



UNIVERSITE SIDI MOHAMED BEN ABDELLAH
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES FES



Projet de Fin d'Etude

Master Sciences & Techniques
«Biotechnologie Microbienne»

Caractérisation de l'effet antagoniste d'une collection de rhizobactérie

Présenté par : ZAKARIAE EL-ORCHI

Soutenu le : 14 / 07/ 2021

Devant le jury composé de :

- Pr. IRAQUI Mohammed (FST)
- Dr. KHAYI Slimane
- Dr. MENTAG Rachid
- Pr. EL GHACHTOULI Naima
- Pr. HAGGOURD Abdellatif

Encadré par :

- Dr. KHAYI Slimane
- Dr. MENTAG Rachid
- Pr. IRAQUI Mohammed (FST)

Année universitaire 2020/2021

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE FES

B.P. 2202 – Route d'Imouzzer – FES

☎ 212 (35) 60 80 14 – 212 (35) 60 96 35 – 212 (35) 60 29 53 – Fax: 212 (35) 60 82 14

www.fst-usmba.ac.ma

REMERCIEMENT

Je remercie Dieu tout puissant, maître des cieux et de terre, qui m'a permis de mener à bien ce travail.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué au succès de mon stage et qui m'ont aidé lors de la rédaction de ce rapport.

Tout d'abord, j'adresse mes remerciements à mes encadrants Dr. KHAYI Slimane et Dr. MENTAG Rachid qui n'ont épargné aucun effort pour me faciliter la recherche et la mise au point de ce travail, par leur précieux conseils et sa disponibilité constante.

Je tiens à remercier vivement Pr. IRAQUI Mohammed, pour avoir accepté de donner de son temps et de m'encadrer durant la réalisation de ce projet de fin d'études.

Je tiens à remercier la direction et l'ensemble du personnel de l'INRA de m'avoir accueilli pour effectuer mon stage dans les meilleures conditions.

Je remercie également tous les membres du jury : Pr. HAGGOUUD Abdellatif, Pr. EL GHACHTOULI Naima, pour l'honneur qu'elles m'ont fait en acceptant d'évaluer ce travail je vous pris de trouver ici, l'expression de ma profonde reconnaissance et de ma grande admiration.



Dedicace



Je dédie ce modeste travail à :

*Toute ma famille spécialement à mes chers
parents qui se sont beaucoup sacrifiés pour que*

Je sois à ce niveau.

Tous mes ami(e)s

Tous mes collègues de la promotion 2020

*Tous mes enseignants du département de
biologie au sein de la faculté de sciences &*

Technique de Fès.

Table des matières

Remerciement.....	I
Dédicace.....	II
Résumé.....	III
Liste des abréviations.....	V
Liste des tableaux	VI
Liste des figures.....	VII
Introduction.....	1
<i>Etude bibliographique</i>	1
I. La Tomate « <i>Solanum lycopersicum</i> »	2
I.1 Taxonomie.....	2
I.2 La répartition de tomate dans le Monde	2
I.3 La production de tomate en Maroc.....	2
I.4 Valeur nutritionnelle.....	3
I.5 Maladies de tomate.....	3
I.5.1 Flétrissure fusarienne.....	3
I.5.2 Le mildiou	3
I.5.3 La pourriture grise	4
II. Les moyens de lutte.....	4
II.1 Lutte chimique	4
II.2. Lutte biologique	4
II.2.1 L'antagonisme.....	6
II.2.3 Interférence et inhibition du signal de quorum sensing de la formation de biofilm.	7
III. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)	8
III.1 Généralité sur les rhizobactéries	8

III.2 Biodiversité des PGPR dans la rhizosphère	9
III.3 Mécanismes impliqués dans l'activité des PGPR.....	9
III.3.1. Contribution des rhizobactéries à la nutrition des plantes.....	9
III.3.2. Fixation biologique de l'azote atmosphérique.....	9
III.3.3. Solubilisation du phosphate.....	10
III.4 Production des métabolites stimulant la croissance des plantes.....	11
III.4.1 Production des phytohormones.....	11
III.4.2 Production de sidérophores	11
III.5 Contrôle des microorganismes phytopathogènes	11
Matériel et méthodes	12
1. Matériel biologique.....	13
1.1. Champignons tests utilisés	13
1.2. Culture de la collection des bactéries de la rhizosphère	13
1.3. Matériel végétal	13
2. Etude <i>in-vitro</i>	14
2.1. Confrontation <i>in vitro</i> des bactéries contre les phytopathogènes.....	14
3. Evaluation de l'effet antagoniste <i>in planta</i> des souches sélectionnées contre <i>B. cinerea</i>	15
Résultats et discussion	17
1. Evaluation de l'effet antagoniste de la collection bactériennes	17
Conclusion.....	25
Annexes.....	26
Références bibliographiques.....	31

Résumé

Le sol se gorge d'une quantité importante de microorganisme estimé 1 milliard d'individus par gramme de sol dont seulement 1% est cultivable en laboratoire. Ces microgrammes jouent un rôle important dans le maintien du bon fonctionnement des écosystèmes qu'ils intègrent. Explorer ce niche écologique s'avère d'une grande importance du fait que ces microorganismes pourraient jouer un rôle important dans la promotion de la croissance des plantes, lutter contre des champignons phytopathogènes et faciliter l'assimilation de composés chimiques nécessaires pour le développement de la plante. L'objectif de travail est :1) d'évaluer *in vitro* l'effet antagoniste contre plusieurs phytopathogènes, d'une collection de bactéries isolées à partir de la rhizosphère associé à différents espèces de plante (Arganier, Oliver, et Artichaut), 2) évaluer *in planta* l'effet protectrice de souche sélectionné contre le *B. cinerea* par inoculation de plantule de tomate sous conditions contrôlées. Sur **297** souches de rhizobactéries, **46** souches présentaient une activité antifongique contre *Fusarium oxysporum* AR, *Fusarium oxysporum* BR, *Fusarium oxysporum* CR, *Botrytis cinerea*, l'action la plus forte est obtenue avec les bactéries antagonistes 40 En, 71 Ec, 13En, 7 En avec un taux d'inhibition de 40% contre *Botrytis cinerea*. 15 isolats ont été capables d'inhiber la croissance du mycélium de FOAR. 9 isolats capables d'inhiber FOBR, 32 isolats ont eu la capacité d'inhiber la croissance du B.c, et Pour FOCR, 8 souches capables de l'inhiber. Ces résultats nous orientent sur les stratégies à entreprendre à l'avenir pour développer une agriculture biologique durable.

Mots clés : champignons phytopathogènes, rhizobactéries, *in vitro*, effet antagoniste, activité antifongique

ABSTRACT

The soil is filled with a significant amount of microorganism estimated at 1 billion people per gram of soil, of which only 1% is cultivable in the laboratory. These micrograms play an important role in maintaining the proper functioning of the ecosystems they integrate. Exploring this ecological niche is of great importance because these microorganisms could play an important role in the promotion of plant growth, fight against phytopathogenic fungi and facilitate the assimilation of chemical compounds necessary for the development of the plant. The work objective is: 1) to evaluate *in vitro* the antagonistic effect against several phytopathogens, of a collection of bacteria isolated from the rhizosphere associated with different plant species (Argan tree, Oliver, and Artichoke), 2) evaluate *in planta* the protective effect of the selected strain against *B. cinerea* by inoculation of tomato seedlings under controlled conditions. Out of 297 rhizobacteria strains, 46 strains exhibited antifungal activity against *Fusarium oxysporum* AR, *Fusarium oxysporum* BR, *Fusarium oxysporum* CR, *Botrytis cinerea*, the strongest action is obtained with the antagonist bacteria 40 En, 71 Ec, 13En, 7 En with an inhibition rate of 40% against *Botrytis cinerea*. 15 isolates were able to inhibit the growth of FOAR mycelium. 9 isolates able to inhibit FOBR, 32 isolates were able to inhibit growth of Bc, and For FOCR, 8 strains capable of inhibiting it. These results guide us on the strategies to be undertaken in the future to develop sustainable organic agriculture.

Key words: phytopathogenic fungi, rhizobacteria, *in vitro*, antagonistic effect, antifungal activity

Liste des abréviations

PGPR : *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*, pour : (Rhizobactéries Promotrices de la croissance des plantes).

BCF : *Biocontrol fungi* pour : (champignons Promotrices de la croissance des plantes).

COV : Composés organiques volatils.

QS : Quorum sensing.

AI : Autoinducteur.

AHL : N-acyl homosérine lactones.

QQ : Quorum quenching.

PDA : Pomme de terre, Dextrose, Agar.

LB : Luria-Bertani.

BCA : Biocontrol agent pour : (Agents de lutte biologique).

FOL: *Fusarium oxysporum f. lycopersici*.

PGPF: *Plant-growth-promoting fungi*, pour : (Champignons Promotrices de la croissance des plantes).

HCN : Cyanure d'Hydrogène.

DAPG : 2,4-diacétylphloroglucinol .

rpm : Rotation per minute.

g : Gramme

IAA : Acide indole acétique

DO : Densité Optique

ml : millilitre

cm : centimètre

HCN : cyanure d'hydrogène

Liste des tableaux

Tableau I: Activité antagoniste de souches sélectionnées contre quatre champignons phytopathogènes tests.....	27
Tableau II : Tableau représentant le taux d'inhibition de la croissance mycélienne en confrontation directe.....	29

Liste des figures

Figure 1 : Aspect macroscopique (A) <i>Botrytis cinerea</i> , (B) <i>Fusarium oxysporum</i> BR, (C) <i>Fusarium oxysporum</i> AR, (D) <i>Fusarium oxysporum</i> CR.....	13
Figure 2 : Méthode de confrontation directe en boîte de pétri entre les bactéries et l'agent phytopathogène.....	14
Figure 3: Test de confrontation bactérie vs phytopathogène fongique in vitro	17
Figure 4: Activité antagoniste directe de <i>BBC023</i> (A et B) et <i>BBC047</i> (B et C) contre <i>Botrytis cinerea</i>	19
Figure 5 : L'effet antagoniste des différents isolats vis-à-vis quatre champignons phytopathogènes.....	20
Figure 6 : Pourcentage des isolats antagonistes isolés à partir d'olivier vis-à-vis <i>Botrytis cinerea</i>	21
Figure 7 :Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Arganier contre quatre champignons phytopatogène.....	21
Figure 8 :Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Arganier contre quatre champignons phytopatogène.....	22
Figure 9 :Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Artichaut contre quatre champignons phytopatogènes.....	22
Figure 10 : Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne du <i>Botrytis cinerea</i> par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'olivier.....	23

Figure 11 : Pourcentage des bactéries antagoniste isolé à partir d'arganier à large spectre d'activité contre quatre champignons phytopathogènes.....23

Introduction

Les maladies des plantes et les ravageurs sont les principaux facteurs responsables réduction de la production agricole dans le monde. On estime que les infections par les champignons phytopathogènes causent une perte de 10 à 16 % de la récolte dans le monde, ce qui, en termes économiques, s'élève à 200 millions d'euros par année. Les agents phytopathogènes qui causent des pertes économiques majeures comprennent notamment le champignon *Botrytis cinerea*. Il est responsable de la maladie dite la moisissure grise sur une large gamme de plantes hôtes incluant plus de 200 espèces végétales y compris la tomate (*Solanum lycopersicum*) (Toral et al., 2020). La lutte contre des maladies fongiques à l'aide des microorganismes antagonistes, connu sous le nom de la lutte biologique, a fait l'objet de recherches intenses ces dernières décennies, avec des résultats prometteurs dans la lutte contre les phytopathogènes (Shobha et KUMUDINI, 2012). L'utilisation des micro-organismes ou de leurs métabolites pour lutter contre les maladies des plantes a ont reçu une plus grande attention, parce qu'ils n'ont pas d'effets néfaste sur la santé humaine ou animale, et ils sont respectueux de l'environnement, contrairement aux pesticides/fongicides appliqués à grande échelle engendre des effets sur l'environnement et la santé humain (Bolívar-Anillo et al., 2020). Les rhizobactéries pourraient inhiber la croissance de plusieurs phytopathogènes via différentes mécanismes ; en compétition pour l'espace et les nutriments, produisant des bactériocines, des enzymes lytiques, des antibiotiques et les sidérophores, ces bactéries pourraient être des antagonistes désintègrent spécifiquement les cellules pathogènes en produisant des enzymes lytiques, des antibiotiques et des bactériocines (TARIQ et al., 2017). La biofertilisation, la phytostimulation et le contrôle biologique sont des traits divers des PGPR hétérogènes et peuvent être exploités pour développer des formulations pour contrôler les agents pathogènes, augmenter le rendement et la production alimentaire en utilisant moins de ressources et moins de dépendance aux engrais chimiques et aux pesticides (Bhattacharyya et Jha, 2012).

Nous avons fixé comme objectif dans ce travail, la caractérisation et l'évaluation de l'effet antagoniste et de l'activité promotrice de la croissance d'une collection de rhizobactéries isolées à partir d'Arganier (*Argania spinosa*), Artichaut (*Cynara cardunculus var. scolymus*), Olivier (*Olea europae*) vis-à-vis des champignons phytopathogènes : *Fusarium oxysporum*AR, *Fusarium oxysporum*BR, *Fusarium oxysporum* CR, *Botrytis cinerea*.

ETUDE

BIBLIOGRAPHIQUE

I. La Tomate « *Solanum lycopersicum* »

I.1 Taxonomie

Régne : *Plantae*

Division : *Magnoliophyta*

Classe : *Magnoliopsida*

Sous classe : *Asteridae*

Ordre : *Solanales*

Famille : *Solanaceae*

Genre : *solanum*

Espèce : *Lycopersicum*. (FOOLAD, 2007).

I.2 La répartition de tomate dans le Monde

La tomate (*Lycopersicum esculentum* Mill) est une plante cultivée dans 170 pays sous divers climats (Faostat, 2018). Le rendement mondial des tomates en 2018 était plus de 180 millions de tonnes. La Chine est le premier producteur mondial avec un rendement de 61,52 millions de tonnes, suivis de l'Inde et des États-Unis avec 19,37 et 12,61 millions de tonnes, respectivement. L'Égypte est le premier producteur africain avec un rendement de 6,62 millions de tonnes. Le rendement annuel de la tomate, en Côte d'Ivoire, 40306 tonnes sur une superficie de 3916 hectares (Kouamé et al., 2021).

La tomate est une culture économiquement importante aux États-Unis et dans le monde. Just en 2017, la production totale de tomates s'élevait à 12,5 millions de tonnes métriques aux États-Unis. La valeur de ceci à la récolte a totalisé 1,67 milliard de dollars (USDA, 2017).

I.3 La production de tomate en Maroc

La culture de la tomate au Maroc joue un rôle socio-économique important. La région de Souss-Massa représente environ 60% de la production nationale de tomates et 80% de production nationale en serre (Codron et al., 2014). En effet, sur le plan économique, les exportations de tomates occupent une place importante puisqu'elles rapportent près de 1,1 milliard de DH en devises. Elle est l'une des cultures les plus importantes parmi les primeurs. Elle représente 27 % de la superficie et assure 63 % de la production globale et 70% des exportations de primeurs. En effet, avec une superficie moyenne de 5000 ha, le secteur de la tomate sous serre assure une production totale de 565.000 tonnes dont 420.300 tonnes sont destinées à l'exportation, il faut noter que 90% de la tomate marocaine a été exportée vers l'Union européenne (UE), 8% vers la Russie et 2% vers le reste du monde. La tomate ronde

représente environ 68% des exportations, la tomate en grappe 6% et la tomate cerise 26% (ELAME et al., 2019).

I.4 Valeur nutritionnelle

La tomate (*Solanum lycopersicum*) est une culture de courte durée et un légume apprécié avec une haute qualité nutritive et des propriétés curatives et thérapeutiques antioxydantes (Nour et al., 2018; Azeez et al., 2019). Il exerce plusieurs effets bénéfiques sur la santé car il est riche en vitamines A, B et C, en minéraux, en acides organiques, en lycopène et en une quantité considérable de sucre total. De plus, il est également utilisé dans l'industrie agroalimentaire pour produire divers produits alimentaires, tels que le ketchup, la soupe, la pâte et la poudre (KARTHIKA et al., 2020).

I.5 Maladies de tomate

La tomate est utilisée comme plante modèle pour étudier la génétique et les aspects moléculaires des mécanismes de résistance aux maladies. La récolte de tomates est menacée dans le monde entier en raison de stress biotiques et abiotiques qui ont entraîné des réductions significatives du rendement et de la productivité. L'une des raisons est que la tomate est l'hôte de près de 200 espèces d'agents pathogènes des plantes, y compris des champignons, des bactéries, des nématodes, des virus et d'autres qui infectent les plantes à tous les stades de développement (Shahzad et al., 2021), ce qui réduit à la fois le rendement et la qualité.

I.5.1 Flétrissure fusarienne

La flétrissure fusarienne est considérée comme la maladie la plus dévastatrice à laquelle sont confrontés les plants de tomates. L'agent causal est *Fusarium oxysporum f. lycopersici* (FOL). Ce sont des pathogènes bien établis présents dans tous les types de sols. Ils sont saprophytes et capables de survivre dans le sol pendant une longue période (Mj et al., 2017). Les travaux de Srinivas et al. (2019) ont montré que la flétrissure fusarienne est caractérisée par 60 à 70 % de la perte de rendement en fruits avec des plantes flétries contenant des feuilles jaunies.

I.5.2 Le mildiou

Le mildiou précoce de la tomate est une autre maladie mortelle qui sévit dans le monde entier (Hadimani et Kulkarni, 2016). *Alternaria solani*, est l'organisme responsable qui a été reconnu comme un pathogène foliaire grave de la tomate (Patel et al., 2011; Ghazanfar et al., 2016). La maladie touche principalement les feuilles, les tiges, et les tomates, ce qui réduit le rendement et la vigueur des plantes (Thakkar et Saraf, 2015).

I.5.3 La pourriture grise

La pourriture grise est une maladie fongique causée par *Botrytis cinerea*, qui est un champignon parasite de nombreuses plantes supérieures. Les dommages causés par ce champignon sont économiquement importants, car ils détruisent chaque année une partie de la récolte de plusieurs cultures telle que fraisiers, de concombres et de tomates. Au Maroc, cette maladie fait partie des maladies les plus redoutées de tomate dans la serre. En outre, la pourriture grise est présente dans 96% des exploitations marocaines (**Kasmi et al., 2017**). Les pertes économiques annuelles dues à cette maladie sont évaluées jusqu'à 100 milliards de dollars dans le monde (**Jin et Wu, 2015**).

II. Les moyens de lutte

II.1 Lutte chimique

Aujourd'hui, l'agriculture est fortement dépendante de l'utilisation de pesticides chimiques pour le contrôle des maladies. Ils sont systématiquement et fréquemment appliqués pour lutter contre les pathogènes fongiques (**CwalinaAmbroziak et Ryszard, 2012**). Les fongicides systémiques inhibent la germination des spores et donc réduit l'incidence de la maladie. Bénomyl, carbendazime, prochloraz, bromuconazole (Amini et Sidovich 2010), Nativo (**Akhtar et al., 2017**) sont des fongicides utilisés contre *FOL*. Les Fongicides utilisés contre la maladie du mildiou comprennent le mancozèbe (**Desta et Yesuf, 2015**) oxychlorure de cuivre, carbendazime, antracol (**Kumar et al., 2017**), Thiophanate – méthyle etc. (**Gharasheed, 2016**). De plus, la fréquence d'application élevée dans les programmes de lutte antiparasitaire agricole a un impact négatif sur la santé humaine, les aliments et l'environnement (**Eyhorn, Roner, &Specking, 2015**). L'inconvénient majeur des pesticides chimiques est que beaucoup d'entre eux ne sont pas en mesure de se décomposer en constituants simples et restent intact pendant une longue période dans le sol (**Gilden et al., 2010**). Les pesticides synthétiques affectent la microflore bénéfique du sol (**Thakore, 2006**).

II.2. Lutte biologique

La lutte biologique (ou biocontrôle) est l'utilisation d'organismes vivants pour lutter contre les populations de phytopathogènes des cultures en réduisant leur densité et les dommages qu'ils causent (**BENAISSA., 2019**). L'auxiliaire de lutte biologique peut interagir, directement ou indirectement avec d'autres organismes en plus du ravageur ciblé et inversement. Il est souhaitable de lutter contre les maladies des plantes avec une spécificité élevée et avec un faible coût de production de masse (**Kumar et al., 2011**). Il y a des micro-

organismes présents dans la nature qui peuvent éradiquer les ravageurs. Habituellement, ces types des microbes sont observés en étroite association avec la plante hôte. Par conséquent, les recherches visant à utiliser les microorganismes bénéfiques comme agents de lutte biologique gagnent en importance pour atténuer les effets de ces maladies des plantes (**Linu et Jisha, 2017**). Le contrôle biologique est utilisé depuis la fin du XIXe siècle, il est couramment utilisé dans la lutte antiparasitaire. A titre d'exemple, pour lutter contre la maladie du mildiou de la tomate provoquée par *Alternariasolani* des souches de *Paenibacillus lentimorbus* ont montré un pouvoir antagoniste réduisant ainsi la progression de la maladie (**Khan et al., (2012)**). Des souches spécifiques, telles que *B. subtilis*, *B. pasteurii*, *B. pumilus*, *B. mycoides* et *B. cereus* peuvent réduire d'une manière significative diverses maladies en induisant une résistance systémique (**Bouizgarne, 2013**). Des *actinomycètes* endophytes ont été utilisés pour la lutte biologique contre *Rhizoctonia solani* provoquant un mouillage dans la tomate. Ces souches ont considérablement restreint le développement du pathogène et amélioré la croissance de la tomate (**Goudjal et al., 2014**). Au cours des 15 dernières années, les tendances de la recherche ont été orientées vers la prospection de méthodes écoresponsables pour contrôler *B. cinerea*, y compris l'utilisation d'agents de lutte biologique et de leurs composés actifs (**Combrinck et al., 2011; Abbey et al., 2019**). De nombreuses études ont montré que les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) sont une alternative sûre à la gestion des ravageurs et réduire le besoin d'appliquer des engrais chimiques (**Ahemad et Kibret, 2014; Beneduzi, Ambrosini et Passaglia, 2012; Lugtenberg et Kamilova, 2009**). Ces microbes sont communément appelés (PGPR) et comprennent des organismes tels que *Pseudomonas spp.* D'autres microbes sont connus comme des bactéries endophytes favorisant la croissance des plantes, des champignons favorisant la croissance des plantes ou des champignons de lutte biologique (BCF), y compris *Trichoderma spp.* et *Sebacinales spp.* Ceux-ci peuvent jouer un rôle dans la croissance des plantes et stimuler le système immunitaire des plantes (**Shahzad et al., 2021**). De plus, des effets bénéfiques des micro-organismes sur le développement des plantes ont été signalés pour de nombreuses cultures, y compris la tomate cultivée soit en plein champ (**Babu et al., 2015**) soit en serre en milieu organique (**Anupama et al., 2014**). L'un de ces micro-organismes bénéfiques est le champignon endophyte *Aspergillus flavus* favorisant la croissance des plantes (PGPF), qui améliore la croissance des plantes grâce à divers mécanismes, y compris la protection des plantes contre les infections pathogènes (**Jogaiah et al., 2018**). Ils peuvent aussi stimuler la croissance des plantes pour obtenir les nutriments

disponibles du sol (Murali et al., 2012). Ce PGPF est utile dans le développement d'une protection contre *Alternaria* de la maladie du mildiou pour accorder des tomates à haut rendement avec une teneur en nutriments excessive (Abdel-Motaal et al., 2020).

II.2.1 L'antagonisme

Les rhizobactéries bénéfiques qui peuvent sécréter des substances qui inhibent la croissance des micro-organismes phytopathogènes sont appelées bactéries antagonistes. L'antagonisme est la capacité d'un germe à inhiber la croissance d'un autre germe lorsqu'ils sont dans le même micro-biotope (Bestami et al., 2020). La plupart des espèces bactériennes utilisées comme PGPR appartiennent aux genres *Agrobacterium*, *Bacillus* et *Pseudomonas*. De nombreuses études se sont concentrées sur ces deux dernières bactéries, car elles sont des habitants communs de la rhizosphère et ont une grande activité dans le contrôle de la croissance des plantes et des maladies liées au sol (Adam, 2008). Les rhizobactéries contrôlent les effets néfastes de divers agents phytopathogènes sur les plantes en produisant des inhibiteurs de croissance par diverses manières, comme la compétition pour les nutriments nutritives et la compétition spatiale, et en produisant des inhibiteurs de croissance, c'est-à-dire des antibiotiques, des bactériocines, des sidérophores et des enzymes lytiques, ou en augmentant la résistance naturelle de la plante hôte (Tariq et al., 2017).

Les principaux modes d'action de l'antagonisme microbien sont la production de substances inhibitrices ou toxiques (Antibiotiques, Enzymes lytiques).

II.2.2 Compétition nutritive et spatiale

Le PGPR est souvent en concurrence avec les nombreux microbes nocifs pour l'absorption nutritionnelle. Ces nutriments sont présents à l'état de traces, par conséquent, ils peuvent limiter l'agent pathogène (Martínez-Viveros et al., 2010). Un agent compétitif efficace doit être un colonisateur intense capable d'exploiter efficacement les nutriments présents à faible concentrations dans le sol ou arrêter leur absorption par d'autres micro-organismes (Bestami et al., 2020). Il a été connu que les microbes associés aux plantes protègent la plante par la colonisation accélérée de la rhizosphère que l'agent pathogène. Les agents de lutte biologique épuisent les substrats disponibles limités et le rendant indisponible pour les agents pathogènes (Trapet et al., 2016; Khilyas et al., 2016; Tabassum et al., 2017). Les exsudats d'une partie de la racine comprennent des composés antimicrobiens qui fournissent une niche écologique appropriée pour le PGPR qui à son tour peut les détoxifier. Cela implique que la compétence PGPR est majoritairement dépendante de leur capacité de vivre dans des conditions environnementales spécifiques ou à s'adapter à des circonstances variables

(Compant et al. 2005).

II.2.3 Interférence et inhibition du signal de quorum sensing de la formation de biofilm

Le quorum sensing (QS) est un mécanisme de régulation génétique communautaire qui contrôle les fonctions microbiologiques d'importance médicale, agricole et industrielle. La découverte de la signalisation microbienne QS a conduit à l'identification de nombreux mécanismes d'interférence des signaux enzymatiques et non enzymatiques susceptibles d'étouffer la signalisation microbienne QS (Zhang et Dong, 2004) et l'inhibition de la formation de biofilm (Ren et al., 2001). L'activation QS est médiée par autoinducteur (AI), molécule responsable de la communication cellule-cellule et de l'action coordonnée dans de nombreuses bactéries, y compris les PGPR. Les signaux d'autoinducteur communément signalés sont les N-acyl homosérine lactones (AHL) (von Bodman et al., 2003). Les acyl homosérine lactones (AHL) sont des molécules de quorum sensing (QS) produites par des bactéries associées aux racines et représentent de nouveaux éliciteurs ou inducteurs de la tolérance au stress biotique et abiotique chez les plantes. Ils induisent des changements rapides dans la morphologie, la physiologie et l'expression génique des racines et des pousses (Schikora et al., 2016), déclenchent une réponse collective pour changer la densité cellulaire (Papenfort et Bassler, 2016), produisent des molécules antifongiques / antimicrobiennes et des antibiotiques (Chapalain et al., 2013), influencent sur la colonisation et l'association avec l'hôte, et induisent un mécanisme de défense de l'hôte contre les agents pathogènes (González et Marketon, 2003). Plusieurs espèces de *Bacillus* sont également connues pour sécréter des enzymes de quorum quenching (QQ), perturbant la signalisation de QS d'autres bactéries, y compris des agents pathogènes (Dong et al., 2001; d'Angelo-Picard et al., 2005; Ryan et al., 2009). En raison du rôle important joué par le QS dans l'induction de traits liés à la virulence chez les bactéries pathogènes, de nombreuses études ont visé à identifier les molécules impliquées et les enzymes qui perturbent les voies de QS. Large gamme de procédures sont utilisés comme stratégie pour lutter contre les maladies chez les plantes et les animaux. Le mécanisme d'interférence avec le QS est appelé «quorum quenching» (QQ) et peut être atteint en plusieurs manières: (i) inhibition de la transcription / activité des enzymes impliqué dans la biosynthèse des molécules de signalisation QS; (ii) destruction des molécules de signalisation QS dans le milieu et donc prévention de leur accumulation; et (iii) l'inhibition de l'activation des récepteurs du QS (HELMAN et CHERNIN., 2015).

III. Les rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR)

III.1 Généralité sur les rhizobactéries

Dans le sol, en particulier dans les régions touchées par les racines, la rhizosphère contient plus d'un million de microorganismes par gramme de sol (Ahmad et al., 2008). Les microorganismes ils s'agit d'un domaine de coopération mutuelle entre les plantes, le sol et les microorganismes, ainsi que d'interactions biochimiques et d'échange de molécules de signaux, de transformation des nutriments, d'échange génétique, de libération d'exsudats radiculaires, etc. (Haldar et Sanghamitra, 2015). Les divers groupes de bactéries qui colonisent l'habitat rhizosphérique sont appelés rhizobactéries (Beneduzi et al., 2012). Les rhizobactéries sont des bactéries compétentes en rhizosphère qui habitent les racines des plantes; elles sont capables de multiplier et de coloniser toutes les niches écologiques présentes sur les racines à tous les stades de croissance des plantes, en présence d'une microflore concurrente (Muleta et al., 2007), les microorganismes sont très actifs dans la rhizosphère parce qu'ils dépendent généralement des substances libérées par les racines des plantes, car la plupart de ces microorganismes sont hétérotrophes avec le carbone et l'azote (Scurlock et al., 2002). Ces substances sont aussi appelées exsudats radiculaires (Hawes, 1998) et représentent la plupart des substances organiques solubles dans l'eau (sucres, acides organiques, acides aminés) ou des substances organiques insolubles (comme certains résidus métaboliques dans la rhizosphère et la paroi cellulaire). C'est une source importante de nutriments pour les micro-organismes qui colonisent la rhizosphère (Cheng et al., 1994). Les différents processus vitaux des microorganismes du sol peuvent être des étapes très importantes dans les phénomènes d'assimilation par les plantes des macroéléments tels que l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K), ou des oligo-éléments (en particulier le fer (Fe) et le zinc (Zn)) (Darrah, 1993; Bonkowski et al., 2001). En plus des relations nutritionnelles, les micro-organismes peuvent également participer à la défense des plantes en libérant des substances toxiques aux agents phytopathogènes du sol dans la rhizosphère (Bais et al., 2004). Les PGPR ont la capacité de fonctionner comme des diverses phytohormones mais certaines bactéries et certains champignons ont la capacité d'inhiber la croissance des agents pathogènes des plantes. Ce sont les biopesticides (RIAZ et al., 2020). Les PGPR ont acquis une importance et un intérêt mondiaux en raison de leurs avantages agricoles et sont donc des outils potentiels pour une agriculture durable pour l'avenir (Kloepper et al., 2007) Cependant,

en fonction de leur degré d'association avec les racines des plantes, les PGPR peuvent être classés en rhizobactéries favorisant la croissance des plantes extracellulaires (PGPR e) et en rhizobactéries favorisant la croissance des plantes intracellulaire (PGPR i) (**Martinez-Viveros et al., 2010**). Les bactéries endophytes colonisent les tissus racinaires et sont capables de protéger leurs hôtes contre l'invasion et les dommages causés par les agents pathogènes du sol (**Mercado-Blanco et al., 2004; Rybakova et al., 2016**). elles peuvent coloniser les tissus végétaux internes bénéficient aux plantes en utilisant divers traits, y compris la synthèse des régulateurs de croissance de la plante (**Beneduzi et al., 2012**), osmoprotecteurs, exopolysaccharides (**Berg et al., 2013**), métabolites antifongiques (**Gond et al., 2015**), et la modulation des constituants physiobiochimiques végétaux (**Hashem et al., 2016**).

III.2 Biodiversité des PGPR dans la rhizosphère

La région rhizosphérique des plantes abrite divers types de PGPR. Différentes plantes peuvent avoir des genres et des espèces dominants spécifiques de PGPR. Les exsudats racinaires sécrétés par les racines des plantes sont les plus importants facteurs responsables de la grande diversité microbienne dans la région rhizosphérique (**Verma et al., 2019**). Sur la base de leurs fonctions et de leur statut taxonomique, les PGPR ont été classés en nombreux groupes. Selon **Tilak et al. (2005)**, les souches PGPR appartiennent largement à cinq taxons : *Actinobactéries*, *Bacteroidetes*, *Cyanobactéries*, *Firmicutes* et *Protéobactéries*. Il est rapporté que les PGPR les plus couramment étudiés de ces taxons sont *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* et *Serratia* (**Bhattacharyya et Jha 2012 ; Arora 2015**).

III.3 Mécanismes impliqués dans l'activité des PGPR

III.3.1. Contribution des rhizobactéries à la nutrition des plantes

Les micro-organismes dotés de mécanismes qui favorisent l'absorption des nutriments, augmentent leur utilisation et stimulent la croissance des plantes sont considérés comme des biofertilisants. Certains PGPR fixent l'azote atmosphérique, solubilisent les minéraux et minéralisent les composés organiques (**Martinez-Viveros et al., 2009**). Certaines bactéries peuvent également améliorer la disponibilité des micronutriments, stimuler la croissance des racines et atténuer les dommages causés par le stress en modulant les systèmes de défense des plantes (**Khan et al., 2019 ; Gupta et al., 2014**)

III.3.2. Fixation biologique de l'azote atmosphérique

L'azote est un élément clé dans divers processus cellulaires, et, en tant que résultat, il est

important dans la croissance des plantes. Les espèces bactériennes capables de fixer de l'azote atmosphériques sont divisées en deux catégories : bactéries symbiotiques associées aux racines / légumineuses et bactéries libres fixatrices d'azote. Les premiers infectent spécifiquement les racines et produisent des nodules, alors que les derniers sont non spécifiques et peuvent former des relations symbiotiques avec d'autres plantes et organismes (Glick, 2014 ; Oberson et al., 2013). La fixation biologique de l'azote est un processus étonnant qui tient pour environ les deux tiers de l'azote fixé globalement. Ce processus biologique est réalisé soit par des interactions symbiotiques ou non symbiotiques entre les microbes et les plantes (Shridhar, 2012). Le PGPR Symbiotique, qui fixe le plus souvent le N₂ atmosphérique dans le sol, comprennent les souches de *Rhizobium sp.*, *Azoarcus sp.*, *Beijerinckia sp.*, *Pantoea agglomerans* et *K. pneumoniae* (Ahemad et Kibret, 2014). La fixation de l'azote par des micro-organismes vivant librement, en association avec des plantes ou vivant en symbiose est la source la plus importante d'azote dans les écosystèmes naturels (Burgmann et al., 2004). L'inoculation de PGPR fixant le N₂ biologique sur les cultures et les champs revitalise l'activité de promotion de la croissance, la gestion des maladies et maintient le niveau d'azote dans les sols agricoles (Damam et al., 2016).

III.3.3. Solubilisation du phosphate

Le phosphore est le deuxième nutriment important limitant la croissance des plantes après l'azote, Il est largement présent dans le sol sous deux formes organique et inorganique (khan et al., 2009). Il joue un rôle important dans tous les principaux processus métaboliques des plantes, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration (Anand et al., 2016). Cependant, 95 à 99% du phosphore présent est sous des formes insolubles, immobilisées ou précipitées; donc, il est difficile pour les plantes de l'absorber. Les plantes absorbent le phosphate sous les formes monobasiques (H₂PO₄⁻) et dibasiques (HPO₄⁻²). La solubilisation et la minéralisation du phosphore par des bactéries solubilisant les phosphates est une caractéristique importante qui peut être mise en profit des plantes pour améliorer leur croissance. Les acides organiques de bas poids moléculaire sécrétés par les diverses bactéries du sol solubilisent le phosphore inorganique (Sharma et al., 2013). Certains PGPR ont la capacité de solubiliser le phosphate dans le sol par le mécanisme d'acidification, de chélation ou par voie enzymatique (phosphatases) (Rodríguez et Fraga, 1999). Les bactéries rhizosphériques solubilisant le phosphate pourraient être une source prometteuse comme agent biofertilisant dans l'agriculture (Sharma et al., 2007). Les PGPR solubilisant le

phosphate sont inclus dans les genres *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Erwinia*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Flavobacterium*, *Rhodococcus*, et *Serratia* et ont attiré l'attention des agriculteurs comme des bioinoculants qui peuvent améliorer la croissance et le rendement des plantes (Oteino et al., 2015).

III.4 Production des métabolites stimulant la croissance des plantes

III.4.1 Production des phytohormones

Les phytohormones ou régulateurs de croissance des plantes sont des substances organiques, qui, à de faibles concentrations (<1 mM), favorisent, inhibent ou modifient la croissance et le développement des plantes (Damam et al., 2016).

Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes en produisent des phytohormones telles que les auxines, les cytokines, les gibbérellines et l'éthylène, elles peuvent affecter la prolifération cellulaire dans la structure racinaire par une production excessive de racines latérales et avec une augmentation subséquente de l'apport d'éléments nutritifs et d'eau (Arora, 2013).

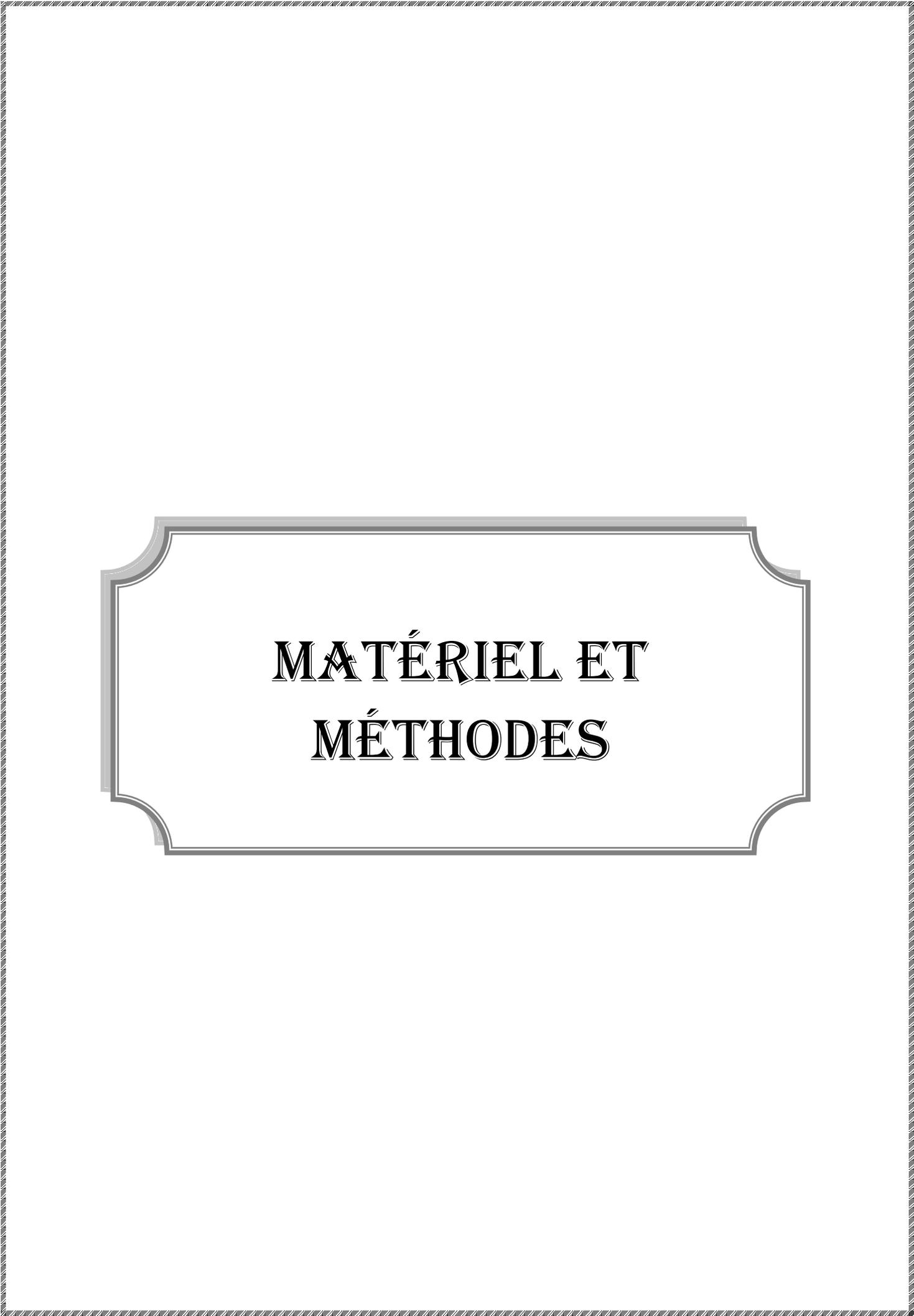
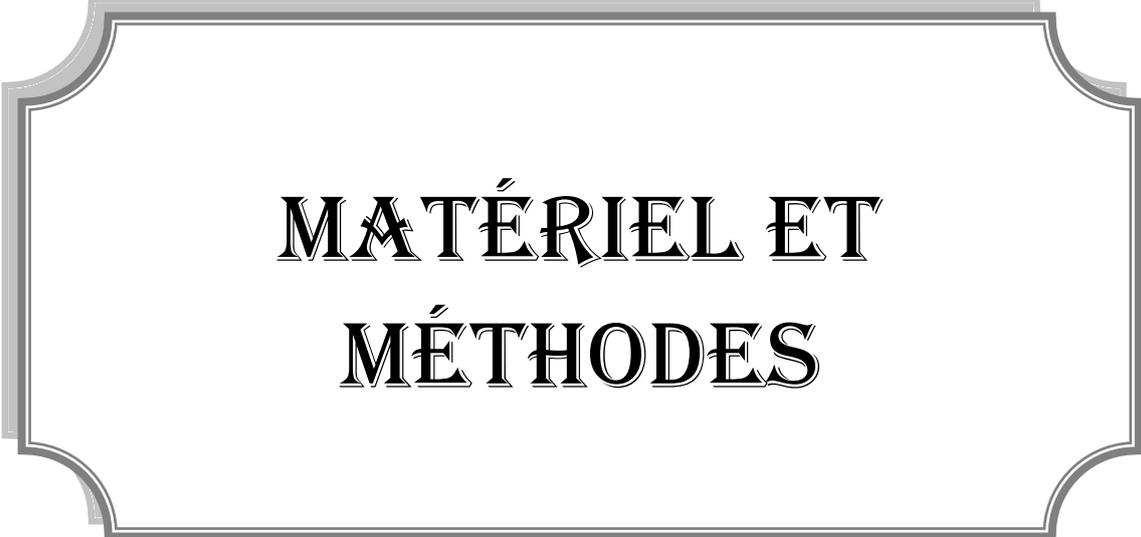
III.4.2 Production de sidérophores

Les sidérophores sont de petites molécules organiques produites par des microorganismes dans des conditions de limitation du fer qui améliorent la capacité d'absorption du fer. La recherche sur les sidérophores a attiré beaucoup d'attention en raison de leurs caractéristiques uniques pour extraire les ions métalliques de fer (Saha et al., 2016). Le fer est un micronutriment pour les plantes car il agit comme cofacteur dans les processus enzymatiques, oxygène métabolisme, respiration, photosynthèse, etc. (Ma, 2005). Un sidérophore puissant, tel que le complexe ferrique-sidérophore, joue un rôle important dans l'absorption du fer par les plantes en présence d'autres métaux, comme le nickel et le cadmium (Beneduzi et al., 2012). Diverses bactéries productrices de sidérophores appartiennent aux genres *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* et *Streptomyces* (Arora et al., 2013).

III.5 Contrôle des microorganismes phytopathogènes

Les PGPR favorisent la croissance des plantes en produisant des métabolites qui contrôlent les agents phytopathogènes (Meena et al., 2016). Les PGPR produisent des enzymes comme la β -1,3-glucanase, l'ACC-désaminase et la chitinase, qui sont généralement impliqués dans la lyse des parois cellulaires et la neutralisation des agents pathogènes (Goswami et al., 2016). Les micro-organismes sont largement utilisés comme agents de lutte

biologique (BCA) depuis longtemps et ont été utilisés pour leur pouvoir antagoniste contre les entomopathogènes destructeurs (**Köhl et al., 2019**). Les rhizobactéries les plus efficaces appartiennent aux genres *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, etc. Ces PGPR sont des agents de biocontrôle qui luttent contre un large éventail de maladies d'origine virales et bactériennes, champignons et les nématodes par des interactions antagonistes directes entre l'agent de biocontrôle et le pathogène en rendant la plante hôte résistante à la maladie ou en produisant des inhibiteurs de croissance spécifiques (**Glick, 2012 ; Singh, 2018**).

A decorative border with a repeating pattern of small, dark, slanted lines surrounds the entire page.
A decorative frame with a double-line border and rounded corners with inward-curving ends, enclosing the text.

**MATÉRIEL ET
MÉTHODES**

1. Matériel biologique

1.1. Champignons tests utilisés

Quatre champignons ont été utilisés dans cette étude à savoir, *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum* CR, *Fusarium Oxysporum* BR, *Fusarium oxysporum* AR (Figure 1).

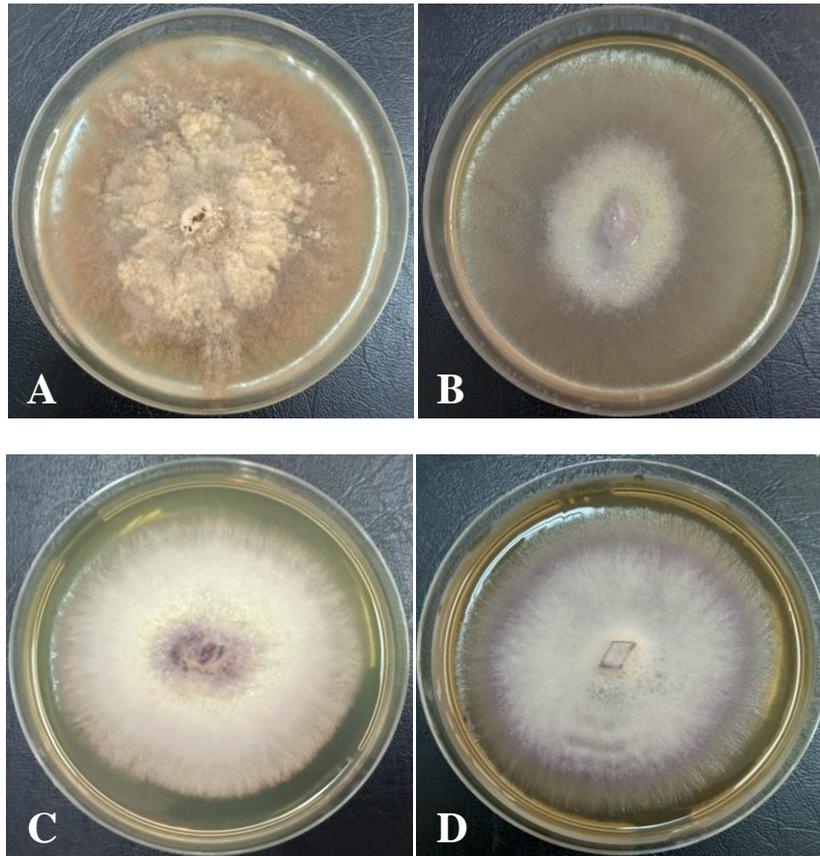


Figure 1 : Aspect macroscopique (A) *Botrytis cinerea*, (B) *Fusarium oxysporum* BR, (C) *Fusarium oxysporum* AR, (D) *Fusarium oxysporum* CR.

1.2. Culture de la collection des bactéries de la rhizosphère

297 isolats utilisées dans cette étude ont été isolés à partir des sols rhizosphériques d'arganier (*Argania spinosa*), Olivier (*Olea europaea*), Artichaut (*Cynara cardunculus* var. *scolymus*), et ont été identifiés à l'aide des outils morphologiques, biochimiques. Des cultures stock de rhizobactéries ont été maintenues dans du bouillon Luria-Bertani (LB) (Annexe 1) amendé avec 50% de glycérol et conservé à -80 °C.

1.3. Matériel végétal

Des plantules de tomate au stade de croissance à des vraies feuilles ont été maintenues

humides en arrosant quotidiennement par l'eau jusqu'à utilisation.

2. Etude *in-vitro*

2.1. Confrontation *in vitro* des bactéries contre les phytopathogènes

-Préparation des suspensions bactériennes

A partir des cultures bactériennes stock, une toute petite quantité de bactéries de chaque isolat pure a été étalée sur le milieu de culture LB. Les boîtes sont incubées à 30°C jusqu'à 24h. Puis on a prélevé à l'aide d'une anse de platine stérile une colonie bactérienne bien isolée que l'on a introduite dans un bouillon contenant 10 ml de milieu LB liquide. Cette culture a été incubée pendant 2 jours à 30°C dans un incubateur à agitation de 150 rpm.

-Préparation d'inoculum d'agent pathogène

Les champignons phytopathogènes utilisés dans cette étude y compris *FOAR*, *FOBR*, *FOCR*, *B.c* ont été repiqués afin d'avoir le matériel fongique pour l'étude *in vitro*. Un fragment carré de jeune culture mycélienne de 5 à 6 mm de diamètre a été placé au centre d'une boîte de Pétri contenant du milieu PDA (Potato, Dextrose, Agar) (**Annexe 1**) qui est un milieu communément utilisé pour la croissance mycélienne. L'incubation se fait à une température de 25°C pendant 5 à 7 jours avant l'utilisation pour des essais biologiques *in vitro* et *in vivo*. Tous les isolats sélectionnés ont été évalués *in vitro* pour les activités antifongiques *vis-à-vis* de *Fusarium oxysporum AR*, *Fusarium oxysporum BR* et *Fusarium oxysporum CR* et *Botrytis cinerea* en utilisant un milieu agar au dextrose de pomme de terre (PDA) par la technique « Dual Plate Assay » (La méthode de la double culture) (**Oo et al., 2020**) (**figure 2**).

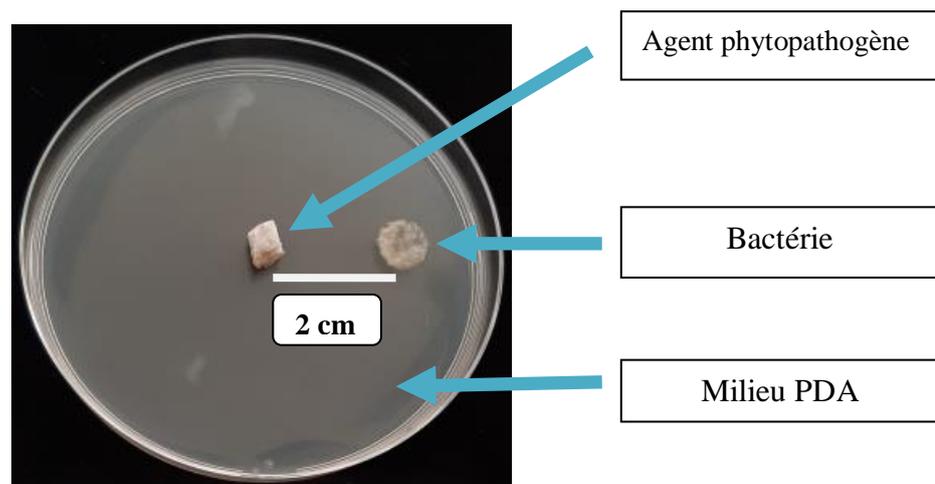


Figure 2 : Méthode de confrontation directe en boîte de pétri entre les bactéries et l'agent phytopathogène

Un fragment carré d'une taille d'environ de 5 × 5 mm de mycélium fongique d'une culture en croissance active âgé de 7 jours est prélevé à l'aide d'un scalpel stérile à partir de la gélose PDA, déposé au centre d'une nouvelle boîte de Pétri. Les isolats d'une culture liquide de 2 jours (10 µl) ont été inoculés ponctuellement sur le milieu PDA à une distance de 2,5 cm, des champignons pathogènes tests. La zone entre les isolats et les champignons indiquait une interaction antagoniste entre eux.

-Le témoin est incubé avec des champignons tests en absence des isolats sélectionnés promotrices de croissance.

-Chaque bactérie a été testée sur les quatre champignons phytopathogènes séparément, ainsi trois répétitions ont été effectuées pour chaque couple bactérie-champignon.

L'activité antagoniste a été étudiée pendant 5 à 7 jours après incubation à 25°C dans l'incubateur. Le pourcentage d'inhibition est donnée par l'équation suivante (**Hameeda et al., 2006**):

$$I = [(C-T) \times 100] / C$$

Où :

I est le pourcentage d'inhibition de la croissance mycélienne,

C est la croissance radiale du champignon dans la plaque témoin (mm),

T est la croissance radiale du champignon sur la plaque inoculée avec la bactérie (mm).

3. Evaluation de l'effet antagoniste *in planta* des souches sélectionnées contre *B. cinerea*

Les isolats sélectionnés *in vitro* pour leur potentiel antagoniste élevé *vis-vis* le champignon phytopathogène *Botrytis cinerea*, ont été utilisés pour la mise en évidence de l'activité protectrice des souches sélectionnées promotrices de la croissance *vis-à-vis* *Botrytis cinerea in vivo*, afin de déterminer la capacité des bactéries antagonistes à contrôler la phytopathogénicité causée par *Botrytis cinerea vis-à-vis* des plants de tomates dans une expérience en pot.

25 plantules de tomates d'environ 10 cm de hauteur ont été positionnées et transplantées en pots remplis du sol 3 fois sable sur 1 Tourbe (3/1 v/v).

Les 25 pots ont été séparés en cinq lots :

1er lot : cinq plants comme témoins (sans traitement).

2eme lot, 3eme et 4eme lot : 5 plantules de chaque lot ont été inoculés avec chaque isolat sélectionné (**7En et 13En isolés à partir d'olivier ; 40En et 71Ec isolés à partir d'arganier**).

Après la préparation de la culture liquide de chaque souche, cette culture liquide a été ajustée à une (DO= 0,8) avant d'être utilisée pour le traitement des plantules par l'inoculation à l'aide d'une micropipette. 5 ml d'une suspension de cellules bactériennes (ajustée à une DO=0,8) ont été inoculés au niveau du col de chaque plantule (**Ouhaibi-Ben Abdeljalil et al., 2016**). Les lots ont été alignés côte à côte exposés à la lumière du jour.

A decorative border with a repeating pattern of small, dark, slanted lines surrounds the entire page.
A decorative frame with a double-line border and rounded corners surrounds the text.

**RÉSULTATS ET
DISCUSSION**

1. Evaluation de l'effet antagoniste de la collection bactérienne

L'évaluation de l'effet antagoniste de la collection des bactéries préalablement isolées à partir de différents rhizosphères a été effectuée à l'aide d'un test en double culture qui sélectionne rapidement les bactéries antagonistes parmi une grande collection (Oo et al., 2020). Les résultats de ce test en double culture ont également indiqué que les rhizobactéries ont conduit à la formation de zones d'antibiose lorsqu'elles sont confrontées à *Fusarium oxysporum* CR, *Fusarium oxysporum* BR, *Fusarium oxysporum* AR, *Botrytis cinerea* (Figure 3).

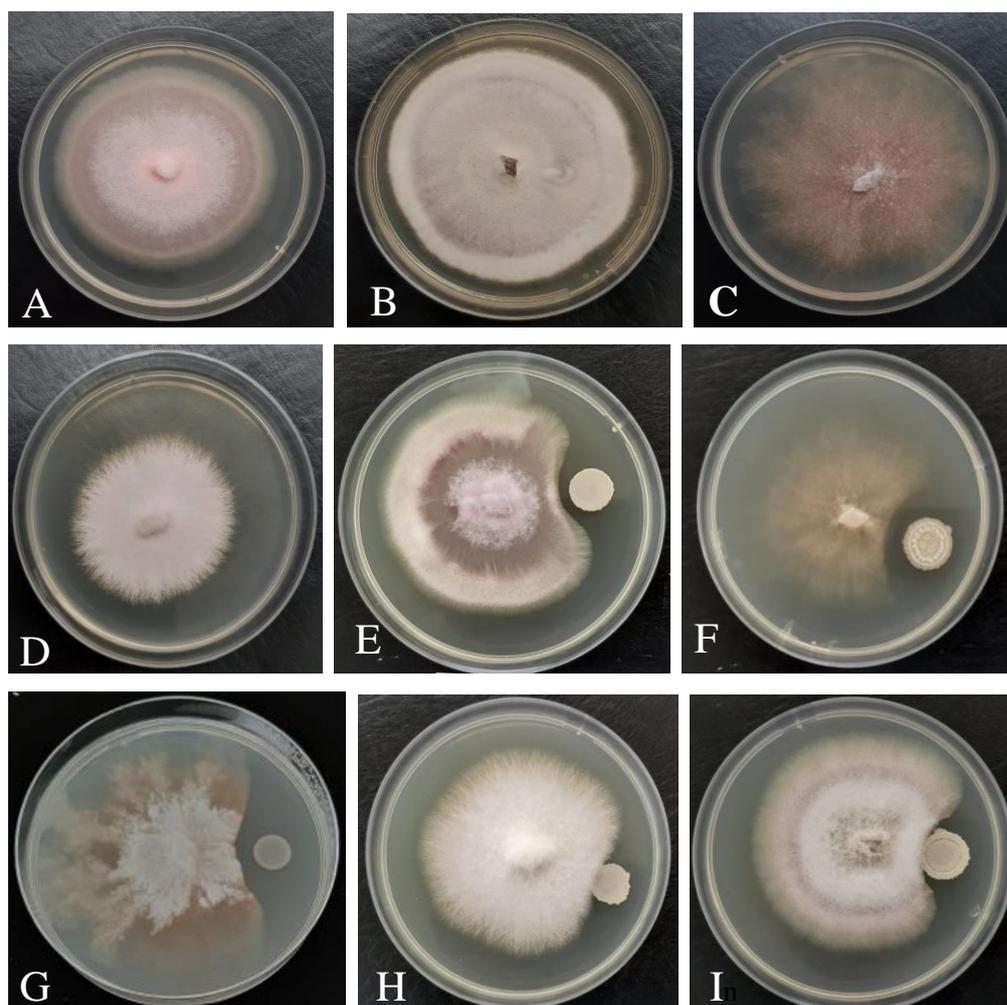


Figure 3: Test de confrontation bactérie vs phytopathogène fongique in vitro.

A, B, C, D : Témoin négatif de *Botrytis cinerea* (A), *FOBR* (B), *FOCR* (C), *FOAR* (D) respectivement; E, F, G, H, I : confrontation directe des souches *38Ec*, (*40 En*, *7En*), *38Ec*, *41Ec* avec *FOBR*, *Botrytis cinerea*, *FOAR* et *FOCR* respectivement.

La figure 3 montre le ralentissement de la croissance mycélienne des champignons *FOCR*, *FOBR*, *FOAR* et *B.c* par rapport aux témoins. Les zones d'inhibition observées entre les bactéries antagoniste et l'agent pathogène, peuvent être dues à l'effet de substances inhibitrices diffusibles produites par les bactéries antagonistes provoquant l'inhibition de la croissance mycélienne de l'agent pathogène. Le PGPR peut améliorer la croissance des plantes via la suppression des phytopathogènes par une variété de mécanismes indirects dont la capacité de produire des sidérophores pour chélater le fer, des métabolites antifongiques, des enzymes lytiques (par exemple, chitinase, protéase, cellulase et -1, 3-glucanase) et le cyanure d'hydrogène (**Bloemberg et Lugtenberg, 2001**). La production de métabolites antifongiques, en particulier les antibiotiques, joue un rôle important dans la suppression des champignons. Une autre possibilité est que les isolats bactériens appauvrissent le milieu de culture et inhibent ainsi la croissance du champignon (**Jamalizadeh, 2008**). En effet, **Islam et Hossain (2013)** disent que la compétition entre les bactéries et les phytopathogènes a longtemps été considérée comme un moyen important pour éliminer les maladies des plantes et favoriser la croissance des plantes. Selon **O'sullivan et O'gara (1992)**, la production de sidérophores par les bactéries rend le fer non disponible pour les champignons pathogènes. Il a été rapporté que le PGPR a limité la croissance des champignons phytopathogènes par la production de sidérophores qui prive la microflore phytopathogène de fer (**Kloepper et al., 1980**). Les enzymes lytiques extracellulaires sont un autre trait associé à le PGPR permettant de limiter la croissance des agents pathogènes fongiques. Ceci a été montré par les études in vitro en exposant certains champignons phytopathogènes aux enzymes lytiques telles que la chitinase, la protéase, la gluconase ou la cellulase (ces composés sont des constituants importants des parois cellulaires de l'agent pathogène). Ces enzymes ont entraîné une dégradation de la matrice structurelle de la paroi cellulaire fongique (**Dunne et al., 1998**). **Salvatierra-Martinez et al. (2018)** ont rapporté que les deux souches (*BBC023* et *BBC047*) du *Bacillus amyloliquefaciens* isolés à partir d'échantillons de sol de rhizosphère des zones agricoles de la région de Coquimbo au Chili, ont inhibées la croissance fongique et la formation d'une zone d'inhibition a été observée contre *B. cinerea* dans des expériences de double culture effectuées (**figure 4**) avec un pourcentage d'inhibition d'environ 79 % et 74 %, respectivement .L'antibiose s'explique principalement par la présence de composés antifongiques dans le milieu de culture, ainsi les deux souches sécrètent des composés de type

lipopeptide qui contribuent à leur effets antagonistes *in vitro*.

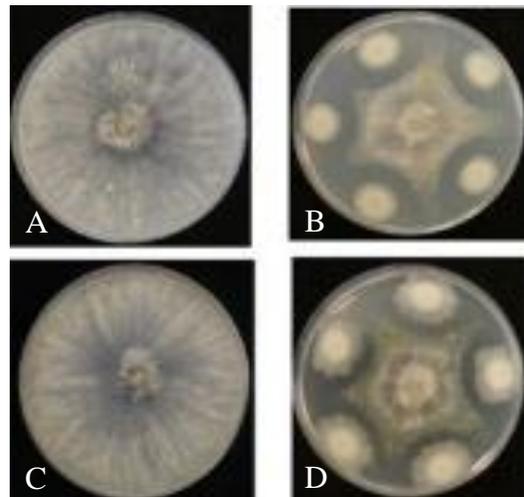


Figure 4: Activité antagoniste directe de *BBC023* (A et B) et *BBC047* (C et D) contre *Botrytis cinerea*.

Témoins négatifs de *botrytis cinerea* (A et C) ; Activité antagoniste direct de *BBC023* et *BBC047* respectivement (B et D) (Salvatierra-Martinez et al., 2018).

Parmi les rhizobactéries isolées (161 à partir d'Arganier, 53 à partir d'Olivier, et 83 à partir d'Artichaut), 40 souches ont eu la capacité d'inhiber la croissance d'un ou plusieurs champignons pathogènes sélectionnés (Figure 5) (Annexe 2). 14 isolats ont été capables d'inhiber la croissance du mycélium de *FOAR* avec un halo d'inhibition comme le montre l'exemple dans la figure 3. 9 isolats capables d'inhiber *FOBR*, 32 isolats ont eu la capacité d'inhiber la croissance du *B.c*, et Pour *FOCR*, 8 souches capables de l'inhiber.

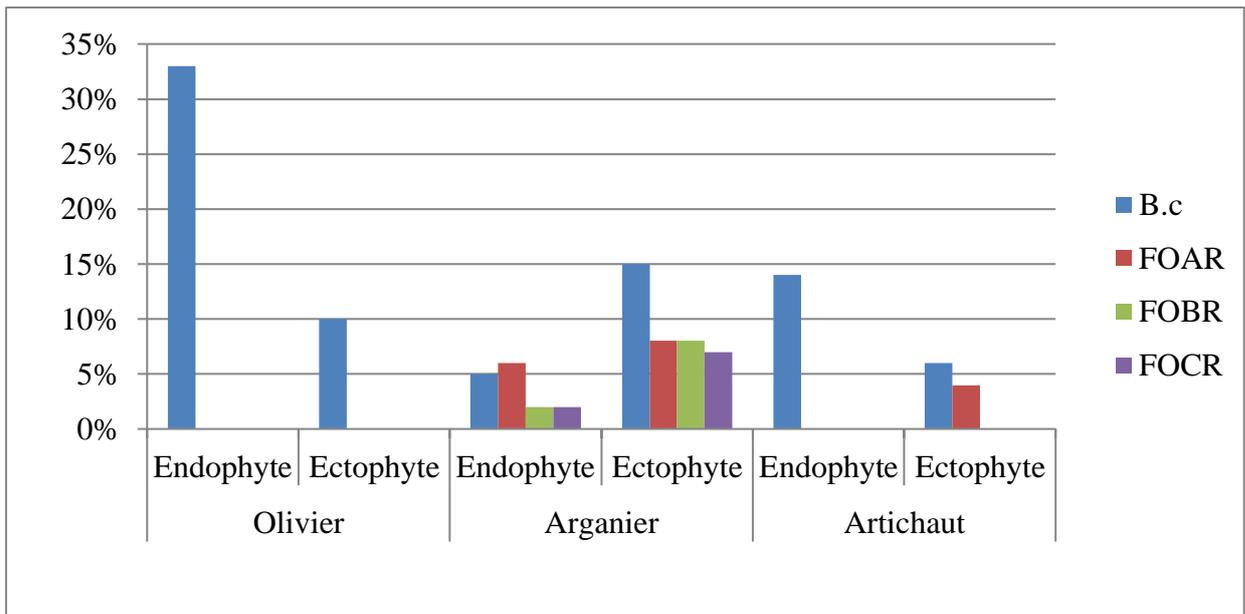


Figure 5 : L'effet antagoniste des différents isolats vis-à-vis quatre champignons phytopathogènes.

Seulement 14 isolats étaient capables d'inhiber la croissance de *FOAR* (38 Ec, 42 En, 40 En, 19 Ec, 71 Ec, 31 Ec, 191 Ec, 187 En, 145 Ec, 157 Ec, 150 En, 149 En, 74Ec, 7Ec), les isolats (38 Ec, 42 En, 40 En, 16 Ec, 71 Ec, 44 En, 34 Ec, 30 Ec, 64 Ec, 80 Ec, 9 Ec,) ont inhibé *Botrytis cinerea*, huit isolats se sont révélées des inhibiteurs de *FOCR*, (38 Ec, 42 En, 41 Ec, 19 Ec, 71 Ec, 31 Ec, 191 Ec, 136 En) et 9 isolats ont inhibé *FOBR* (38 Ec, 42 En, 41 Ec, 19 Ec, 71 Ec, 31 Ec, 191 Ec, 179 Ec, 149 En). Les résultats suggèrent le potentiel de ces isolats pour lutter contre les maladies fongiques par des effets directs sur l'agent pathogène.

Les autres isolats testés n'ont montré aucun effet inhibiteur sur la croissance mycélienne de quatre champignons phytopathogènes sélectionnés (Annexe 2).

Ce test d'inhibition a montré que *Botrytis cinerea* est la plus sensible aux actions de la pluparts des bactéries antagonistes isolées à partir d'Olivier par rapport aux autres champignons phytopathogènes (Figure 6).

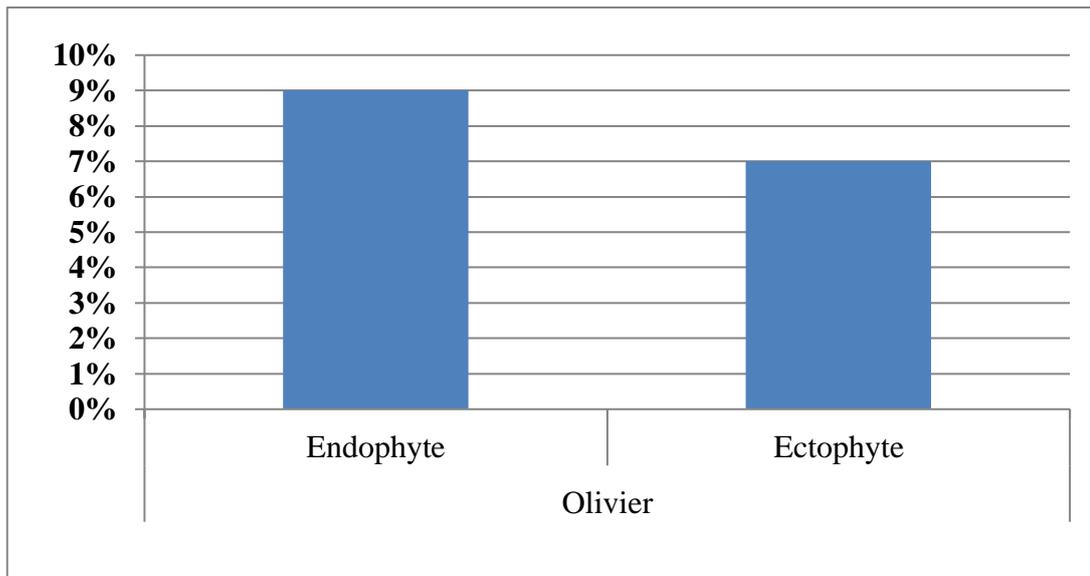


Figure 6 : Pourcentage des isolats antagonistes isolés à partir d’olivier vis-à-vis *Botrytis cinerea*

D’après les **histogrammes** représentés dans les **figures 6, 7, 8, 8** on constate que les isolats étudiés présentent différents niveaux d’antagonisme vis-à-vis des quatre champignons testés.

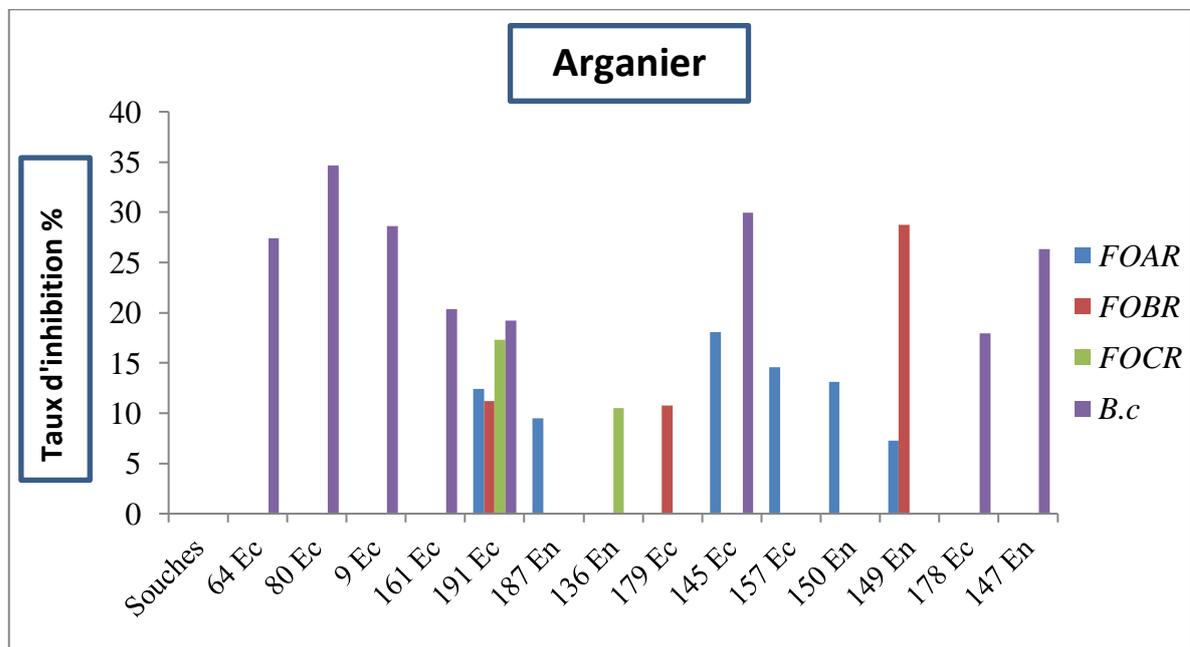


Figure 7 : Représentation graphique des taux d’inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d’Arganier contre quatre champignons phytopatogène.

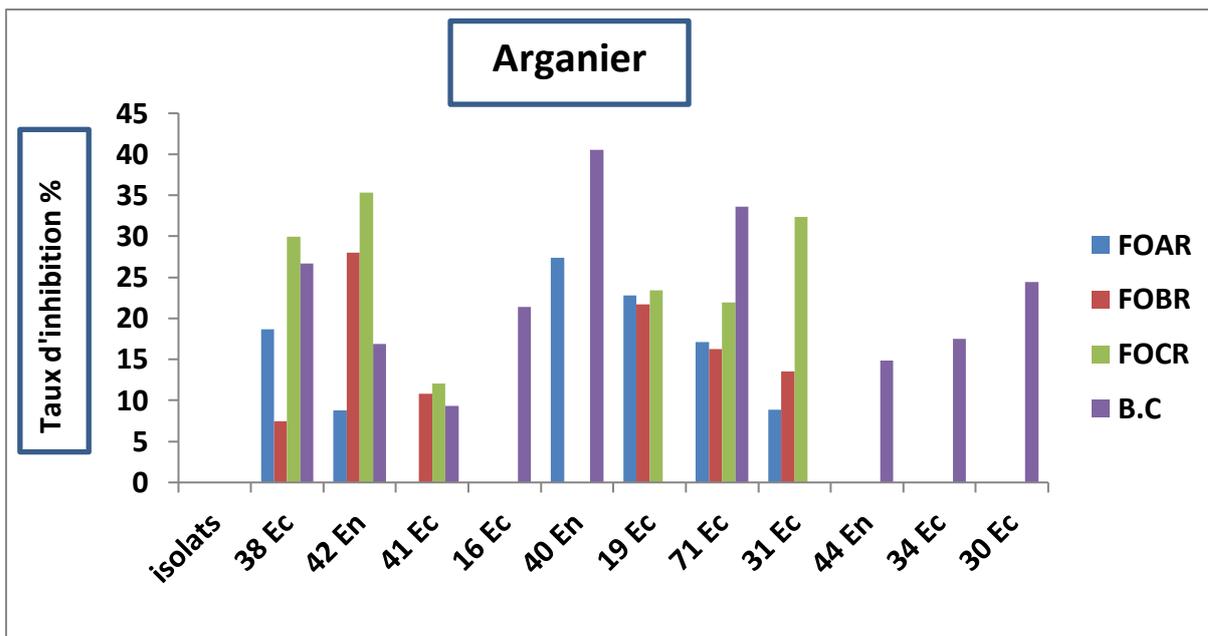


Figure 8 : Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Arganier contre quatre champignons phytopatogène.

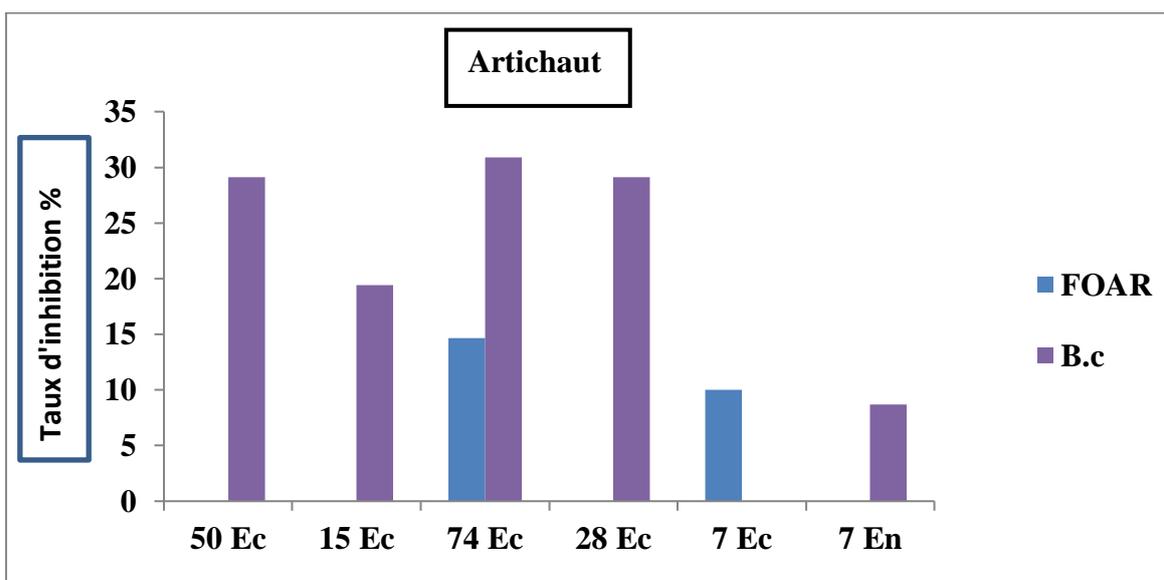


Figure 9 : Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Artichaut contre quatre champignons phytopatogènes.

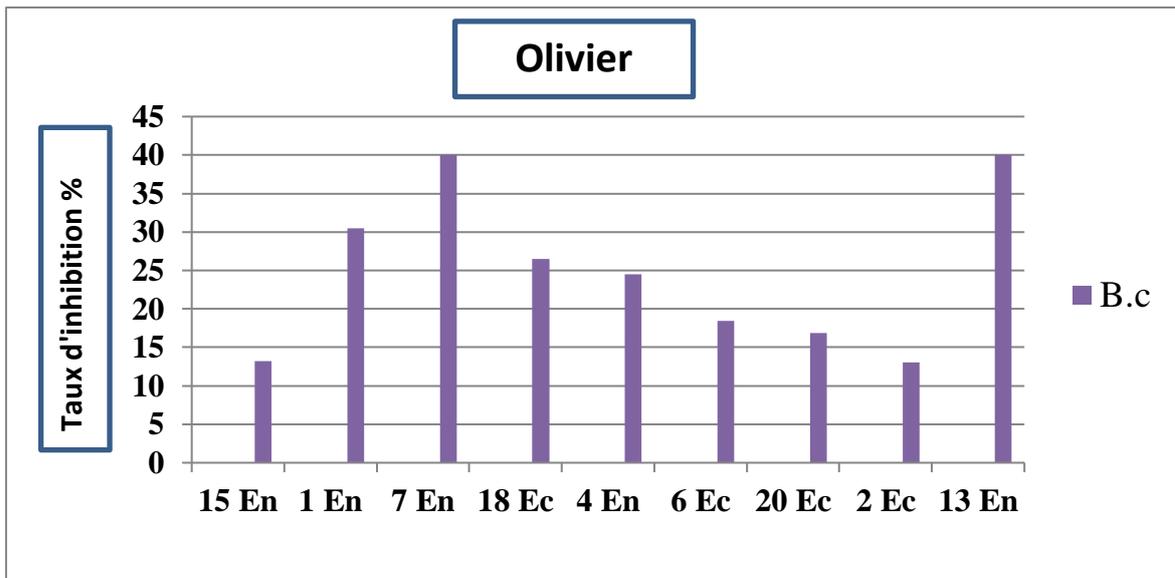


Figure 10 : Représentation graphique des taux d'inhibition de la croissance mycélienne du *Botrytis cinerea* par confrontation directe des rhizobactéries isolées à partir d'Olivier.

L'action antagoniste des isolats sélectionnés (38 Ec, 42 En, 191 Ec, 71 Ec), ne semble pas être spécifique de l'agent pathogène, et elles peuvent être à large spectres, agissant sur presque tous les agents phytopathogènes testés.

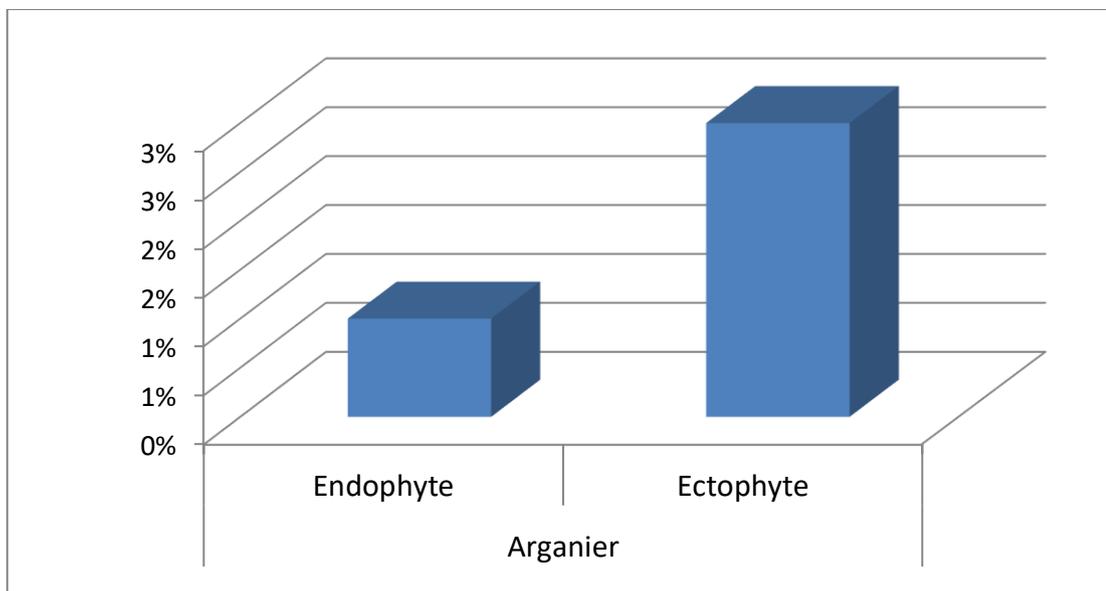


Figure 11 : Pourcentage des bactéries antagoniste isolé à partir d'Arganier à large spectre d'activité contre quatre champignons phytopathogènes.

Alors que pour les autres isolats (44, 16,30, 34, 64, 80, 9, 7En, 13En....), cet antagonisme dépend de l'agent pathogène (Annexe 2). Un agent de lutte biologique ayant des activités antimicrobiennes à large spectre est plus prometteur sur le terrain que ceux ayant une activité

antagoniste contre seulement un ou deux agents pathogènes (Ali et al., 2014). Ali et al. (2020) ont rapporté, que la souche FB2 de *P. aeruginosa* et la souche RMB5 de *B. subtilis* ont montré un potentiel antagonistes significativement plus efficaces contre une large gamme des champignons phytopathogènes : *Fusarium oxysporum*, *Fusarium moniliforme*, *Rhizoctonia solani*, *Colletotrichum gloeosporioides* , *Colletotrichum falcatum*, *Aspergillus niger* et *Aspergillus flavus*. L'action la plus forte est obtenue avec les bactéries antagonistes 40 En, 71 Ec, 13En, 7 En avec un taux d'inhibition de 40 contre *Botrytis cinerea* (Annexe 3).

Les rhizobactéries sont connues pour conférer une résistance/protection contre de nombreux agents pathogènes des plantes (Compant et al., 2010). L'antibiose est un mécanisme principal de contrôle biologique par lequel les bactéries antagonistes peuvent tuer ou inhiber des agents pathogènes potentiels. Des études ont mis en évidence que toutes les souches de *Pseudomonas* sélectionnées ont montré la production de métabolite antifongique HCN, de différentes enzymes lytiques, d'antibiotiques dont le 2,4-DAPG et quatre types différents de phénazines, qui est un autre groupe d'antibiotiques (GAO et al., 2018). La synthèse d'enzymes lytiques et de HCN a été démontrée pour les genres *Pseudomonas* et *Bacillus* (Kamei et al., 2014 ; Nandi et al., 2017).

Ainsi El-Sayed et al., (2014) ont rapporté que l'identification des souches à l'aide du séquençage de l'ARNr 16S a montré que les agents de lutte biologique (BCA) les plus puissants appartiennent isolées à partir des sols rhizosphériques arides appartiennent aux genres *Pseudomonas* et *Bacillus* (principalement *B. subtilis*), *Enterobacter* qui sont des agents de lutte biologique le plus connus efficaces contre une large gamme de phytopathogènes fongiques, y compris *Fusarium oxysporum* et *Sclerotinia sclerotiorum*, en plus, les bactéries isolées ont montré des capacités à fixer l'azote atmosphérique, à produire de l'ammoniac, de l'acide indole acétique (IAA), des sidérophores, à solubiliser le phosphate et le zinc. Cette étude actuelle a clairement identifié des traits spécifiques chez les rhizobactéries qui ont déjà isolés d'Arganier, qui en font de bons candidats PGPR et pourraient contribuer à l'adaptation des plantes aux milieux arides. L'application de ces résultats dans les champs agricoles peut renforcer et améliorer la croissance des plantes dans les sols arides. Il a également été signalé que *Pseudomonas spp* est l'un des bactéries les plus importantes habitant la rhizosphère d'un groupe de plantes et que la rhizosphère est l'un des principaux réservoirs de bactéries antagonistes parmi elles on trouve les *pseudomonas* comme étant les bactéries les plus dominantes présentant des propriétés antagonistes très puissantes vis-à-vis des champignons phytopathogènes (Ali et al., 2020).

Conclusion

L'utilisation excessive des engrais chimiques et des pesticides impose de rechercher des souches microbiennes spécifiques ayant la capacité d'agir en tant que promotteuses potentiels de croissance des plantes et agents de lutte biologique. Des rhizobactéries isolées de plantes d'arganier, Artichaut, Olivier, ont été testées par la méthode de confrontation directe par le test *in vitro*, il en est ressorti que 46 souches parmi elles avaient développé des effets antagonistes *vis-à-vis* des quatre champignons phytopathogènes (*Fusarium oxysporum AR*, *Fusarium oxysporum BR*, *Fusarium oxysporum CR*, *Botrytis cinerea*), et ayant la capacité d'agir en tant que promoteurs potentiels de croissance des plantes et agents de lutte biologique. L'adoption de biopesticides à base de PGPR pour lutter contre les phytopathogènes et la croissance des plantes peut contribuer de manière substantielle à une agriculture durable et un environnement sécurisé.

En perspectives pour cette étude, il est recommandé :

- Elargir le spectre d'étude en étudiant l'effet antagoniste sur d'autres champignons

phytopathogènes.

- Tester l'activité antifongique des souches isolées, sélectionnées promotrices de la croissance *in vivo*, sur les plants de tomates, en les inoculant par les champignons phytopathogènes.
- Caractérisation moléculaire des isolats les plus performants.

Annexes

Annexe 1

Bouillon Luria Bertani (LB) (compositions par litre)

Peptone caséine viande 10.0g

Extrait de levure 5.0g

NaCl 10.0g

pH 7.0 ± 0.2 à 25°C

Milieu PDA (compositions par litre)

Agar 15.0g

Pomme de terre épluchée 4.0g

Glucose 20.0g

pH 5.6 ± 0.2 à 25°C

Milieu Luria Bertani (LB) solide (compositions par litre)

Peptone caséine viande 10.0g

Extrait de levure 5.0g

NaCl 10.0g

Agar 15.0g

pH 7.5 ± 0.2 à 25°C

Annexe 2

Tableau 1: Activité antagoniste de souches sélectionnées contre quatre champignons phytopathogènes tests.

Origines	Souches	Champignons			
		<i>FOAR</i>	<i>FOBR</i>	<i>FOCR</i>	<i>B.c</i>
Arganier	38 Ec	+	+	+	+
Arganier	42 En	+	+	+	+
Arganier	19 Ec	+	+	+	-
Arganier	41 Ec	-	+	+	+
Arganier	40 En	+	-	-	+
Arganier	16 Ec	-	-	-	+
Arganier	71 Ec	+	+	+	+
Arganier	31 Ec	+	+	+	-

Arganier	44 En	-	-	-	+
Arganier	34 Ec	-	-	-	+
Arganier	30 Ec	-	-	-	+
Arganier	64 Ec	-	-	-	+
Arganier	80 Ec	-	-	-	+
Arganier	9 Ec	-	-	-	+
Arganier	161 Ec	-	-	-	+
Arganier	191 Ec	+	+	+	+
Arganier	187 En	+	-	-	-
Arganier	136 En	-	-	+	-
Arganier	179 Ec	-	+	-	-
Arganier	145 Ec	+	-	-	+
Arganier	157 Ec	+	-	-	-
Arganier	150 En	+	-	-	-
Arganier	149 En	+	+	-	-
Arganier	178 Ec	-	-	-	+
Arganier	147 En	-	-	-	+
Artichaut	50 Ec	-	-	-	+
Artichaut	15 Ec	-	-	-	+
Artichaut	28 Ec	-	-	-	+
Artichaut	74 Ec	+	-	-	+
Artichaut	7 Ec	+	-	-	-
Artichaut	7 En	-	-	-	+
Olivier	15 En	-	-	-	+
Olivier	13 En	-	-	-	+
Olivier	1 En	-	-	-	+
Olivier	20 Ec	-	-	-	+
Olivier	7 En	-	-	-	+
Olivier	2 Ec	-	-	-	+

Olivier	4 En	-	-	-	+
Olivier	6 Ec	-	-	-	+
Olivier	18 Ec	-	-	-	+

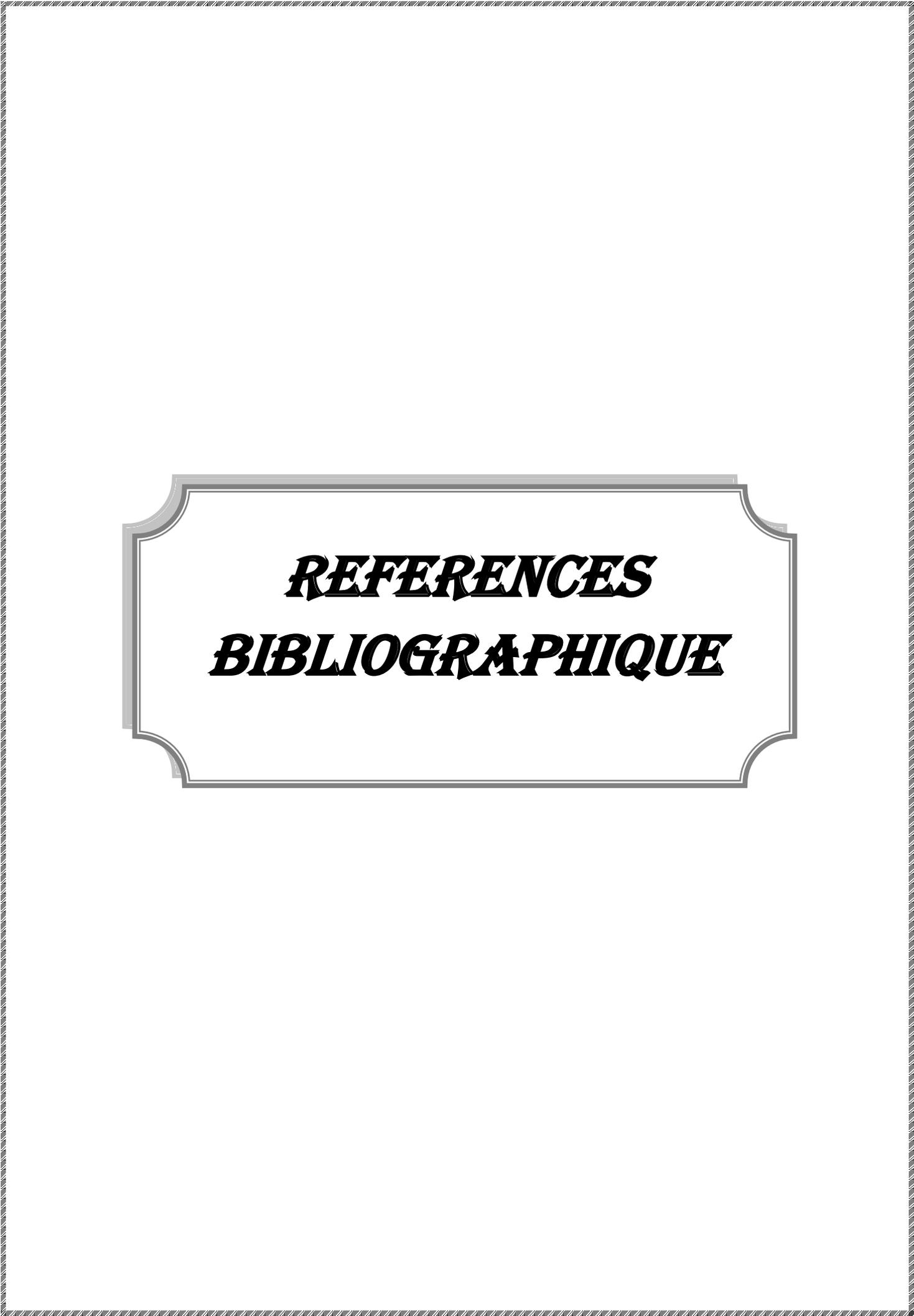
Ec : Ectophyte ; **En** : Endophyte; **FOAR** : *Fusarium oxysporum*; **FOBR**: *Fusarium oxysporum*; **FOCR**: *Fusarium oxysporum*; **B.c** : *botrytis cinerea*.

Annexe 3

Tableau 2 : Tableau représentant le taux d'inhibition de la croissance mycélienne en confrontation directe.

Origines	Souches	Taux d'inhibition en %			
		FOAR	FOBR	FOCR	B.c
Arganier	38 Ec	18,67469875	7,43243230	29,94652397	26,66666662
Arganier	42 En	8,82352941	28,00000000	35,36585376	16,85393259
Arganier	41 Ec	0	10,79136691	12,05673766	9,30232558
Arganier	16 Ec	0	0	0	21,39303478
Arganier	40 En	27,38095232	0	0	40,50632921
Arganier	19 Ec	22,76422756	21,73913043	23,40425532	0
Arganier	71 Ec	17,12328780	16,24999989	21,91011237	33,65384612
Arganier	31 Ec	8,88888889	13,49693246	32,38095243	

Arganier	44 En	0	0	0	14,85714275
Arganier	34 Ec	0	0	0	17,47572815
Arganier	30 Ec	0	0	0	24,40191386
Arganier	64 Ec	0	0	0	27,40384617
Arganier	80 Ec	0	0	0	34,67336685
Arganier	9 Ec	0	0	0	28,63636365
Arganier	161 Ec	0	0	0	20,35928154
Arganier	191 Ec	12,40875919	11,18421058	17,29323295	19,20903949
Arganier	187 En	9,48905123	0	0	0
Arganier	136 En	0	0	10,52631565	0
Arganier	179 Ec	0	10,79136691	0	0
Arganier	145 Ec	18,05555563	0	0	29,94350288
Arganier	157 Ec	14,59854021	0	0	0
Arganier	150 En	13,13868612	0	0	0
Arganier	149 En	7,29927021	28,77697837	0	0
Arganier	178 Ec	0	0	0	17,96407185
Arganier	147 En	0	0	0	26,34730543
Artichaut	50 Ec	0	0	0	29,09090909
Artichaut	15 Ec	0	0	0	19,39393945
Artichaut	74 Ec	14,66666660	0	0	30,90909091
Artichaut	28 Ec		0	0	29,09090909
Artichaut	7 Ec	10,00000000	0	0	
Artichaut	7 En	0	0	0	8,66666660
Olivier	13 En	0	0	0	40,39735095
Olivier	15 En	0	0	0	13,24503299
Olivier	1 En	0	0	0	30,46357611
Olivier	7 En	0	0	0	40,00000003
Olivier	18 Ec	0	0	0	26,49006618
Olivier	4 En	0	0	0	24,50331121
Olivier	6 Ec	0	0	0	18,47826083
Olivier	20 Ec	0	0	0	16,84782604
Olivier	2 Ec	0	0	0	13,04347827

A decorative border with a repeating pattern of small, dark, slanted lines surrounds the entire page.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUE

- Abbey, J.A., Percival, D., Abbey, Lord, Asiedu, S.K., Prithiviraj, B., Schilder, A., (2019).** Biofungicides as alternative to synthetic fungicide control of grey mould (*Botrytis cinerea*)—prospects and challenges. *Biocontrol Sci. Technol.* 29, 241–262.
- Abdel-Motaal, F., Kamel, N., El-Zayat, S., & Abou-Ellail, M. (2020).** Early blight suppression and plant growth promotion potential of the endophyte *Aspergillus flavus* in tomato plant. *Annals of Agricultural Sciences*, 65(2), 117-123.
- Ahemad, M., & Kibret, M. (2014).** Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. *Journal of King Saud University Science*, 26, 1–20.
- Ahmad, I., Pichtel, J., Hayat, S. (2008).** *Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth*. Weinheim: WILEY-VCH Verlag GmbH & Co.
- Akhtar T, Qaiser S, Ghulam S, Sher M, Yasir I, Ullah MI, Mustansar M, Abdul H (2017)** Evaluation of fungicides and biopesticides for the control of *Fusarium* wilt of tomato. *Pak J Bot* 49(2):769–74.
- Akram Adam (2008).** Elicitation de la résistance systémique induite chez la tomate et le concombre et activation de la voie de la lipoxgénase par des rhizobactéries nonpathogènes. Liège: Faculty of Agricultural Sciences of Gembloux-liège, Belgique.
- Ali, S., Hameed, S., Shahid, M., Iqbal, M., Lazarovits, G., & Imran, A. (2020).** Functional characterization of potential PGPR exhibiting broad-spectrum antifungal activity. *Microbiological research*, 232, 126389.
- Ali, S., Hameed, S., Imran, A., Iqbal, M., & Lazarovits, G. (2014).** Genetic, physiological and biochemical characterization of *Bacillus* sp. strain RMB7 exhibiting plant growth promoting and broad spectrum antifungal activities. *Microbial cell factories*, 13(1), 1-15.
- Amini J, Sidovich DF (2010)** The effects of fungicides on *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* associated with *Fusarium* wilt of tomato. *J Plant Prot Res* 50(2):172–178.
- Anand, K., Kumari, B., Mallick, M.A., 2016.** Phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as bio-fertilizers. *Int. J. Pharm. Sci.* 8 (2), 37–40.

Arora NK, Tewari S, Singh R (2013) Multifaceted Plant-Associated Microbes and Their Mechanisms Diminish the Concept of Direct and Indirect PGPRs. In: Arora N (eds). Plant Microbe Symbiosis: Fundamentals and Advances, pp411-449. Springer, New Delhi;

Arora, N. K. (Ed.). (2015). Plant microbe symbiosis: Applied facets (p. 381). New Delhi: Springer.

Azeez L, Segun AA, Abdulrasaq OO, Rasheed OA, Kazeem OT (2019) Bioactive compounds' contents, drying kinetics and mathematical modelling of tomato slices influenced by drying temperatures and time. J Saudi Soc 18:120–126.

Bais, H.P., Park, S.W., Weir, T.L., Callaway, R.M., Vivanco, J.M., 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. Trends in Plant Science 9, 26-32.

BENAISSA, A., DJEBBAR, R., & ABDERRAHMANI, A. (2019). Antagonistic effect of plant growth promoting rhizobacteria associated with *Rhus tripartitus* on gram positive and negative bacteria. Analele Universitatii din Oradea, Fascicula Biologie, 26(2).

Beneduzi A, Ambrosini A, Passaglia LM. 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. Genet Mol Biol; 35: 1044-1051.

Berg, G., Alavi, M., Schmidt, C. S., Zachow, C., Egamberdieva, D., Kamilova, F., et al. (2013). “Biocontrol and osmoprotection for plants under saline conditions,” in Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere, ed F. J. de Bruijn (New York, NY: John Wiley & Sons, Inc.), 587–592.

Bhattacharyya, P.N. D.K. Jha; (2012) Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture World J. Microbiol. Biotechnol., 28, pp. 1327-1350

Bloemberg, G. V., and Lugtenberg, B. J. (2001). Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 343–350. doi: 10.1016/S1369-5266(00)00183-7

Bolívar-Anillo, H. J., Garrido, C., & Collado, I. G. (2020). Endophytic microorganisms for biocontrol of the phytopathogenic fungus *Botrytis cinerea*. Phytochemistry Reviews, 19(3), 721-740.

Bonkowski, M., Geoghegan, I.E., Birch, A.N.E., Griffiths, B.S., 2001. Effects of soil decomposer invertebrates (protozoa and earthworms) on an above-ground phytophagous insect (cereal aphid), mediated through changes in the host plant. Oikos 95, 441-450.

Botta AL, Santacecilia A, Ercole C, Cacchio P, Del Gallo M (2013) In vitro and in vivo inoculation of four endophytic bacteria on *Lycopersicon esculentum*. N Biotechnol 30: 666-674.

Bouizgarne B (2013) Bacteria for plant growth promotion and disease management. In: Maheshwari DK (ed) Bacteria in agrobiolology: disease management. Springer, Berlin, pp 15–47

Burdman, S., E. Jurkevitchet Y. Okon (2000). Recent advances in the use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in agriculture, In: Microbial Interactions in Agriculture and Forestry. N. S. Subba Rao and Y. R. Dommergues, eds., Science Publishers, Enfield, USA, Vol II, pp. 229-250.

Burgmann H., Widmer F., Von Sigler W. and Zeyer J. (2004) New molecular screening tools for analysis of free living diazotrophs in soil. *Appl Environ. Microbiol.*, 70, 240-247.

Chaouachi, M., Marzouk, T., Jallouli, S., Elkahoui, S., Gentzbittel, L., Ben, C., & Djéballi, N. (2021). Activity assessment of tomato endophytic bacteria bioactive compounds for the postharvest biocontrol of *Botrytis cinerea*. *Postharvest Biology and Technology*, 172, 111389.

Chapalain, A., Vial, L., Laprade, N., Dekimpe, V., Perreault, J., and Déziel, E. (2013). Identification of quorum sensing-controlled genes in *Burkholderia ambifaria*. *Microbiol. Open* 2, 226–242. doi: 10.1002/mbo3.67

Cheng, W., Coleman, D.C., Caroll, C.R., Hoffman, C.A., 1994. Investigating short term carbon flows in the rhizospheres of different plant species, using isotopic trapping. *Agronomy Journal* 86, 782-788.

Codron, J.-M., Adanacioğlu, H., Aubert, M., Bouhsina, Z., El Mekki, A.A., Rousset, S., Tozanli, S., and Yercan, M. (2014). The role of market forces and food safety institutions in the adoption of sustainable farming practices: The case of the fresh tomato export sector in Morocco and Turkey. *Food Policy* 49, 268–280.

Combrinck, S., Regnier, T., Kamatou, G.P.P., 2011. In vitro activity of eighteen essential oils and some major components against common postharvest fungal pathogens of fruit. *Ind. Crops Prod.* 33, 344–349.

Compant S et al (2005) Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl Environ Microbiol* 71(9):4951–4959

Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clement, C., Barka, E.A., 2005. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth-promoting bacterium *Burkholderia* sp. strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology* 71, 1685-1693

Cwalina-Ambroziak B, Ryszard A (2012) Effects of biological and fungicidal environmental protection on chemical composition of tomato and red pepper fruits. *Pol J Environ Stud* 21(4):831–36.

d'Angelo-Picard, C., Faure, D., Penot, I., and Dessaux, Y. (2005). Diversity of N-acyl homoserine lactone-producing and -degrading bacteria in soil and tobacco rhizosphere. *Environ. Microbiol.* 7, 1796–1808.

Damam, M., Kaloori, K., Gaddam, B., Kausar, R., 2016. Plant growth promoting substances (phytohormones) produced by rhizobacterial strains isolated from the rhizosphere of medicinal plants. *Int. J. Pharm. Sci. Rev.* 37 (1), 130–136.

Darrah, P. R., 1993. The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach, *Plant and Soil* 156, 1-20.

Desta M, Yesuf M (2015) Efficacy and economics of fungicides and their application schedule for early blight (*Alternaria solani*) management and yield of tomato at South Tigray Ethiopia. *J Plant Pathol Microbiol* 6(5):1–6.

Dong, Y. H., Wang, L. H., Xu, J. L., Zhang, H. B., Zhang, X. F., and Zhang, L. H. (2001). Quenching quorum-sensing-dependent bacterial infection by an N-acyl homoserine lactonase. *Nature* 411, 813–817.

Dunne, C., Moënne-Loccoz, Y., McCarthy, J., Higgins, P., Powell, J., Dowling, D. N., et al. (1998). Combining proteolytic and phloroglucinol-producing bacteria for improved biocontrol of *Pythium*-mediated damping-off of sugar beet. *Plant Pathol.* 47, 299–307.

ELAME, Fouad, LIONBOUI, H., WIFAYA, A., et al. 2019 ; Analyse économique de la compétitivité de la filière tomate dans la région du Souss-Massa (Maroc). *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires*, vol. 7, no 4, p. 595-599.

El-Sayed, W. S., Akhkha, A., El-Naggar, M. Y., & Elbadry, M. (2014). In vitro antagonistic activity, plant growth promoting traits and phylogenetic affiliation of rhizobacteria associated with wild plants grown in arid soil. *Frontiers in microbiology*, 5, 651.

Eyhorn, F., Roner, T., & Specking, H. (2015). Pesticide reduction in agriculture-what action is needed?: *Helvetas Swiss Intercooperation.* 1-19.

FOOLAD, Majid R. 2007 Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International journal of plant genomics*, vol. 2007.

GAO, Pan, QIN, Jiaxing, LI, Delong, et al. 2018 Inhibitory effect and possible mechanism of a *Pseudomonas* strain QBA5 against gray mold on tomato leaves and fruits caused by *Botrytis cinerea*. *PloS one*, vol. 13, no 1, p. e0190932.

GhaRasheed MH (2016) Evaluation of different fungicides against *Alternaria solani* (Ellis & Martin) sorauer cause of early. *Int J Zool Stud* 1(5):8–12

Ghazanfar MURW, Ahmed KS, Qamar J, Haider N, Rasheed MH (2016) Evaluation of different fungicides against *Alternaria solani* (Ellis & Martin) sorauer cause of early blight of tomato. *Int J Zool Stud* 1:8–12

Gilden, Robyn C., Katie Huffling, and Barbara Sattler. (2010) "Pesticides and health risks." *Journal of Obstetric, Gynecologic & Neonatal Nursing* 39.1: 103-110.

Glick BR (2014) Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Mirobiol Res* 169:30–39

Glick, B. R 2012 "Plant Growth Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications," *Hindawi Sci.*, vol. 2012, pp. 1–15.

Gond, S. K., Bergen, M. S., Torres, M. S., and White, J. F., Jr. (2015). Endophytic *Bacillus* spp. produce antifungal lipopeptides and induce host defence gene expression in maize. *Microbiol. Res.* 172, 79–87. doi: 10.1016/j.micres.2014.11.004

González, J. E., and Marketon, M. M. (2003). Quorum sensing in nitrogen-fixing rhizobia. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 67, 574–592. doi: 10.1128/MMBR.67.4.574-592.2003

Goswami D, Janki NT, Pinakin CD, Manuel TM (2016) Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *Cogent Food Agric* 2(1):1–19.

Goudjal Y, Toumatiaa O, Yekkoura A, Sabaoua N, Mathieuc F, Zitounia A (2014) Biocontrol of *Rhizoctonia solani* damping-off and promotion of tomato plant growth by endophytic actinomycetes isolated from native plants of Algerian Sahara. *Microbiol Res* 169:59–65

Gupta, A. et al. (2014). Whole genome sequencing and analysis of plant growth promoting bacteria isolated from the rhizosphere of plantation crops coconut, cocoa and arecanut. *PLoS ONE* 9, e104259.

Hadimani BR, Kulkarni S (2016) Bioefcacy of B diseases of tomato *Bacillus subtilis* against foliar fungal diseases of tomato. *Int J Appl Pure Sci Agric* 2(2):220–227.

Haldar S, Sanghamitra S (2015) Plant-microbe cross-talk in the rhizosphere: insight and biotechnological potential. *Open Microbiol J* 9:1–7.

Hameeda, B., O. P. Rupela, G. Reddy, and K. Satyavani. 2006. "Application of Plant Growth-Promoting Bacteria Associated with Composts and Macrofauna for Growth Promotion of Pearl Millet (*Pennisetum Glaucum* L.)." *Biology and Fertility of Soils* 43 (2): 221–227.

Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A., Al-Huqail, A. A., Wirth, S., and Egamberdieva, D. (2016). The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under salt stress. *Front. Plant Sci.* 7:1089.

Hawes, M.C., 1998. Function of root border cells in plant health: pioneers in the rhizosphere. *Annual Review of Phytopathology* 36, 311-327.

HELMAN, Yael et CHERNIN, Leonid. 2015, Silencing the mob: disrupting quorum sensing as a means to fight plant disease. *Molecular plant pathology*, vol. 16, no 3, p. 316-329.

Islam M.T et Hossain M.M. (2013). Biological Control of Perono sporomycete Phytopathogen by Bacterial Antagonist. Maheshwari D.K. (eds.), *Bacteria in Agrobiolgy: Disease Management*, pp. 176-218

Jamalizadeh M, Etebarien HR, Alizadeh A et Aminian H. (2008). Biological control of gray mould on apple fruits by bacillus licheniformis (EN 74-1). *phytoparastica*. 36, 23-29.

Jin, W., Wu, F., 2015. Characterization of miRNAs associated with *Botrytis cinerea* infection of tomato leaves. *BMC Plant Biol.* 15, 1–14.

Jogaiah, S., Abdelrahman, M., Tran, L.-S.P., Ito, S.-I., 2018. Different mechanisms of *Trichoderma virens*-mediated resistance in tomato against *Fusarium* wilt involve the jasmonic and salicylic acid pathways. *Mol. Plant Pathol.* 19, 870–882.

Kamei, A., Dolai, A. K., & Kamei, A. (2014). Role of hydrogen cyanide secondary metabolite of plant growth promoting rhizobacteria as biopesticides of weeds. *Global J Sci Front Res*, 14(6), 109-12.

KARTHIKA, S., VARGHESE, Sherin, et JISHA, M. S. 2020, Exploring the efficacy of antagonistic rhizobacteria as native biocontrol agents against tomato plant diseases. *3 Biotech*, vol. 10, no 7, p.1-17.

Kasmi, M., Aourach, M., El Boukari, M., Barrijal, S., & Essalmani, H. (2017). Effectiveness of aqueous extracts of aromatic and medicinal plants against tomato grey mould in Morocco. *Comptes rendus biologies*, 340(8), 386-393.

Khan MS, Zaidi A, Ahemad M, Oves M, Wani PA , 2010. Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi - current perspective. *Arch Agron Soil Sci* 56:73-98

Khan, M.S., Zaidi, A., Wani, P.A., Oves, M., 2009. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils. *Environ. Chem. Lett.* 7, 1–19.

Khan N, Aradhana M, Nautiyal CS (2012) *Paenibacillus Lentimorbus* B-30488r controls early blight disease in tomato by inducing host resistance associated gene expression and inhibiting *Alternaria solani*. *Biol Control* 62(2):65–74.

Khan, N. et al. (2019). Comparative physiological and metabolic analysis reveals a complex mechanism involved in drought tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.) induced by PGPR and PGRs. *Sci. Rep.* **9**, 2097.

Khilyas IV, Shirshikova TV, Matrosova LE, Sorokina AV, Sharipova MR, Bogomolnaya LM (2016) Production of siderophores by *Serratia marcescens* and the role of MacAB efux pump in siderophores secretion. *Bionanoscience* 6(4):480–482

Kloepper, JW, Estrad, G. et McInroy, JA 2007. Photopériode régule la stimulation de la croissance mais pas la résistance induite par les rhizobactéries stimulant la croissance des plantes. *Revue canadienne de microbiologie* 53: 159-167.

Kloepper, J. W., Leong, J., Teintze, M., and Schroth, M. N. (1980). *Pseudomonas* siderophores: a mechanism explaining disease-suppressive soils. *Curr. Microbiol.* **4**, 317–320.

Köhl, J., Kolnaar, R., and Ravensberg, W. J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Front. Plant Sci.* **10**:845.

Kouamé, A. P., Kouakou, Y. Y. F. R., Coulibaly, K. E., Séka, K., Fofana, F., & Diallo, H. A. (2021). Effectiveness of Garlic and Onion Aqueous Extracts on Tomato Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* sp.) in the Autonomous District of Yamoussoukro in Central Côte d’Ivoire, *Ind. J. Pure App. Biosci.* **9**(1), 24-35.

Kumar D, Praveen R, Thenmozhi D, Anupama P, Nagasathya A, Thajuddin N, Paneerselvam A (2011) Selection of potential antagonistic *Bacillus* and *Trichoderma* isolates from tomato rhizospheric soil against *Fusarium oxysporum*. *F. sp. Lycoperscisi. Res J Biol Sci* 6(10):523–31.

Kumar V, Gurvinder S, Ankur T (2017) Evaluation of different fungicides against *Alternaria* leaf blight of tomato (*Alternaria solani*). *Int J Curr Microbiol Appl Sci* 6(5):2343–2350.

Linu MS, Jisha MS (2017) In vitro control of *Colletotrichum capsici* induced chilli anthracnose by fungicides and biocontrol agent. *Int J Appl Pure Sci Agric* 3(5):27–33.

Lugtenberg, B., & Kamilova, F. (2009). Plant-growth promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, **63**, 541–556.

Ma JF (2005) Plant responses to soil minerals. *Plant Sciences* 24:267-281

Martinez-Viveros O, Jorquera MA, Crowley DE, Gajardo G, Mora ML (2010) Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J Soil Sci Plant Nutr* 10:293–319

Meena, M.K., Gupta, S., Datta, S., 2016. Antifungal Potential of PGPR, their growth promoting activity on seed germination and seedling growth of winter wheat and genetic variability among bacterial isolates. *Int. J. Curr. Microbial. Appl. Sci.* 5 (1), 235–243.

Mercado-Blanco, J., Rodríguez-Jurado, D., Hervás, A., and Jiménez-Díaz, R.M. (2004). Suppression of *Verticillium* wilt in olive planting stocks by root-associated fluorescent *Pseudomonas* spp. *Biol. Control* 30, 474–486. doi: 10.1016/j.biocontrol.2004.02.002

MERDIA, Bestami, ROKAIA, Ben Malek, KHEIRA, Fellan, et al. 2020, Biological control by Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Algerian Journal of Biosciences*, vol. 1, no 2, p. 30-36.

Mj B, Bisen KK, Singh H (2017) Biological management of *Fusarium* wilt of tomato using biofortified vermicompost. *Mycosphere* 8(3):467–483.

Muleta D, Assefa F, Granhall U. 2007 In vitro antagonism of rhizobacteria isolated from *Coffea Arabica* L. against emerging fungal coffee pathogens. *Eng Life Sci*; 7: 1-11.

Murali, M., Amruthesh, K.N., Jogaiah, S., Shekar Shetty, H., 2012. Screening of plant growth promoting fungi and their ability for growth promotion and induction of resistance in pearl millet against downy mildew disease. *J. Phytology.* 4, 30–36.

Nandi, M., Selin, C., Brawerman, G., Fernando, W. D., & de Kievit, T. (2017). Hydrogen cyanide, which contributes to *Pseudomonas chlororaphis* strain PA23 biocontrol, is upregulated in the presence of glycine. *Biological Control*, 108, 47-54.

Nour V, Tatiana DP, Mariana R, Raluca T, Alexandru RC (2018) Nutritional and bioactive compounds in dried tomato processing waste. *Cyta J Food* 16(1):222–229.

Oberson A, Frossard E, Buehlmann C, Mayer J, Maeder P, Luescher A (2013) Nitrogen fixation and transfer in grass-clover leys under organic and conventional cropping systems. *Plant Soil* 371:237–255

Oo, K.T., Win,T.T., Khai, A.A. and Fu, P.C. (2020) Isolation, Screening and Molecular Characterization of Multifunctional Plant Growth Promoting Rhizobacteria for a Sustainable Agriculture. *American Journal of Plant Sciences*, 11, 773-792.

O'sullivan D.J et O'gara F. (1992).Traits of Fluorescent *Pseudomonas* spp. Involved in Suppression of Plant Root Pathogens. *Microbiological Reviews*, p.662-676.

Oteino, N., Lally, R.D., Kiwanuka, S., Lloyd, A., Ryan, D., Germaine, K.J., Dowling, D.N., 2015. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Front. Microbiol.* 6, 745.

Ouhaibi-Ben Abdeljalil, N., Vallance, J., Gerbore, J., Rey, P., & Daami-Remadi, M. (2016). Bio-suppression of Sclerotinia stem rot of tomato and biostimulation of plant growth using tomato-associated rhizobacteria. *J Plant Pathol Microbiol*, 7(331), 2.

Papenfort, K., and Bassler, B. L. (2016). Quorum sensing signal-response systems in Gram-negative bacteria. *Nat. Rev. Microbiol.* 14, 576.

Patel SJ, Subramanian RB, Yachana SJ (2011) Biochemical and molecular studies of early blight disease in tomato. *Phytoparasitica* 39(3):269–283.

Ren D, Sims JJ, Wood TK (2001) Inhibition of biofilm formation and swarming of *Escherichia coli* by (5Z)-4-bromo-5-(bromomethylene)-3-butyl-2(5H)-furanone. *Environ Microbiol* 3(11):731–736

RIAZ, Umair, MURTAZA, Ghulam, ANUM, Wajiha, et al. 2021 Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) as Biofertilizers and Biopesticides. In : *Microbiota and Biofertilizers*. Springer, Cham. p. 181-196.

Rodriguez H, Fraga R. 1999 Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol Advan.*; 17: 319-339.

Ryan, P. R., Dessaux, Y., Thomashow, L. S., and Weller, D. M. (2009). Rhizosphere engineering and management for sustainable agriculture. *Plant Soil* 321, 363–383. doi: 10.1007/s11104-009-0001-6

Rybakova, D., Cernava, T., Köberl, M., Liebming, S., Etemadi, M., and Berg, G. (2016). Endophytes-assisted biocontrol: novel insights in ecology and the mode of action of *Paenibacillus*. *Plant Soil* 405, 125–140. doi: 10.1007/s11104-015-2526-1

S. Compant, C. Clément, A. Sessitsch. (2010), Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.*, 42 (2010), pp. 669-678.

Saha, M., Sarkar, S., Sarkar, B., Sharma, B.K., Bhattacharjee, S., Tribedi, P., 2016. Microbial siderophores and their potential applications: a review. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 23 (5), 3984–3999.

Salvatierra-Martinez, R., Arancibia, W., Araya, M., Aguilera, S., Olalde, V., Bravo, J., & Stoll, A. (2018). Colonization ability as an indicator of enhanced biocontrol capacity An example using two *Bacillus amyloliquefaciens* strains and *Botrytis cinerea* infection of tomatoes. *Journal of Phytopathology*, 166(9), 601-612.

Sarven, M.S., Hao, Q., Deng, J., Yang, F., Wang, G., Xiao, Y. et Xiao, X. (2020). Biological Control of Tomato Gray Mold Caused by *Botrytis Cinerea* with the Entomopathogenic Fungus *Metarhizium Anisopliae*. *Pathogen*. 9 (3), 213.

Schikora, A., Schenk, S. T., and Hartmann, A. (2016). Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the N-acyl homoserine lactone group. *Plant Mol. Biol.* 90, 605–612. doi: 10.1007/s11103-016-0457-8

Scurlock, J.M.O., Johnson, K., Olson, R.J., 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology* 108, 736-753.

Shahzad, R., Tayade, R., Shahid, M., Hussain, A., Ali, M. W., & Yun, B. W. (2021). Evaluation potential of PGPR to protect tomato against Fusarium wilt and promote plant growth. *PeerJ*, 9, e11194.

Sharma, A., Johri, B.N., Sharma, A.K., Glick, B.R., 2013. Plant growth-promoting bacterium *Pseudomonas* sp. strain GRP3 influences iron acquisition in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilzeck). *Soil Biol. Biochem.* 35, 887–894.

Sharma, K., G. Dak, A. Agrawal, M. Bhatnagar R. Sharma (2007). Effect of phosphate solubilizing bacteria on the germination of *Cicer arietinum* seed and seedling growth. *J. Herb. Med. Toxicol.*, 1: 61-63.

Shin, S.H.; Lim, Y.; Lee, S.E.; Yang, N.W.; Rhee, J.H. 2001, CAS agar diffusion assay for the measurement of siderophores in biological fluids. *J. Microbiol. Meth.* 2001, 44, 89–95.

Shobha, G., & Kumudini, B. S. (2012). Antagonistic effect of the newly isolated PGPR *Bacillus* spp. on *Fusarium oxysporum*. *Int J Appl Sci Eng Res*, 1(3), 463-474.

Shridhar, B.S., 2012. Review: nitrogen fixing microorganisms. *Int. J. Microbial. Res.* 3 (1), 46–52.

Singh, I. 2018 “Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) and their various mechanisms for plant growth enhancement in stressful conditions: a review,” *Eur. J. Biol. Res.*, vol. 8, no. 4, pp. 191–213

Srinivas C, Nirmala Devi D, Narasimha Murthy K et al (2019) *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: biology to diversity—a review. *Saudi J BiolSci* 26:1315–1324

Tabassum B, Khan A, Tariq M, Ramzan M, Khan MSI, Shahid N, Aaliya K (2017) Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR. *Appl Soil Ecol* 121:102–117

TARIQ, Mohsin, NOMAN, Muhammad, AHMED, Temoor, et al. 2017, Antagonistic features displayed by plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review. *J Plant Sci Phytopathol*, 2017, vol. 1, p. 38-43.

Tewari S, Naveen KA (2014) Multifunctional Exopolysaccharides from *Pseudomonas aeruginosa* PF23 involved in plant growth stimulation, biocontrol and stress amelioration in sunflower under saline conditions. *Curr Microbiol* 69(4):484–494.

Thakkar A, Saraf M (2015) Development of microbial consortia as a biocontrol agent for effective management of fungal diseases in *Glycine Max* L. Arch Phytopathol Pflanzenschutz 48(6):459–474.

Thakore, Yatin. (2006)" The biopesticide market for global agricultural use." Industrial Biotechnology 2.3 (2006): 194-208.

Tilak, K. V. B. R., Ranganayaki, N., Pal, K. K., De, R., Saxena, A. K., Nautiyal, C. S., Mittal, S., Tripathi, A. K., & Johri, B. N. (2005). Diversity of plant growth and soil health supporting bacteria. Current Science, 89, 136–150.

Toral, L., Rodríguez, M., Béjar, V., & Sampedro, I. (2020). Crop protection against *Botrytis cinerea* by rhizosphere biological control agent *Bacillus velezensis* XT1. Microorganisms, 8(7), 992.

Trapet P, Avoscan L, Klinguer A, Pateyron S, Citerne S, Chervin C, Mazurier S, Lemanceau P, Wendehenne D, Besson-Bard A (2016) The *Pseudomonas fluorescens* siderophore pyoverdine weakens *Arabidopsis thaliana* defense in favour of growth in iron-deficient conditions. Plant Physiol 171:675–693

Verma, M., Mishra, J., & Arora, N. K. (2019). Plant growth-promoting rhizobacteria: diversity and applications. In *Environmental biotechnology: for sustainable future* (pp. 129-173). Springer, Singapore.

Von Bodman SB, Bauer WD, Coplin DL (2003) Quorum-sensing in plant-pathogenic bacteria. Annu Rev Phytopathol 41:455–482

Zhang LH, Dong YH (2004) Quorum sensing and signal interference: diverse implications. Mol Microbiol 53:1563–1571

USDA. Vegetables 2017 Summary. *National Agricultural Statistics Service* (2018).

https://www.nass.usda.gov/Publications/Todays_Reports/reports/vegean18.pdf. Consulté le 15/04/2021

<https://www.agrimaroc.ma/maroc-production-tomate/>. Consulté le 15/ 04/ 2021

