalarukh, I., Al-Dhumri, S.A., Al-Ani, L.K.T., et al. (2022).** A combined use of rhizobacteria and moringa leaf extract mitigates the adverse effects of drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Microbiology*, **1087**, 813415. doi: 10.3389/fmicb.2022.813415

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Latif, M., Bukhari, S.A.H., Alrajhi, A.A., et al. (2022).** Inducing drought tolerance in wheat through exopolysaccharide-producing rhizobacteria. *Agronomy*, **12**, 1140. doi:10.3390/agronomy12051140.
- **Li, B., Feng, Y., Zong, Y., Zhang, D., et al. (2020).** Elevated CO₂-induced changes in photosynthesis, antioxidant enzymes and signal transduction enzyme of soybean under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, **154**, 105–114. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.06.026
- **Li, J., Peng, W., Yin, X., et al. (2024).** Identification of an efficient phenanthrene-degrading *Pseudarthrobacter* sp. L1SW and characterization of its metabolites and catabolic pathway. *Journal of Hazardous Materials*, **465**. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.133138>.
- **Li, X., Peng, D., Zhang, Y., et al. (2020).** *Klebsiella* sp. PD3, a phenanthrene (PHE)-degrading strain with plant growth-promoting properties enhances the PHE degradation and stress tolerance in rice plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **201**, 110804. doi:10.1016/j.ecoenv.2020.110804.
- **Li, Z., Chang, S., Lin, L., et al. (2011).** A colorimetric assay of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) based on ninhydrin reaction for rapid screening of bacteria containing ACC deaminase. *Letters in Applied Microbiology*, **53**(2), 178-185. doi:10.1111/j.1472-765X.2011.03088.x.
- **Liu, C., Mao, B., Yuan, D., et al. (2022).** Salt tolerance in rice: Physiological responses and molecular mechanisms. *The Crop Journal*, **10**(1), 13-25. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.02.010>
- **Liu, F., Ma, H., Peng, L., et al. (2019).** Effect of the inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on the photosynthetic characteristics of *Sambucus williamsii* Hance container seedlings under drought stress. *AMB Express*, **9**, 169 (2019). <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0899-x>.
- **Liu, S., Tian, Y., Jia, M., et al. (2020).** Induction of Salt Tolerance in *Arabidopsis thaliana* by Volatiles From *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 via the Jasmonic Acid Signaling Pathway. *Frontiers in Microbiology*, **11**, 562934. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.562934>
- **Liu, X., Chai, J., Zhang, Y., et al. (2022).** Halotolerant rhizobacteria mitigate the effects of salinity stress on maize growth by secreting exopolysaccharides. *Environmental and Experimental Botany*, **204**, 105098. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105098>.
- **Lu, X., Liu, S.F., Yue, L., et al. (2019).** Epsc Involved in the Encoding of Exopolysaccharides Produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 Act to Boost the Drought Tolerance of *Arabidopsis thaliana*. In Saghafi. *International Journal of Molecular Sciences*, **19**(12), 3795. <https://doi.org/10.3390/ijms19123795>.
- **Luo, H., Riu, M., Ryu, C. M., et al. (2022).** Volatile organic compounds emitted by *Burkholderia pyrrocinia* CNUC9 trigger induced systemic salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Microbiology*, **13**, 1050901. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1050901>
- **Ma, J., Li, Y., Fu Chen, F., et al. (2023).** *Bacillus mycoides* PM35 in combination with titanium dioxide (TiO₂) nanoparticles enhanced morpho-physio-biochemical attributes

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- in barley (*Hordeum vulgare* L.) under cadmium stress. *Chemosphere*, **323**, 138224. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138224>
- **Ma, Y., Rajkumar, M., Moreno, A., et al. (2017)**. Serpentine endophytic bacterium *Pseudomonas azotoformans* ASS1 accelerates phytoremediation of soil metals under drought stress. *Chemosphere*, **185**, 75-85. doi:10.1016/j.chemosphere.2017.06.13.
 - **Ma, Y., Rajkumar, M., Zhang, C., Freitas, H. (2016)**. Inoculation of *Brassica oxyrrhina* with plant growth promoting bacteria for the improvement of heavy metal phytoremediation under drought conditions. *Journal of Hazardous Materials*, **320**, 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.08.009>.
 - **Madline, A., Benidire, L., & Boularbah, A. (2021)**. Alleviation of salinity and metal stress using plant growth-promoting rhizobacteria isolated from semiarid Moroccan copper-mine soils. *Environmental Science and Pollution Research*, **28**, 67185–67202. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15168-8>.
 - **Madline, A., Benidire, L., Boularbah, A. (2021)**. Alleviation of salinity and metal stress using plant growth-promoting rhizobacteria isolated from semiarid Moroccan copper-mine soils. *Environmental Science and Pollution Research*, **28**, 67185–67202. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15168-8>.
 - **Martynenko, E., Arkhipova, T., Safronova, et al. (2022)**. Effects of phyto-hormone producing rhizobacteria on Casparian band formation, ion homeostasis and salt tolerance of durum wheat. *Biomolecules*, **12**, 230. doi: 10.3390/biom12020230
 - **Mayak, S., Tirosh, T., & Glick, B.R. (2004)**. Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers. *Plant Science*, **166**(2), 525-530. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.025>.
 - **Mellidou, I., & Karamanoli, K. (2022)**. Unlocking PGPR-Mediated Abiotic Stress Tolerance: What Lies Beneath. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, **6**, 832896. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2022.832896>
 - **Mishra, P., Mishra, J., Arora, N.A. (2021)**. Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants – Recent developments and prospects: A review. *Microbiological Research*, **252**, 126861. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126861>.
 - **Mohammadi, P., Asefpour Vakilian, K. (2023)**. Machine learning provides specific detection of salt and drought stresses in cucumber based on miRNA characteristics. *Plant Methods*, **19**, 123. <https://doi.org/10.1186/s13007-023-01095-x>
 - **Mohanty, P., Singh, P.K., Chakraborty, D., et al. (2021)**. Insight into the role of PGPR in sustainable agriculture and environment. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, **5**, 667150. doi: 10.3389/fsufs.2021.667150
 - **Moon, Y. S., Khan, M., Khan, M. A., et al. (2023)**. Ameliorative symbiosis of *Serratia fonticola* (S1T1) under salt stress condition enhances growth-promoting attributes of *Cucumis sativus* L. *Symbiosis*, **89**, 283–297. <https://doi.org/10.1007/s13199-023-00897-w>
 - **Morcillo, R. J. L., & Manzanera, M. (2021)**. The Effects of Plant-Associated Bacterial Exopolysaccharides on Plant Abiotic Stress Tolerance. *Metabolites*, **11**(6), 337. <https://doi.org/10.3390/metabo11060337>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Mukherjee, P., Mitra, A., & Roy, M. (2019).** *Halomonas* rhizobacteria of *Avicennia marina* of Indian Sundarbans promote rice growth under saline and heavy metal stresses through exopolysaccharide production. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 1207. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01207>.
- **Murali, M., Singh, S.B., Gowtham, H.G., et al. (2021).** Induction of drought tolerance in *Pennisetum glaucum* by ACC deaminase producing PGPR- *Bacillus amyloliquefaciens* through antioxidant defense system. *Microbiological Research*, **253**, 126891. doi:10.1016/j.micres.2021.126891.
- **Murali, M., Singh, S.B., Gowtham, H.G., et al. (2021).** Induction of drought tolerance in *Pennisetum glaucum* by ACC deaminase producing PGPR-*Bacillus amyloliquefaciens* through Antioxidant defense system. *Microbiology Research*, **253**, 126891. doi: 10.1016/j.micres.2021.126891.
- **Ngumbi, E., Kloepper, J. (2016).** Bacterial-mediated drought tolerance: Current and future prospects. *Appl Soil Ecol*, **105**, 109-125. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.009>
- **Niu, J., Zhang, S., Liu, S., et al. (2018).** The compensation effects of physiology and yield in cotton after drought stress. *Journal of Plant Physiology*, **224**, 30–48. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.03.001>.
- **Niu, S., Gao, Y., Zi, H., et al. (2022).** The osmolyte-producing endophyte *Streptomyces albidoflavus* OsiLf-2 induces drought and salt tolerance in rice via a multi-level mechanism. *The Crop Journal*, **10**(2), 375-386. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.06.008>.
- **Niu, X., Song, L., Xiao, Y., & Ge, W. (2018).** Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. *Frontiers in Microbiology*, **8**, 2580. doi:10.3389/fmicb.2017.02580.
- **Noha, M.A., Bothaina, A.A., Shereen, A.M., et al. (2022).** Utilization of drought-tolerant bacterial strains isolated from harsh soils as plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). *Saudi Journal of Biological Sciences*, **29**, 1760-1769. doi:10.1016/j.sjbs.2021.10.054.
- **Noor, I., Sohail, H., Sun, J., et al. (2022).** Heavy metal and metalloids toxicity in horticultural plants: Tolerance mechanism and remediation strategies. *Chemosphere*, **303**(3), 135196. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.135196>
- **Ojuederie, O.B., Olanrewaju, O.S., Babalola, O.O. (2019).** Plant growth promoting rhizobacterial mitigation of drought stress in crop plants: Implications for sustainable agriculture. *Agronomy*, **9**, 712. doi: 10.3390/agronomy9110712
- **Oleńska, E., Małek, W., Wójcik, M., et al. (2020).** Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: A methodical review. *Science of The Total Environment*, **743**, 140682. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>
- **Olsen, S.R., & Sommers, L.E. (1982).** Phosphorus. In: Page, A.L., Ed., *Methods of Soil Analysis Part 2 Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, 403-430.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Omara, A. E., Hafez, E. M., Osman, H. S., et al. (2022).** Collaborative Impact of Compost and Beneficial Rhizobacteria on Soil Properties, Physiological Attributes, and Productivity of Wheat Subjected to Deficit Irrigation in Salt Affected Soil. *Plants*, **11**, 877. <https://doi.org/10.3390/plants11070877>.
- **Orozco-Mosqueda, M. d. C., Duan, J., DiBernardo, M., et al. (2019).** The Production of ACC Deaminase and Trehalose by the Plant Growth Promoting Bacterium *Pseudomonas* sp. UW4 Synergistically Protect Tomato Plants Against Salt Stress. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 1392. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01392>
- **Ozfidan-Konakci, C., Arikan, B., Alp-Turgut, F.N., et al. (2023).** Halotolerant plant growth-promoting bacteria, *Bacillus pumilus*, modulates water status, chlorophyll fluorescence kinetics, and antioxidant balance in salt and/or arsenic-exposed wheat. *Environmental Research*, **231**, 116089. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116089>.
- **Pan, C., Ahammed, G.J., Li, X., Shi, K. (2018).** Elevated CO₂ improves photosynthesis under high temperature by attenuating the functional limitations to energy fluxes, electron transport, and redox homeostasis in tomato leaves. *Front. Plant Sci.*, **9**, 1739. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01739>.
- **Pascual, L.S., Segarra-Medina, C., Gómez-Cadenas, A., et al. (2022).** Climate change-associated multifactorial stress combination: A present challenge for our ecosystems. *Journal of Plant Physiology*, **276**, 153764. doi: 10.1016/j.jplph.2022.153764
- **Patel, M., Vurukonda, S.S.K.P., & Patel, A. (2023).** Multi-trait halotolerant plant growth-promoting bacteria mitigate induced salt stress and enhance growth of *Amaranthus viridis*. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, **23**, 1860–1883. <https://doi.org/10.1007/s42729-023-00734-0>.
- **Paul, R., Ghosh, P., Karmakar, S., & Roy, S. (2019).** Alleviation of drought stress in *Vigna radiata* by ACC-deaminase producing *Bacillus* spp. and their interaction with arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils*, **55**(5), 497-511. doi:10.1007/s00374-019-01376-4.
- **Peláez-Vico, M.Á., Sinha, R., Induri, S.P., et al. (2024).** The impact of multifactorial stress combination on reproductive tissues and grain yield of a crop plant. *Plant J.*, **117**, 1728–1745.
- **Peng, M., Jiang, Z., Zhou, F., & Wang, Z. (2023).** From salty to thriving: plant growth promoting bacteria as nature’s allies in overcoming salinity stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, **14**, 1169809. doi: 10.3389/fmicb.2023.1169809
- **Poch, C., Miguez, F.E., Gil, E., et al. (2022).** Microbial amelioration of salinity stress in plants: The role of PGPR. *Frontiers in Microbiology*, **13**, 927136. doi:10.3389/fmicb.2022.927136.
- **Pramanik, K., Mitra, S., Sarkar, A., et al. (2018).** Characterization of a Cd²⁺-resistant plant growth promoting rhizobacterium (*Enterobacter* sp.) and its effects on rice seedling growth promotion under Cd²⁺-stress in vitro. *Agriculture and Natural Resources*, **52**(3), 215-221. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.09.007>.
- **Rabhi, N. E. H., Silini, A., Cherif-Silini, H., et al. (2018).** *Pseudomonas knackmussii* MLR6, a rhizospheric strain isolated from halophyte, enhances salt tolerance in

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arabidopsis thaliana*. *Journal of Applied Microbiology*, **125**(4), 1004-1015. <https://doi.org/10.1111/jam.14082>
- **Ranjan, S., Prakash, A., Singh, R. B., et al. (2023)**. Effects of Drought Stress on Agricultural Plants, and Molecular Strategies for Drought Tolerant Crop Development. In: Aftab, T. (eds) *New Frontiers in Plant-Environment Interactions: Environmental Science and Engineering*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-43729-8_10
 - **Ranjan, S., Ranjan, S., Yadav, A., et al. (2022)**. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in agriculture: A review of their roles, mechanisms, and application. *Biological Reviews*, **97**(1), 144-158. doi:10.1111/brv.12737.
 - **Rashid, A., Schutte, B. J., Ulery, A., et al. (2023)**. Heavy Metal Contamination in Agricultural Soil: Environmental Pollutants Affecting Crop Health. *Agronomy*, **13**, 1521. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061521>
 - **Rashid, A., Schutte, B.J., Ulery, A., et al. (2023)**. Heavy Metal Contamination in Agricultural Soil: Environmental Pollutants Affecting Crop Health. *Agronomy*, **13**, 1521. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061521>
 - **Rashid, U., Yasmin, H., Hassan, M.N., et al. (2022)**. Drought-tolerant *Bacillus megaterium* isolated from semi-arid conditions induces systemic tolerance of wheat under drought conditions. *Plant Cell Reports*, **41**(3), 549-569. doi: 10.1007/s00299-020-02640-x. Epub 2021 Jan 7. PMID: 33410927.
 - **Rastegar, M., Fadaei, R., Vahdati, K., et al. (2022)**. Effect of co-inoculation of *Mesorhizobium* spp. and *Bacillus* spp. on the growth and biochemical responses of *Ceratonia siliqua* L. seedlings under drought stress. *Plants*, **11**, 378. <https://doi.org/10.3390/plants11030378>.
 - **Rivas-Sendra, A., Calabuig-Serna, A., Seguí-Simarro, J.M. (2017)**. Dynamics of calcium during in vitro microspore embryogenesis and in vivo microspore development in *Brassica napus* and *Solanum melongena*. *Front Plant Sci.*, **8**. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01177>
 - **Rizwan, M., Ali, S., Abbas, T., et al. (2016)**. Cadmium minimization in wheat: A critical review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **130**, 43-53. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.04.001>
 - **Roy, S., Manna, P., & Ghosh, P. (2021)**. Bacterial ACC deaminase as a tool for amelioration of drought stress in mungbean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *Frontiers in Plant Science*, **12**, 618783. doi:10.3389/fpls.2021.618783.
 - **Safari, M., Kari Dolatabad, H., Ndu, U., et al. (2020)**. Protective effect of *Pseudomonas* spp. isolates and zinc on seed germination and β -amylase activity in wheat cultivars under cadmium stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, **42**, 50. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03038-8>
 - **Safdarian, M., Askari, H., Shariati, J. V., et al. (2019)**. Transcriptional responses of wheat roots inoculated with *Arthrobacter nitroguajacolicus* to salt stress. *Scientific Reports*, **9**, 1792. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38398-2>
 - **Saghafi, D., Ghorbanpour, M., Shirafkan Ajirloo, H., et al. (2019)**. Enhancement of growth and salt tolerance in *Brassica napus* L. seedlings by halotolerant rhizobium

- strains containing ACC-deaminase activity. *Plant Physiology and Biochemistry*, **24**, 225–235. <https://doi.org/10.1007/s40502-019-00444-0>
- **Saghir, K., Bano, A., & Khan, M.A. (2023)**. Exogenous application of plant growth-promoting rhizobacteria and their role in alleviating the adverse effects of abiotic stress on crops: A review. *Biotechnology Reports*, **34**, e00755. doi:10.1016/j.btre.2023.e00755.
 - **Salehi-Lisar, S. Y., Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016)**. Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. In Hossain, M., Wani, S., Bhattacharjee, S., Burritt, D., Tran, L. S. (eds), *Drought Stress Tolerance in Plants 1*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1
 - **Salomon, M. V., Bottini, R., de Souza Filho, G. A., et al. (2014)**. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine. *Physiologia Plantarum*, **151**(4), 359-374. <https://doi.org/10.1111/ppl.12117>
 - **Salvi, P., Azaiez, A., Ouertani, A., et al. (2022)**. Contribution of plant growth-promoting rhizobacteria and their mechanism of action in enhancing plant tolerance to drought stress: A review. *Frontiers in Microbiology*, **13**, 853337. doi:10.3389/fmicb.2022.853337.
 - **Sati, D., Pande, V., Pandey, S.C., et al. (2023)**. Recent advances in PGPR and molecular mechanisms involved in drought stress resistance. *J Soil Sci Plant Nutr*, **23**, 106–124. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00724-5>
 - **Sato, H., Mizoi, J., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. (2024)**. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change. *Plant J.*, **117**, 1873–1892. <https://doi.org/10.1111/tpj.16612>
 - **Selvakumar, G., Bhatt, R.M., Upreti, K.K., et al. (2015)**. *Citricoccus zhacaiensis* B-4 (MTCC 12119) a novel osmotolerant plant growth promoting actinobacterium enhances onion (*Allium cepa* L.) seed germination under osmotic stress conditions. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **31**, 833–839. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1837-y>.
 - **Sewelam, N., Brilhaus, D., Bräutigam, A., et al. (2020)**. Molecular plant responses to combined abiotic stresses put a spotlight on unknown and abundant genes. *J. Exp. Bot.*, **71**, 5098–5112. doi: 10.1093/jxb/eraa250.
 - **Shah, T.M., Imran, M., Atta, B.M., et al. (2020)**. Selection and screening of drought tolerant high yielding chickpea genotypes based on physio-biochemical indices and multi-environmental yield trials. *BMC Plant Biology*, **20**, 171. doi: 10.1186/s12870-020-02383-5
 - **Shavalikohshori, O., Zalaghi, R., Sorkheh, K., et al. (2020)**. The expression of proline production/degradation genes under salinity and cadmium stresses in *Triticum aestivum* inoculated with *Pseudomonas* sp. *International Journal of Environmental Science and Technology*, **17**, 2233–2242. <https://doi.org/10.1007/s13762-019-02551-9>.
 - **Siddique, S., Naveed, M., Yaseen, M., et al. (2022)**. Exploring Potential of Seed Endophytic Bacteria for Enhancing Drought Stress Resilience in Maize (*Zea mays* L.). *Sustainability*, **14**, 673. doi: 10.3390/su140100673.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Silambarasan, S., Logeswari, P., Vangnai, A.S., Kamaraj, B., Cornejo, P. (2022)** Plant growth-promoting actinobacterial inoculant assisted phytoremediation increases cadmium uptake in *Sorghum bicolor* under drought and heat stresses. *Environmental Pollution*, 307 : 119489. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119489>.
- **Silambarasan S, Logeswari P, Vangnai AS et al. (2022)** Plant growth-promoting actinobacterial inoculant-assisted phytoremediation increases cadmium uptake in *Sorghum bicolor* under drought heat stresses. *Environ Pollut* 307 : 119489. doi:10.1016/j.envpol.2022.119489
- **Silambarasan, S., Logeswari, P., Cornejo, P., Rajesh Kannan, V. (2019)** Role of plant growth-promoting rhizobacterial consortium in improving the growth of *Vigna radiata* and alleviation of aluminum and drought stresses. *Environ Sci Pollut Res*, 26 : 27647–27659. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05939-9>
- **Silva, A.C., Mazzola, P.G., Dall’Agnol, R., et al. (2022)**. Microbial strategies for the management of soil salinity: A review. *Applied Soil Ecology*, 176, 104453. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104453>.
- **Singh, B., & Singh, S.P. (2017)**. Role of plant growth promoting rhizobacteria in ameliorating the adverse effects of abiotic stress on crop plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 139, 179-189. doi:10.1016/j.ecoenv.2017.01.016.
- **Singh, M., Rani, S., Malhotra, N., et al. (2018)**. Transgressive segregations for agronomic improvement using interspecific crosses between *C. arietinum* L. x *C. reticulatum* Ladiz. and *C. arietinum* L. x *C. echinospermum* Davis species. *PLoS ONE*, 13, e0203082. doi: 10.1371/journal.pone.0203082
- **Singh, R.P., Jha, P.N. (2017)**. The PGPR *Stenotrophomonas maltophilia* SBP-9 augments resistance against biotic and abiotic stress in wheat plants. *Front Microbiol.*, 8, 1945.
- **Singh, R.P., Ma, Y., Shadan, A. (2022)**. Perspective of ACC-deaminase producing bacteria in stress agriculture. *Journal of Biotechnology*, 20, 352:36-46. doi: 10.1016/j.jbiotec.2022.05.002.
- **Sinha, A.K., Dubey, P.K., & Singh, V. (2019)**. Role of rhizobacteria in plant growth under salinity stress: A review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 19(4), 928–946. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00077-6>.
- **Srivastava, R., Singh, A. (2017)**. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for sustainable agriculture. *International Journal of Agricultural Sciences and Research*, 7, 505–510. doi: 10.30954/2347-9620.2017.00672.1
- **Srividhya, S., Kumari, N., Surendranath, R., et al. (2020)**. Role of rhizobacteria in alleviating salt stress. In *Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture*, 279-294. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818469-1.00023-7>
- **Su, H., Zhan, J., Zhang, W., et al. (2021)**. Drought-tolerant bacteria improve the drought resistance of tomato seedlings. *Microbial Cell Factories*, 20, 93. doi:10.1186/s12934-021-01638-5.
- **Su, W., Wang, D., Zhang, Y., et al. (2023)**. Mitigating drought stress in rice seedlings through the application of a novel *Bacillus* strain isolated from saline-alkaline soil. *MicrobiologyOpen*, 12(4), e1324. doi:10.1002/mbo3.1324.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Sugumar, T., Shen, G., Smith, J., Zhang, H. (2024).** Creating climate-resilient crops by increasing drought, heat, and salt tolerance. *Plants*, **13**, 1238. <https://doi.org/10.3390/plants13091238>
- **Sun, C.X., Li, M.Q., Gao, X.X., et al. (2016).** Metabolic response of maize plants to multi-factorial abiotic stresses. *Plant Biol.*, **18**, 120–129. doi: 10.1111/plb.12305
- **Syed, A., Elgorban, A.M., Bahkali, A.H., et al. (2023).** Metal-tolerant and siderophore producing *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma* spp. improved the growth, biochemical features and yield attributes of chickpea by lowering Cd uptake. *Scientific Reports*, **18**, 13(1), 4471. doi: 10.1038/s41598-023-31330-3.
- **Tanveer, M., Yousaf, U. (2020).** Plant single-cell biology and abiotic stress tolerance. In: *Plant Life Under Changing Environment: Academic Press*, 611-626.
- **Tellah, S. (2022).** Environment Stress Tolerance in Plant-Physiological Aspects. In: Ansari, S.A., Ansari, M.I., Husen, A. (eds) *Augmenting Crop Productivity in Stress Environment*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-6361-1_8
- **Timmusk, S., Abd El-Daim, I.A., Copolovici, L., et al. (2014).** Drought-Tolerance of Wheat Improved by Rhizosphere Bacteria from Harsh Environments: Enhanced Biomass Production and Reduced Emissions of Stress Volatiles. *PLoS ONE*, **9**(5), e96086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>.
- **Tiwari, P., Bansal, K., Sharma, S.K., et al. (2021).** Biochemical characterization of *Pseudomonas putida* P03: A promising plant growth-promoting rhizobacterium. *Environmental Science and Pollution Research*, **28**, 12326-12334. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-12634-7>.
- **Tomar, R. S., Singh, B., Jajoo, A. (2019).** Effects of organic pollutants on photosynthesis. *Photosynthesis, Productivity and Environmental Stress*, 1-26. <https://doi.org/10.1002/9781119501800.ch1>
- **Udayanga, D., Suman, T., & Cnockaert, M. (2020).** Bacterial endophytes from salinity-stressed plants and their potential in stress mitigation in crops. *Microorganisms*, **8**, 204. doi:10.3390/microorganisms8020204.
- **Ullah, S., Ullah, M.F., Al-Farhan, B.I., et al. (2023).** Effects of co-inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and physiological traits of maize under drought stress. *Journal of Plant Nutrition*, **46**(7), 1207-1226. <https://doi.org/10.1080/01904167.2023.2210752>.
- **Uroz, S., Oger, P., & Faure, D. (2019).** Microbial involvement in the degradation of phenanthrene: A review. *Environmental Pollution*, **252**, 905-917. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.061>.
- **Vaishnav, S., Kumari, S., Jain, A., et al. (2015).** Putative bacterial volatile-mediated growth in soybean (*Glycine max* L. Merrill) and expression of induced proteins under salt stress. *J. Appl. Microbiol.*, **119**(2), 539–551. <https://doi.org/10.1111/jam.12866>
- **Van Oosten, M.J., Di Stasio, E., Cirillo, V., et al. (2018).** Root inoculation with *Azotobacter chroococcum* 76A enhances tomato plants adaptation to salt stress under low N conditions. *BMC Plant Biology*, **18**, 205. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1411-5>.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Vasilachi, I. C., Stoleru, V., Gavrilesco, M. (2023).** Analysis of Heavy Metal Impacts on Cereal Crop Growth and Development in Contaminated Soils. *Agriculture*, **13**, 1983. <https://doi.org/10.3390/agriculture13101983>
- **Vescio, R., Abenavoli, M.R., Sorgonà, A. (2020).** Single and combined abiotic stress in maize root morphology. *Plants*, **10**, 5. <https://doi.org/10.3390/plants10010005>
- **Vílchez, J. I., García-Fontana, C., Román-Naranjo, D., et al. (2016).** Plant Drought Tolerance Enhancement by Trehalose Production of Desiccation-Tolerant Microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, **7**, 1577. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01577>
- **Vimal, S.R., Singh, J.S., Kumar, A., et al. (2024).** The plant endomicrobiome: Structure and strategies to produce stress resilient future crop. *Curr. Res. Micro Sci.*, **6**, 100236. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100236>
- **Vurukonda, S. S., Vardharajula, S., Shrivastava, M., et al. (2016).** Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiology Research*, **184**, 13-24. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
- **Wahid, A., & Close, T.J. (2007).** Physiological responses of plants to heat stress. *The American Journal of Plant Physiology*, **2**, 29-37. doi:10.3923/ajpp.2007.29.37.
- **Wang, C., Liu, Z., Huang, Y., et al. (2019).** Cadmium-resistant rhizobacterium *Bacillus cereus* M4 promotes the growth and reduces cadmium accumulation in rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental Toxicology and Pharmacology*, **72**, 103265. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2019.103265>
- **Wang, N., Wang, X., Chen, L., et al. (2024).** Biological roles of soil microbial consortium on promoting safe crop production in heavy metal (loid) contaminated soil: A systematic review. *Science of The Total Environment*, **912**, 168994. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.168994
- **Wang, Q., Dodd, I.C., Belimov, A.A., et al. (2016).** Rhizosphere bacteria containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase increase growth and photosynthesis of pea plants under salt stress by limiting Na⁺ accumulation. *Functional Plant Biology*, **43**(2), 161-172. doi: 10.1071/FP15200.
- **Wei, H., Song, S., Tian, H., et al. (2014).** Effects of phenanthrene on seed germination and some physiological activities of wheat seedlings. *Comptes Rendus Biologies*, **337**(2), 95-100. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2013.11.005>
- **Xu, J.C., Huang, L.M., Chen, C., et al. (2019).** Effective lead immobilization by phosphate rock solubilization mediated by phosphate rock amendment and phosphate solubilizing bacteria. *Chemosphere*, **237**, 124540. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124540>
- **Yang, J., Kloepper, J.W., Ryu, C.M. (2009).** Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci.*, **14**(1), 1–4.
- **Yang, X., Lu, M., Wang, Y., et al. (2021).** Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*, **7**, 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
- **Yasin, N.A., Akram, W., Khan, W.U., et al. (2018).** Halotolerant plant-growth promoting rhizobacteria modulate gene expression and osmolyte production to improve

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- salinity tolerance and growth in *Capsicum annum* L. *Environmental Science and Pollution Research*, **25**, 23236–23250. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-2381-8>.
- **Yasmeen, T., Ahmad, A., Arif, M. S., et al. (2020)**. Biofilm forming rhizobacteria enhance growth and salt tolerance in sunflower plants by stimulating antioxidant enzymes activity. *Plant Physiology and Biochemistry*, **156**, 242-256. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.09.016>
 - **Yasmin, H., Bano, A., Wilson, N. L., et al. (2022)**. Drought-tolerant *Pseudomonas* sp. showed differential expression of stress-responsive genes and induced drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, **174**(1), e13497. <https://doi.org/10.1111/ppl.13497>
 - **Zafar-ul-Hye, M., Danish, S., Abbas, M., et al. (2019)**. ACC Deaminase Producing PGPR *Bacillus amyloliquefaciens* and *Agrobacterium fabrum* along with Biochar Improve Wheat Productivity under Drought Stress. *Agronomy*, **9**, 343. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070343>
 - **Zainab, N., Amna, Din, B.U., et al. (2020)**. Deciphering metal toxicity responses of flax (*Linum usitatissimum* L.) with exopolysaccharide and ACC-deaminase producing bacteria in industrially contaminated soils. *Plant Physiology and Biochemistry*, **3**, 152:90-99. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.04.039.
 - **Zandalinas, S.I., Mittler, R. (2022)**. Plant responses to multifactorial stress combination. *New Phytol.*, **234**, 1161–1167. doi: 10.1111/nph.18087.
 - **Zarei, T. (2022)**. Balancing water deficit stress with plant growth-promoting rhizobacteria: A case study in maize. *Rhizosphere*, **24**, 100621. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100621>.
 - **Zeb, B. S., et al. (2022)**. Uptake of Organic Pollutants and the Effects on Plants. In: Mahmood, Q. (eds) *Sustainable Plant Nutrition under Contaminated Environments. Sustainable Plant Nutrition in a Changing World*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-91499-8_11
 - **Zerriouh H, de Vicente A, Pérez-García A et al. (2014)** Surfactin triggers biofilm formation of *Bacillus subtilis* in melon phylloplane and contributes to the biocontrol activity. *Environ Microbiol* 16(7): 2196-2211. doi:10.1111/1462-2920.12271
 - **Zhan, Y., Wu, Q., Huang, W., et al. (2022)**. *Bacillus licheniformis* and *Bacillus subtilis* promote rice growth and enhance the tolerance of salt stress. *Scientific Reports*, **12**(1), 4052. doi:10.1038/s41598-022-07833-0
 - **Zhang, C., Feng, Y., Liu, Y. W., et al. (2017)**. Uptake and translocation of organic pollutants in plants: A review. *Journal of Integrative Agriculture*, **16**(8), 1659-1668. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61590-3](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61590-3)
 - **Zhang, S., Zhang, F., & Huang, Z. (2020)**. Enhanced phytoremediation of phenanthrene-contaminated soil using *Populus* spp. in combination with plant growth-promoting rhizobacteria. *Environmental Pollution*, **261**, 114221. doi:10.1016/j.envpol.2020.114221.
 - **Zhao, C., Zhang, H., Song, C., et al. (2020)**. Mechanisms of Plant Responses and Adaptation to Soil Salinity. *Innovation (Camb)*, **1**(1), 100017. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2020.100017>

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- **Zheng, L., Ma, X., Lang, D., et al. (2022).** Encapsulation of *Bacillus pumilus* G5 from polyvinyl alcohol sodium alginate (PVA-SA) and its implications in improving plant growth and soil fertility under drought and salt soil conditions. *International Journal of Biological Macromolecules*, **209**(Pt A), 231-243. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2022.04.017
- **Zheng, W., Zeng, S., Bais, H., et al. (2018).** Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) reduce evaporation and increase soil water retention. *Water Resources Research*, **54**(5), 3673-3687. <https://doi.org/10.1029/2018WR022656>.
- **Zia, R., Nawaz, M.S., Siddique, M.J., et al. (2020).** Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiol Res*, **242**, 126626. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>

ANNEXES

Annexe 1 : Composition du Milieu Pikovskaya PVK (solubilisation du phosphate) (g/l)

D – Glucose	10
(NH ₄) ₂ SO ₄	0.5
NaCl	0.2
MgSO ₄ .7H ₂ O	0.1
KCl	0.2
Extrait de levure	0,5
MnSO ₄ . 5H ₂ O	0.002
FeSO ₄ . 7H ₂ O	0.002
Ca ₃ (PO ₄) ₂	5

Annexe 2 : Solution Chrome Azurol S (CAS) (Production de sidérophores)

- Mettre 6 ml de HDTMA (Hexamethylammoniumbromure) 10 mM dans une éprouvette de 100 ml et diluer à 50 ml avec de l'eau désionisée. **(1)**
- Mélanger 1,5 ml de FeCl₃+ (1mM FeCl₃+ .6 H₂O ; 10 mM HCL) et 7,5 ml de CAS 2mM. **(2)**
- Ajouter (2) à (1).
- Dissoudre 4,307 g de piperazine anhydre dans de 1 'eau et ajouter 6,25 ml de HCL 12 M (Solution tampon pH = pKa = 5.6).
- Ajouter la solution tampon et continuer avec de l'eau jusqu'à 100 ml.

Annexe 3 : Composition du Milieu Winogradsky WS (fixation d'azote) (g/l)

Solution stock 5ml

D Glucose 0, 5

CaCO₃ 0,1

pH: 7,2

-Composition de Solution stock (g /l)

KH₂ PO₄ 50

MgSO₄. 7H₂O 25

NaCl 25

FeSO ₄ . 7H ₂ O	1
Na ₂ MoO ₄ . 2H ₂ O	1
MnSO ₄ . 4H ₂ O	1

Annexe 4 : Milieu d'eau peptonée (g/l)

Peptones	10
NaCl	5
Na ₂ HPO ₄	3.5
K ₂ HPO ₄	1.5

Annexe 5 : Composition du Milieu Dworkin et Foster (DF)

KH ₂ HPO ₄	4 g
Na ₂ HPO ₄	6 g
MgSO ₄ .7H ₂ O	0.2 g
FeSO ₄ .7H ₂ O	1 mg
H ₃ BO ₃	10 µg
MnSO ₄	10 µg
ZnSO ₄	70 µg
CuSO ₄	50 µg
MoO ₃	10 µg
Glucose	2 g
Acide gluconique	2 g
Acide citrique	2 g
Eau distillée	1000ml

3mM d'Aminocyclopropane1carboxylate ACC comme source de d'azote.

Annexe 6 : Bouillon Luria-Bertani (LB) (g/l)

Tryptone	10
Extrait de levure	5
NaCl	5

Annexe 7 : Composition du Milieu MSgg (sels minimaux, glutamate, glycérol)

PBS	2,5 mM
MOPS	100 mM
FeCl ₃	350 μM
MgCl ₂	22 mM
MnCl ₂	250 μM
ZnCl ₂	21 μM
Thiamine	2 μM
Phénylalanine	50 mg
Glycérol	0,5 %
Glutamate	0,5 %
CaCl ₂	700 μM
Eau distillée	1000ml

Annexe 8 : Milieu salin minimal (MSM) (g/l)

Na ₂ HPO ₄	5,8
KH ₂ PO ₄	3
NaCl	0,5
NH ₄ Cl	1
MgSO ₄	0,25

Annexe 09 : Solution d'Haugland

Macroéléments (g/l)

Ca (NO ₃) ₂ 4H ₂ O	1.180
KH ₂ PO ₄	0.136
Mg SO ₄ .7H ₂ O	0.246
KNO ₃	0.505

Oligo-éléments (mg/l)

H ₃ BO ₃	2.860
MnCl ₂ .sH ₂ O	1.810
Zns4.7H ₂ O	0.220
CuSO ₄ .5H ₂ O	0.080
H ₂ MoO ₄ .H ₂ O	0.020

Fe EDTA* 58.100*

Préparation du Fe EDTA* : 33.2 g NA-EDTA dans 89.2 ml de NaOH 1N, 24, 9 g de FeSO₄.7H₂O dissoute dans 700 ml d'eau. On mélange les deux solutions et on garde le mélange pendant une nuit à l'obscurité dans un endroit aéré. Puis on complète à 1l. La solution de Fe EDTA est stockée à une faible température et à l'obscurité.

Annexe 10 : milieu Murashige–Skoog (milieu MS)

Solution Macro-élément 5ml

Solution Micro-éléments 2.5ml

Solution Fer –EDTA 2.5ml

Saccharose 20 g

Agar 8 g

Eau distillée 1000ml

pH: 6.5