

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
جامعة جيلالي بونعاما
Université Djilali Bounaama de Khemis Miliana
Faculté des sciences de la nature et de la vie et des sciences de la terre
Département de Biologie



Mémoire de fin d'études

En vue de l'obtention de diplôme de **Master 02** en Microbiologie Appliquée

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie et des sciences de la Terre
Filière : Sciences biologiques
Spécialité : Microbiologie Appliquée

La solubilisation du phosphore par les micro-organismes du sol

Présenté par :

-Naci Radja

-Aichouni Bouchera

-Si mohand Chahinez

Devant le jury :

Mme ZAOUADI N	MCB	Président	(U.D.B Khemis Miliana)
Mme BRAHIMI S	MAA	Promotrice	(U.D.B Khemis Miliana)
Mme SADI F	MCA	Examinatrice	(U.D.B Khemis Miliana)

Année universitaire : 2021/2022

Remerciements

Avant tout, nos remerciements infinis sont adressés à Dieu le tout puissant et miséricordieux de nous avoir donné la volonté et la patience nécessaire pour réaliser ce modeste travail, nous lui sommes redevables de nous avoir guidé et soutenu durant notre long cursus scolaire. Nous lui formons le vœu et l'espoir qu'il continuera à nous aider à réussir tout ce que nous entreprenons.

*Nous tenons tout d'abord à manifester toute notre gratitude à notre chère promotrice Mme **Brahimi Samira** pour sa patience, ses judicieux conseils, ses remarques pertinentes, ses qualités humaines, sa gentillesse et son aide généreuse tout au long de la rédaction de notre mémoire. Merci d'avoir accepté de nous encadrer, de nous avoir proposé ce thème de recherche et surtout pour votre disponibilité*

Nos remerciements vont aussi aux membres du jury :

*Mme **Zouadi N** de nous avoir fait le grand honneur d'accepter de présider le jury de notre mémoire.*

*Mme **Sadi F** pour l'intérêt qu'elle a accordé à notre travail en acceptant de l'examiner.*

Veillez trouver dans ce travail l'expression de notre haute considération, notre profonde reconnaissance et notre sincère gratitude.

Nous adressons nos remerciements également envers tous les enseignants qui ont contribué à notre formation, ainsi que nos collègues pour les témoignages de sympathie et l'aide morale que nous avons pu trouver auprès d'eux.

Enfin, Merci à tous ceux et celles qui nous ont soutenu d'une manière ou d'une autre, de près ou de loin.

Dédicace

Louange à Dieu tout puissant, qui m'a permis de voir ce jour tant attendu.

*-À mon très cher père **Hassan Naci** Dieu lui fasse miséricorde :*

Tu as toujours été pour moi un exemple du père respectueux, honnête, de la personne méticuleuse, je tiens à honorer l'homme que tu es. Grâce à toi papa j'ai appris le sens du travail et de la responsabilité. Je voudrais te remercier pour ton amour, ta générosité, ta compréhension, ton soutien fut une lumière dans tout mon parcours. Aucune dédicace ne saurait exprimer l'amour l'estime et le respect que j'ai toujours eu pour toi. Ce modeste travail est le fruit de tous les sacrifices que tu as déployés pour mon éducation et ma formation. Je t'aime papa Que Dieu le bénisse dans votre paradis comme il m'a béni dans le monde.

-À ma très chère mère :

Aucun dévouement, ma chère mère, ne peut exprimer la profondeur des sentiments que j'ai pour vous, et vos innombrables sacrifices et votre dévouement m'ont donné des encouragements. Grace m'a beaucoup aidé à terminer mes études. Elle m'a aidé et soutenu pendant de nombreuses années avec un intérêt renouvelé à chaque fois. Que Dieu vous comble de santé, bonheur et longue vie.

*-À mon cher frère **Sedik** et mes chers sœurs **Amira, Sarah, Assma, Ikram** et tous ma familles mon oncle **Rabah, Wassila, Saida** :*

Aucun langage ne saurait exprimer mon respect et ma considération pour votre soutien et encouragements. Je vous dédie ce travail en reconnaissance de l'amour que vous m'offrez quotidiennement et votre bonté exceptionnelle. Que Dieu le Tout Puissant vous garde et vous procure santé et bonheur.

*-À mes amies, **Bouchra, Chahinez, Imane, Rania, Ihcene, Chaima, walid, Akram, Oussama, Ghobrini** :*

Je ne trouver pas les mots justes et sincères pour vous exprimer mon affection et mes pensées, vous êtes pour moi des sœurs, des frères et des amies sur qui je peux compter. En témoignage de l'amitié qui nous unit et des souvenirs de tous les moments que nous avons passés ensemble, je vous dédie ce travail et je vous souhaite une vie pleine de santé et de bonheur.

Radja NACI

Dédicace

C'est avec un grand plaisir et une immense joie et fierté que je dédie ce modeste travail : À mes très chers parents que j'aime plus que tous au monde et à Les quelles je dois toute ma vie et toutes mes réussites.

*À mon très chère frère **Mohamed amine**, pour tous les moments d'enfance passés avec toi mon frère, Tu m'as soutenu, réconforté et encouragé. Puissent nos liens fraternels se consolider et se pérenniser encore plus, et à sa femme **Siham** Que je considère comme ma sœur.*

*À mes cousines : **Djouher, Lynda, Sara, Sophie, Maria, faiza** pour leur soutien et encouragement.*

*À ma tante **Nabila***

*À tous les membres de la famille **SI mohand et Ameur**.*

*À mes copines, mon trinôme **Radja, Bouchra** je vous souhaite à toutes un avenir plein de succès, et de santé.*

*À mes adorables amis : **Maroua, Wissem, Afaf, Imene, Kaouther, Chaima, Selma, Fatiha, Rania, Bouchra, Amira, Dhikra, Hadia, Abir** pour leur soutien durant toutes les années d'étude.*

À la mémoire de mes grands parents maternel et ma grand mère paternel puisse dieu vous avoir en sa sainte miséricorde et que ce travail soit une prière pour votre âme.

En Fina toute personne qui a participé à la réalisation de ce mémoire.

Chahinez

Dédicace

*A la mémoire de mon regretté père **AHMED** qui, riche de cœur et d'esprit, n'a jamais cessé de croire en moi. Qui est à l'origine de ce que je suis, pour ses encouragements, son aide et ses conseils qui m'ont guidé pendant mes plus pénibles moments vers le bon chemin. Homme de sciences et de culture, il m'a toujours encouragée à aller au bout de mes convictions. J'aurais aimé que tu sois avec moi en ce moment-là.*

*A ma mère, **NACIRA** qui m'a toujours soutenue et aidée à l'accomplissement de ce travail. Son courage et sa force de caractère ont été mon modèle de détermination, le meilleur guide pour illuminer mon chemin. Qu'Allah t'accorde la santé et le bonheur*

*A mes frères **Mostapha, Nasreddin, Mohsine** et A ma sœur **Ibtissem** qui m'avez toujours soutenu et encouragé durant ces années d'études.*

*A toute ma famille sans exception **Aichouni kadraoui Bensahnoun..***

*A tous mes amis particulièrement celles que je considère comme des vrais sœurs : **Samira, Radja, Rania, Chahinez**. Et ceux que je considère comme mes frères : **Walid, Akram, Ghobrini ; Oussama**. Je n'oublierai jamais leur soutien moral dans les moments les plus difficiles, je ne les remercierai jamais assez.*

A tous mes amis de promotion de 2^{ème} année master microbiologie appliquée.

A tous les enseignants, les employés et les étudiants de l'université de khemis miliana

Bouhra AICHOUNI

ملخص :

الفوسفات (P) هو عنصر غذائي حيوي للنباتات. غالبًا ما لا يتوفر في شكله المتاح للنباتات لأنه يتحول بسرعة إلى أشكال غير قابلة للذوبان ويتم امتصاصه بواسطة الحديد (Fe) والألمنيوم (Al) في التربة الحمضية والكالسيوم (Ca) والمغنيسيوم (Mg) في التربة الجيرية. تقوم البكتيريا التي تذوب في الفوسفات (PSBs) بتحويل الفوسفات غير القابل للذوبان وبالتالي غير القابل للامتصاص إلى أشكال يمكن أن تمتصها النباتات بفضل إمكانات الذوبان الخاصة بها. تلعب PSBs دورًا حيويًا في خصوبة التربة وبالتالي تعزز نمو مجموعة كبيرة من النباتات. الهدف من عملنا ، في هذا السياق ، هو دراسة آلية ذوبان الفوسفور بواسطة البكتيريا الجذرية.

الكلمات المفتاحية: الفوسفات ، الذوبان ، البكتيريا التي تذوب في الفوسفات (PSB).

Résumé :

Le phosphate (P) est un élément nutritif vital pour les végétaux. Il n'est souvent pas disponible sous sa forme assimilable pour les plantes car il est rapidement converti à des formes insolubles et fixé par le fer (Fe) et l'aluminium (Al) dans les sols acides et par le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) dans sols calcaires. Les bactéries solubilisatrices du phosphate (PSB) transforment le phosphate insoluble et donc inassimilable en formes assimilable par les plantes grâce à leurs potentiels de solubilisation. Les PSB jouent un rôle vital dans la fertilité du sol et par conséquent favorisent la croissance d'un grand groupe de plantes. L'objectif de notre travail, dans ce contexte, est d'étudier le mécanisme de la solubilisation de phosphore par rhizobactéries.

Les mots Clés : rhizosphère, phosphore, la solubilisation, PSB.

Abstract

Phosphate (P) is à vital plant nutrient. It is often not available in its assimilable form to plants because it is rapidly converted to insoluble forms and fixed by iron (Fe) and aluminum (Al) in acid soils and by calcium (Ca) and magnesium (Mg) in calcareous soils. Phosphate solubilizing bacteria (PSB) transform insoluble and therefore unassimilable phosphate into forms that can be assimilated by plants thanks to their solubilization potential. PSB play a vital role in soil fertility and therefore promote the growth of à large group of plants. The objective of our work, in this context, is to study the mechanism of phosphorus solubilization by rhizobacteria.

Key words: Phosphate, solubilization, Phosphate-solubilizing bacteria (PSB).

LISTE DES ABREVIATIONS

P : Phosphore

PO₄³⁻ : Phosphate

ATP : Adénosine-5'-triphosphate

H₂PO₄⁴⁻ : ion dihydrogénophosphate

HPO₄²⁻ : Hydrogène phosphate

MN : Symbole chimique du manganèse.

Ca : Symbole chimique du calcium

AL : Symbole chimique de l'aluminium

Fe : Symbole chimique du fer

Po : Le phosphore organique

Pi : Le phosphore minéral

ADP : Adénosine di phosphate

ADN : Acide désoxyribonucléique

PGPR : Bactéries promotrices de la Croissance des Plantes

PSB : les bactéries solubilisant les phosphates_

PSF : Les Champignons solubilisant les phosphates

PSM : Les Micro-organismes solubilisant les phosphates

MA : Mycorhizes arbusculaires

TCP : Le Tri calcium phosphore

RP : Le phosphate de roche

NBRIP : National Botanical Research Institute Phosphate

PVK : Pikovskaya

YMA : Gélose mannitol extrait de levure

HPLC : Chromatographie en phase liquide haute performance ou haute pression

PCR : Réaction de polymérisation en chaîne

H₃PO₄ : acide phosphorique

FePO₄ : ortho phosphate de fer

Al PO₄ : phosphate d'aluminium

P₂ O₅ : pentoxyde de phosphore

Ca₃(PO₄)₂ : Phosphate de calcium

LISTE DES FIGURES

Figure 01 : représentation de états du phosphore dans le sol.

Figure 02 : Les relations entre les différentes formes de phosphore dans le sol illustrées par

Figure 03 : représente relations entre les fractions de P dans le sol.

Figure 04 : Cycle de phosphore dans le système sol-plante-eau

Figure 05 : Formes d'absorption du phosphore par les plantes dans les conditions environnementales.

Figure 06 : Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère.

Figure 07 : Représente la microflore du sol

Figure 08 : l'effet direct et indirect des phytostimulatrices et phytoprotectrices sur les plantes

Figure 09 : Ensemble des microorganismes présents dans le zoo de la rhizosphère

Figure 10 : Les facteurs écologiques qui influencent sur la flore de la rhizosphère.

Figure 11 : L'arbre phylogénétique des transporteurs de Pi

Figure 12 : Représentation schématique des interactions mutualistes entre la plante (autotrophe) et les microorganismes (hétérotrophes) et entre les microorganismes eux-mêmes au sein de la rhizosphère.

Figure 13 : Les principaux types de morphologie mycorhiziennes, représentés sur une coupe transversale de racine

Figure 14 : Processus de la nodulation

Figure 15 : solubilisation du phosphore par l'action des micro-organismes

Figure 16: Mécanismes de solubilisation des phosphates inorganiques et organiques Par les microorganismes.

Figure 17 : Réaction catalysée par la phosphatase sur le p-nitrophényl phosphate.

Liste des tableaux

Tableau 01 : phosphore commun (P) des minéraux trouvés dans les sols acides, neutres et, Calcaires.

Tableau 02: Les différentes catégories de rhizodépôts selon leur composition biochimique et leur mode de libération.

Tableau 03 : Les deux grands groupes de PGPR : les phytostimulatrices et les phytoprotectrices.

Tableau 04 : représente le facteur favorisant la fluer de la rhizosphère.

Tableau 05 : Quelques acides organiques produits par les PSB.

Tableau06: Composition du milieu NBRIP (National Botanical Research Institutes phosphate) et Pikovskaya(PVK).

TABLE DES MATIÈRES

Table des matières

Remerciements.....	I
Résumé.....	II
Liste des abréviations	III
Liste des tableaux	IV
Liste des figures	V
Introduction.....	VI

Chapitre 01 : le phosphore

1/ Généralité sur le phosphore	05
2/ Le phosphore dans le sol	06
2.1/ Etats du phosphore dans le sol	07
2.1.1/ Phosphore total	07
2.1.2 / Phosphore assimilable	07
2.2/ Différentes formes du phosphore dans le sol	08
2.2.1/ La forme organique	08
2.2.2/ La forme minérale.....	08
2.2.3 / La forme soluble	09
2.3/Transfert du phosphore dans le sol	10
3-Cycle de phosphore	11-12
4-Absorption de phosphore par les plantes.....	12-13
5- l'importance et rôle de phosphore pour les plantes.....	14.

Chapitre 02 : La rhizosphère

1/ Généralité sur la rhizosphère	16
2/ Les types de rhizosphère	16
3/ les rhizodépôts.....	17
4/ Le rôle de la rhizosphère.....	18-19
5/ Communauté microbienne de la rhizosphère.....	19
5.1/ Les rhizobactéries.....	20
6- les facteurs favorisant la flore de la rhizosphère.....	22
7-les différents types d'interactions dans la rhizosphère	24
7.1 Interaction entre phosphore et microorganisme dans la rhizosphère.....	25
7.2/ Interaction entre microorganisme et les plants.....	26
7.2.1 Interaction non symbiotique	26
7.2.2 Interaction symbiotique	27
7.3 Interaction entre les microorganismes de la rhizosphère	29
7.3.1 Le commensalisme	29
7.3.2 Le mutualisme	29
7.3.3 L'Antagonisme	29
7.3.4 La compétition	29

**Chapitre 03 : La solubilisation du phosphore par les
microorganismes**

1- la solubilisation de phosphore	31
2- Le mécanisme de la solubilisation de phosphate	32
2.1-Solubilisation du phosphate minéral	33
a. Par les acides organiques	33
b. Par les acides inorganiques	35
2.2- La minéralisation du phosphate organique	35
a. Par les Phosphatases (phosphohydrolases)	36
b. Phytase	36
3- Facteurs influençant la solubilisation microbienne du phosphate	37
4-Les microorganismes solubilisant le phosphate	38
4.1/ les champignons	39
4.2/ les bactéries	39-40
IV/ Méthodologie.....	42
V/ Analyse des travaux antérieure	46-51
VI/ Conclusion	53-54
VII/ Référence bibliographique	55-70

INTRODUCTION

1/ Introduction

Le phosphore (P) est un élément largement présenté dans la nature. Il est considéré comme un constituant fondamental de la vie des plantes. Il agit sur le développement des racines en activant leur démarrage. C'est un facteur de précocité et de fructification. C'est un macroélément essentiel qui joue un rôle crucial dans le transfert d'énergie, la régulation métabolique et l'activation des protéines. La carence en phosphore se traduit par une réduction du développement des racines avec peu de ramification. (Bennai *et al*2007).

Dans les sols, le (P) est généralement présents à de faibles concentrations dans la solution. De nombreux processus géochimiques contraignant leur mobilité et disponibilité (Plassard *et al.* 2015). Même dans les sols riches la plupart du phosphore n'est pas disponible pour les plantes. Une grande quantité se trouve sous forme insoluble (Dommergues *et al.*, 1970). Les ions ortho phosphates représentent les seules formes de phosphore utilisable par les plantes (Plassard *et al* 2015).

Les bactéries solubilisant le phosphate sont fréquentes dans la rhizosphère et peuvent être utilisées pour résoudre ce problème. Ces micro-organismes permettent la disponibilité du phosphore pour les plantes par la solubilisation des phosphates précipités (Kucey *et al.* 1989; Pradhan *et al.*, 2006). Elles pourraient être une alternative prometteuse comme agent bio-fertilisant en l'agriculture (Sharma *et al.*, 2007).

Parmi les communautés bactériennes du sol, les espèces de ; *Bacillus*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Pseudomonas* et *Rhizobium* sont les plus performantes dans la solubilisation des phosphates (Subbarao, 1988 ; Kucey *et al.* 1989 ; Podile *et al.* 2007).

L'objectif de notre travail, dans ce contexte, est l'étude de la capacité de solubilisation du phosphore inorganique par les rhizobactéries et l'optimisation des conditions de cultures pour cette solubilisation.

Ce manuscrit est structuré en trois parties. La première partie, est consacrée à l'analyse et la synthèse des données bibliographiques relatives au phosphore et aux

Introduction

bactéries solubilisant le phosphore (BSP). La seconde partie expose la méthodologie adoptée dans la littérature pour la mise en évidence de la solubilisation du phosphore par les microorganismes. Le dernier chapitre est une petite sélection des études qui ont été réalisées sur la capacité des rhizobactéries à solubiliser le phosphore.

ANALYSE

BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE 01

LE PHOSPHORE

1 / Généralité sur le phosphore

Le phosphore est un élément qui est largement distribué dans la nature (Zapata, 2004). C'est un constituant chimique non métallique (Beaudin, 2006). Il est considéré comme le nutriment le moins mobile (2-3 mm) dans le sol et le moins disponible pour les plantes du fait de sa réactivité élevée avec de nombreux constituants du sol (Giroux *et al* 2002). En effet, il se retrouve à la onzième position parmi les constituants de la croûte terrestre (Beaudin *et al*, 2008a.) ; est le cinquième élément composant la matière vivante. Quelle que soit sa forme, l'atome de P est toujours associé à des atomes d'oxygène pour former le groupement phosphate (PO_4^{3-}) (Hinsinger, 2001), et figure parmi les cinq éléments essentiels à la croissance des végétaux dont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le phosphore (Beaudin, 2006). Il n'est pas seulement indispensable aux végétaux, mais également aux humains et aux animaux (Beaudin *et al*, 2008a).

Le phosphore est un élément essentiel à la vie puis qu'il rentre dans la constitution des tissus ou il tient un rôle important dans l'entreposage et les transferts d'énergie nécessaire à la croissance et l'amélioration de la productivité des plantes (Beaudin *et al*, 2008a). Il joue un rôle métabolique unique dans tous les systèmes vivants comme il est intimement impliqué dans les réactions de l'ATP. Les dérivés de phosphate sont également des composants structurels importants des acides nucléiques, des coenzymes et des phospholipides ainsi comme étant impliqués dans presque toutes les voies métaboliques importants qui concernent la vie (Buehler *et al*. 2002).

Malgré les réserves abondantes de phosphore, cet élément n'est pas disponible sous une forme adaptée à l'absorption par les racines des plantes, cette faible disponibilité du phosphore pour les plantes est due au fait que la majorité du P du sol se trouve sous des formes insolubles, alors que les plantes n'absorbent que deux formes solubles du P : les ions monobasiques (H_2PO_4^-) et dia basiques (HPO_4^{2-}). (Glick, 2012).

2/ Phosphore dans le sol

L'atmosphère ne fournit pas le phosphore soluble pour les plantes et par conséquent, la source de phosphore est en grande partie des minéraux primaires et secondaires et/ou les composés organiques. En comparaison à d'autres nutriments, la concentration de phosphore dans la solution du sol est beaucoup plus faible et varie de 0,001 à 1 mg / l (Brady *et al*2002). Les composés minéraux de phosphore contiennent habituellement de l'aluminium (Al), du fer (Fe), du manganèse (Mn) et du calcium (Ca) en fonction de la nature du sol. Par exemple, le phosphore forme un complexe avec Al, Fe et Mn dans les sols acides, tandis que dans les sols alcalins, il réagit très fortement avec le Ca (**Tableau 01**). Cependant, sous toutes les conditions, les différents types de complexes de phosphore dans le sol sont déterminés principalement par le pH du sol et par la nature et la concentration des minéraux contenus dans le sol. (Richardson, 1994).

Tableau 01 : phosphore commun (P) des minéraux trouvés dans les sols acides, neutres et Calcaires (Yadav et Verma, 2012).

Minéraux	Formule chimique
<p>Les sols acides</p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Strengite ➤ Variscite 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Fe PO₄.H₂O ➤ Al PO₄.H₂O
<p>Les sols neutres et calcaires</p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Phosphate b-tricalcique ➤ Phosphate di calcique ➤ Phosphate di calcique di hydraté ➤ Fluor apatite ➤ Hydroxyapatite ➤ Phosphate octacalcique 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Ca₃ (PO₄)² ➤ Ca H PO₄ ➤ Ca H PO₄.2H₂O ➤ Ca₅ (PO₄)³ F ➤ Ca₅ (PO₄)³ OH ➤ Ca₄H(PO₄)³.2-5 H₂O

2.1/ Etats du phosphore dans le sol

Généralement le phosphore existe dans le sol sous deux états : L'un représente la quantité totale ; c'est donc le phosphore total. L'autre représente la quantité dans laquelle se trouve la plante et peut l'utiliser, on l'appelle phosphore assimilable (**figure 01**). (Pereda, 2008)

2.1.1/ Phosphore total

Cette partie du phosphore comprend une fraction minérale et une fraction organique à des pourcentages de 5 à 95% du phosphore total. Cependant, la connaissance de cette quantité ne donne qu'une indication très imparfaite sur la capacité du sol à fournir du phosphore aux végétaux et à répondre à leurs exigences (Pereda, 2008).

2.1.2/ Phosphore assimilable

Le phosphore dit assimilable a été défini pour caractériser la proportion de phosphore susceptible d'être absorbée par les racines. Il est devenu une nécessité par rapport à la production agricole. Le terme phosphore labile fait référence à la proportion de phosphore facilement absorbée par les plantes (Pierzynski *et al.* 2005).

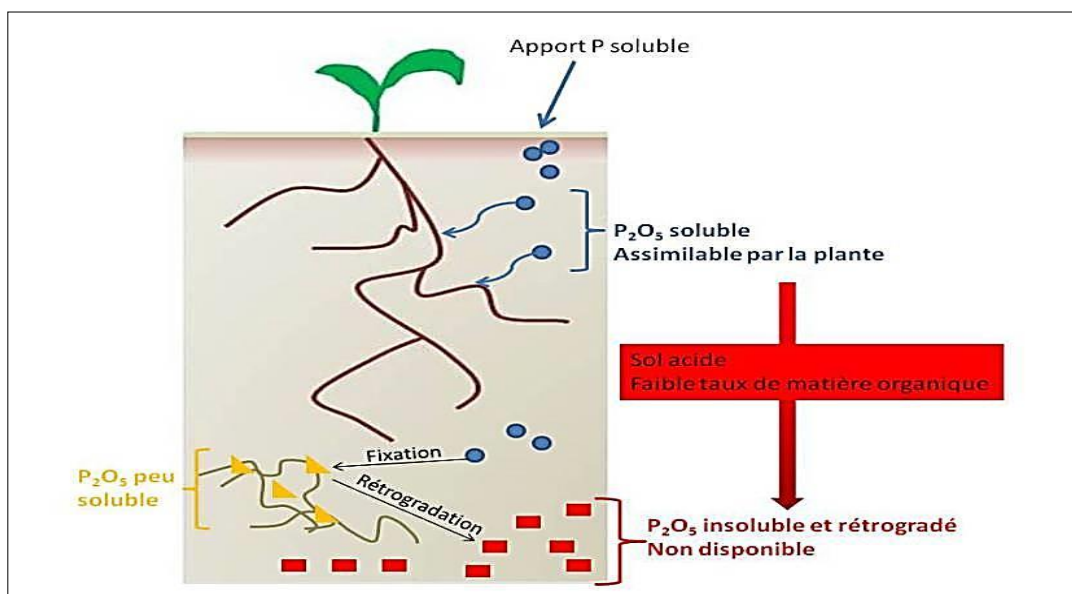


Figure 01:représente états du phosphore dans le sol

https://www.supagro.fr/ress-pepites/sol/co/1_e

2.2/Formes du phosphore dans le sol

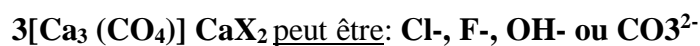
Les différentes formes du phosphore sont réparties comme suit (**figure02**) :

2.2.1/ Phosphore organique

La forme organique (Po) du phosphore représente de 30 à 65% du phosphore total du sol (Harrison, 1987). Il existe essentiellement sous forme combinée dans des structures biologiques vivantes ou mortes (Composts, fumiers, engrais verts, boues résiduelles). Les organophosphorés sont divisés en plusieurs catégories fonctionnelles en fonction du type de leurs liaisons; phosphate mono ester, phosphate diester, phosphonate...etc.(Turner *et al.* 2005). Il est présent dans les sols essentiellement sous forme de phosphate mono ester et plus particulièrement par la famille des phosphates inositol dont fait partie l'acide phytique ou phytate. Ce dernier est la principale forme de stockage du phosphate dans les graines, qui est stocké dans la couche d'aleurone ou dans les vacuoles de stockage des protéines dans l'embryon de la graine.(Simoes *et al.*, 2018) Les phytates ne sont pas disponibles pour les racines, ils doivent être hydrolysés par des enzymes spécifiques de la famille des phosphatases produites par les racines des plantes ou les microorganismes du sol. (Khan *et al.* 2016). Le processus de minéralisation du Po est influencé par plusieurs facteurs à savoir les propriétés physicochimiques du sol, l'humidité, la température. (Shen *et al.* 2011).

2.2.2 / Phosphore minéral ou inorganique

Le phosphore actuellement présent dans les sols se trouve sous forme de phosphate. Il a pour origine, uniquement les apatites des roches éruptives et métamorphiques de formule empirique globale :



Le phosphore minéral représente généralement 35 à 70% du P total du sol. (Harrison, 1987). Ces formes phosphates sont très peu solubles. Toutefois, une partie est disponible et présente en solution dans le sol sous forme d'ions phosphates (Pi), directement assimilable par les plantes. Les ions Pi proviennent de la dissociation de l'acide ortho phosphorique (H_3PO_4) en trois formes ioniques (HPO_4^{2-} et H_2PO_4^- et PO_4^{3-}). L'ion

phosphate monovalent (H_2PO_4^-) est la forme la plus utilisée par les plantes. Cependant la forme trivalente (PO_4^{3-}) est indisponible. (Hinsinger, 2001). On distingue quatre formes du phosphore minéral:

3- Phosphate soluble Bio-disponible se trouvant dans la solution du sol sous forme d'ions dissous (H_2PO_4^- et HPO_4^{2-}), c'est la fraction la moins abondante mais la plus importante pour la plante.

2- Phosphate insoluble Contenue dans les roches mères; c'est la réserve générale qui ne peut être libérée que très lentement dans le pool labile.

3- Phosphate peu soluble Se trouvant dans les sols acide ($\text{pH} < 5$) ou calcaire ($\text{pH} > 8$). C'est une fraction peu mobile, le phosphore précipite sous forme de phosphate d'aluminium ou de fer dans les sols acide et sous forme de phosphate de calcium ou de magnésium dans les sols calcaires (Hinsinger, 2001).

4- Phosphate adsorbé Les ions phosphate sont chargés négativement. Ils sont facilement adsorbés par des constituants solides chargés positivement, à savoir les oxydes de fer ou d'aluminium, les groupements hydroxyles et carboxyles (acides organiques) ou bien les surfaces externes des minéraux argileux (Hinsinger, 2001).

2.2.3/ Forme soluble (forme ionique)

C'est du phosphore dissous dans la solution du sol et c'est la forme ionisée de l'acide phosphorique H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-} , dont les proportions relatives dépendent du pH de l'environnement concerné. Ces formes sont à l'origine de la nutrition phosphatée des cultures (Morel, 1996). Selon Pereda (2008), le phosphore de la solution du sol constitue moins de 1% du phosphore total, mais c'est la source principale pour les végétaux.

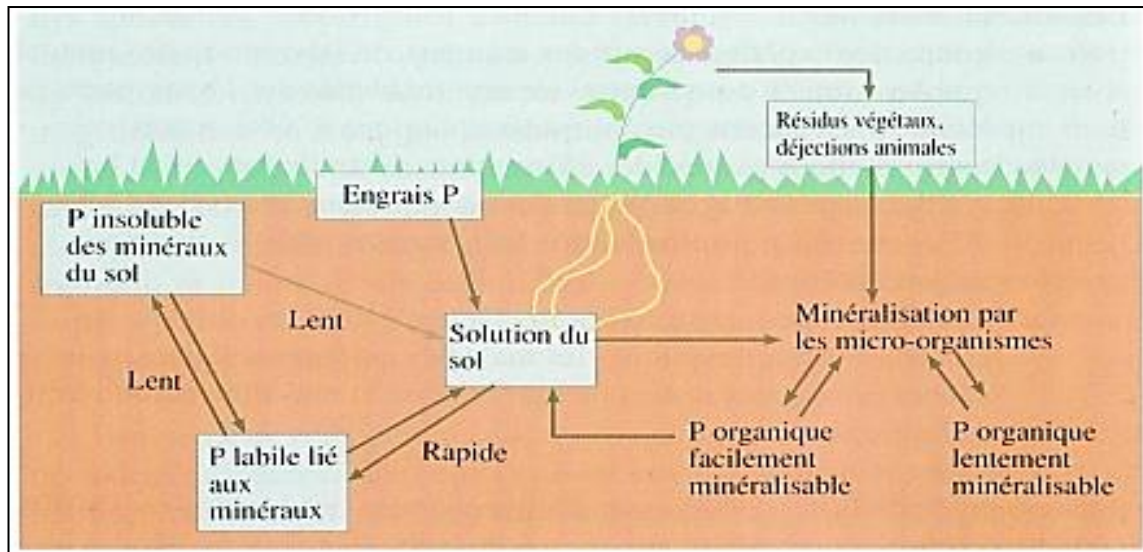


Figure02 : Les relations entre les différentes formes de phosphore dans le sol illustrées par (Bockman *et al*, 1990).

2.3/ Transfert du phosphore dans le sol

Les mouvements du phosphore dans le sol se réalisent de façon simultanée et en permanence selon des mécanismes bien précis (**Figure03**) :

A/Adsorption

C'est le déplacement des ions phosphate (H_2PO_4^- et HPO_4^{2-}) dans la solution du sol après une réaction chimique. A court terme, les principaux facteurs responsables de l'absorption et de la fixation des ions phosphate sont les oxydes d'aluminium et de fer libres, ainsi que le calcium et le magnésium. (Giroux *et al*. 1996 ; Gagnon *et al*, 2002).

B/ Désorption

C'est la libération du phosphore de la phase solide à la phase liquide. Ce phénomène a lieu suite à la diminution de la concentration en phosphore dans le sol par les prélèvements des plantes. Seule une petite quantité des ions adsorbés est facilement réabsorbée. La plupart des ions phosphate introduits dans le sol sont fixés, non résorbés et ont une mobilité différente (Pierzynski *et al*, 2005)

C/ Précipitation

Le phosphore dans le sol se présente sous une forme insoluble appelée "phosphore précipité" en réagissant avec des ions positifs, qui provoquent des précipitations. (Drouet, 2010).

D/ Dissolution

La dissolution du phosphore précipité dépend largement du pH .L'activité enzymatique des champignons mycorhiziens peut également faciliter la lyse. (Zemoura, 2005).

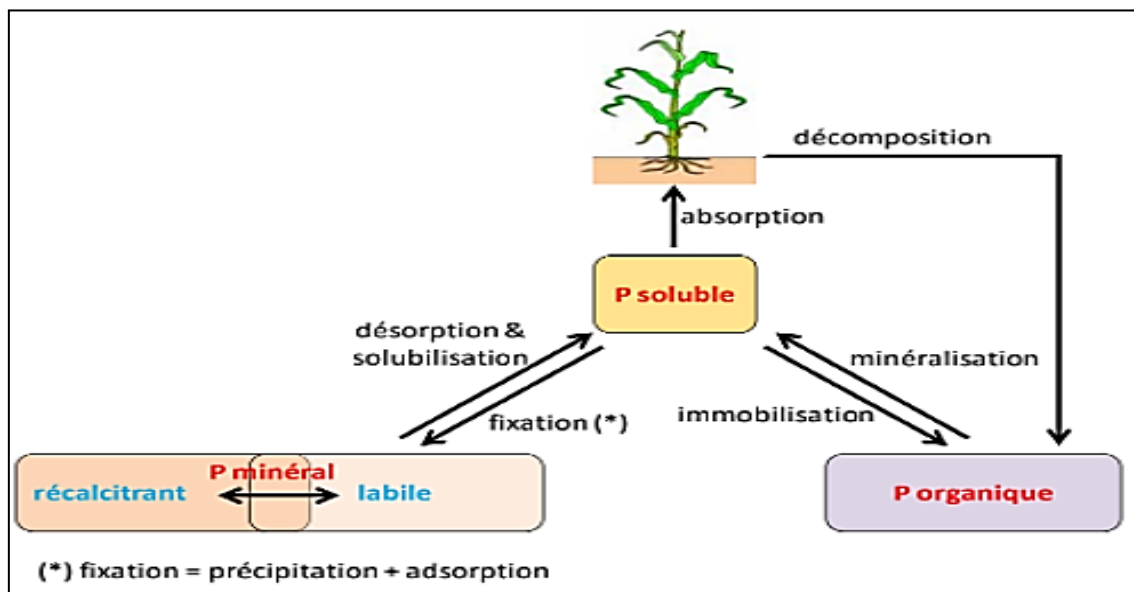


Figure03 : relations entre les fractions de P dans le sol. Nombreux processus physico-chimiques (adsorption, désorption, précipitation, solubilisation) et biologiques (minéralisation, immobilisation, décomposition des résidus des plantes) affectent sa teneur dans le sol (Solvar, *et al* 2021).

3/ Cycle de phosphore

Le phosphore (P), élément clé de la vie sur Terre, est une ressource non renouvelable qui sera complètement épuisée d'ici 50 à 100 ans selon l'United States Geological Survey (USGS) (Cordell *et al.* 2009). Diffère des autres cycles biogéochimiques (azote, carbone, oxygène et eau) en ce qu'il n'inclut pas de composants gazeux importants et que le principal réservoir qui permet la reconstitution du phosphore est la croûte. En effet, la majeure partie du phosphore dans les solutions du sol provient de la décomposition des roches et des

minéraux au fil du temps. (Ricklefs *et al*2005). Les propriétés physicochimiques du phosphore dans la plupart des sols sont assez complexes, principalement en raison d'une série de réactions physiques, chimiques et biologiques telles que la dissolution, la précipitation, la rétention et l'oxydation/réduction (**Figure 04**).

Dans le sol, un cycle actif du phosphore peut être distingué. Ce cycle est très semblable à celui de l'azote et les micro-organismes jouent également un rôle important dans le processus de minéralisation et d'immobilisation. Généralement le phosphore retrouve dans le sol associé à des cations, à des oxydes hydroxydes métalliques. Certains se retrouveront rapidement en solution, d'autres migreront plus lentement de la phase solide vers la solution et d'autres encore ne se solubiliseront qu'avec l'activité d'organismes vivants (Beaudin, 2008).

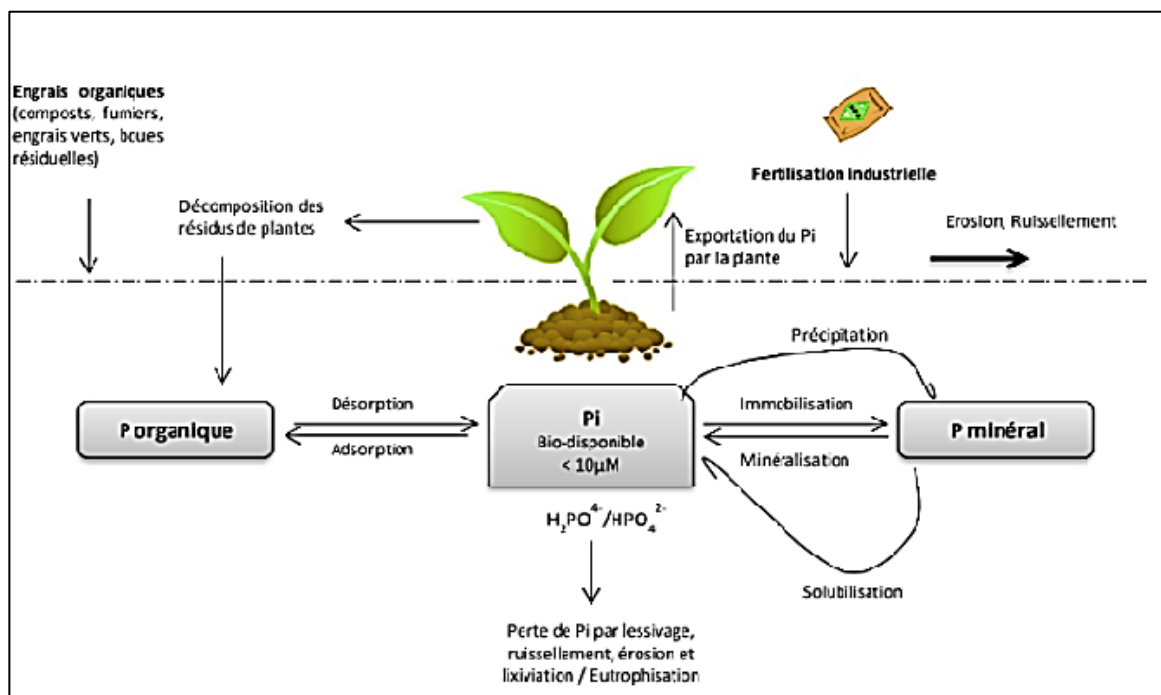


Figure 04: Cycle de phosphore dans le système sol-plante-eau(Diatta *et al*, 2018).

4/Absorption du phosphore par la plante

Les plantes ont développé une série de réponses adaptatives pour absorber et utiliser efficacement le phosphore, y compris des réponses morphologiques, physiologiques et

biochimiques. (Shen 2011). Elles utilisent le phosphore comme l'ion phosphate sous une forme entièrement oxydée et hydratée. Elles absorbent généralement les ions (H_2PO_4^-) ou (HPO_4^{2-}) et dans certains cas elles peuvent absorber des organophosphates solubles, y compris des acides nucléiques (Barker *et al* 2007) (**Figure05**).

Pour optimiser l'absorption du phosphore, les plantes peuvent développer des adaptations spécifiques pour augmenter l'efficacité interne de leur utilisation. Dans des conditions nutritives optimales pour le phosphore, les racines sont considérées comme des organes sources et les parties aériennes (en particulier les pousses et les fructifications) sont des organes puits. (Richardson *et al.* 2009).

En cas de carence en phosphore, les végétaux s'adaptent aux modifications de l'activité des sources d'une part, et aux modifications de la répartition des assimilés au niveau des différents organes d'autre part (Richardson *et al.* 2009). Les plantes optimisent l'utilisation métabolique du phosphore en redistribuant les ressources aux organes en croissance, les feuilles plus âgées mobilisant les ressources en phosphate pour les jeunes feuilles (Richardson *et al.* 2009). De plus, les végétaux adaptent des mécanismes pour absorber le phosphore des environnements dépourvus de ce nutriment. Elles sont aussi capables d'établir des systèmes racinaires avec une morphologie appropriée pour absorber le phosphore et libérer les exsudats racinaires. (Lynch *et al.*, 2001)

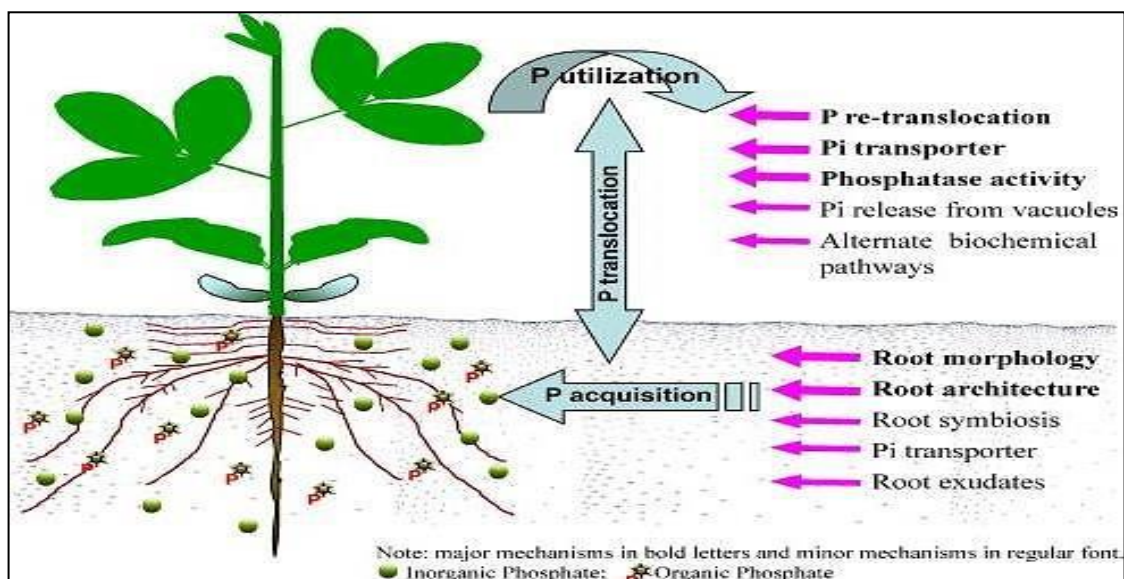


Figure05 : Formes d'absorption du phosphore par les plantes dans les conditions environnementales. Wang *et al.* (2010).

5/ L'importance du phosphore

Le phosphore est considéré comme un élément essentiel de la vie végétale et animale. C'est un élément largement répandu dans la nature avec l'azote et le potassium (Qureshi *et al.* 2012). Des concentrations plus ou moins élevées de phosphore se retrouvent dans tous les tissus des végétaux selon l'organe végétatif considéré. Il rentre dans la composition des nucléotides (ADP) et participe à l'échange d'énergie cellulaire principalement par des réactions de phosphorylation. (Dutil, 1976).

Le phosphore affecte particulièrement la croissance des racines. Il augmente la surface racinaire, ainsi l'absorption des nutriments du sol. Par rapport à la disponibilité des engrais azotés et potassiques, les engrais phosphatés favorisent la résistance des plantes au froid en augmentant la concentration des engrais phosphatés (Gervy, 1970). Le phosphore a aussi une importance dans les étapes de prolifération cellulaire et de formation des sucres comme lors du développement des tissus celluloseux des céréales, les rend plus résistantes à la verse physiologique (Gervy 1970).

Le phosphore est le deuxième facteur le plus important limitant la croissance végétative des plantes après l'azote (khan *et al.* 2009). Il a un rôle important dans deux étapes de la photosynthèse, étape photochimique et métabolique (Plaxton *et al.*, 2011) Au-delà de son rôle dans des processus de transfert, le phosphate est un composant structural des phospholipides, acides nucléiques, nucléotides, coenzymes, et phosphoprotéines (Barker *et al.*, 2007).

Le phosphore est un macroélément essentiel qui joue un rôle capital dans le transfert d'énergie, la régulation métabolique et l'activation des protéines. (PRIYA *et al.*, 2009).

CHAPITRE 02

LA RHIZOSPHERE

1/ Généralité sur la rhizosphère

Le terme rhizosphère a été utilisé pour la première fois par Hiltner (1904) pour définir la zone de sol sous l'influence des racines. « Rhizo » vient du grec rhiza, qui signifie racine. « Sphère » vient du latin sphaera, le mot lui-même du grec ancien sphaira c'est à dire balle, ballon, ou globe.

La rhizosphère représente la mince couche de sol qui encadre les racines et dont la composition est profondément modifiée par l'activité et le métabolisme de la racine et caractérisée par une activité microbiologique intense (Schröder *et al*, 2003). C'est un environnement écologique dynamique où les microorganismes et les plantes interagissent pour l'exploitation des micros et macronutriments du sol présent en quantité limitée. Ainsi, bien que la rhizosphère occupe un petit volume dans le sol, elle joue un rôle central dans le maintien du système sol-plante (Gobran 1998). La géométrie de la rhizosphère dépend de la structure du couvert végétal, les espèces considérées, l'âge de la plante, les processus microbiens associés aux racines. Par conséquent, ces limites sont difficiles à définir. Les limites extérieures se confondent imperceptiblement avec tout le volume du sol colonial par les racines des plantes. (M. C. *et al* 2005).

2/ Types de rhizosphère

La rhizosphère est divisée en trois parties principales (**figure 06**)

-Rhizoplan C'est la surface de la racine, y compris les particules de sol qui y sont attachées (Mahmuda *et al* 2021).

-L'endorhizosphère (intérieur de la racine), Certaines bactéries entrent en contact direct avec les racines et pénètrent même dans les tissus rhizodermiques et cortical, non parasitaire ou prédateur. Ce qui confirme le fait que l'interface entre la racine et la microflore s'étend à l'intérieur de la racine (Mahmuda *et al* 2021).

-L'ectorhizosphère Représente la région externe directement derrière le plan racine (Mahmuda *et al* 2021)

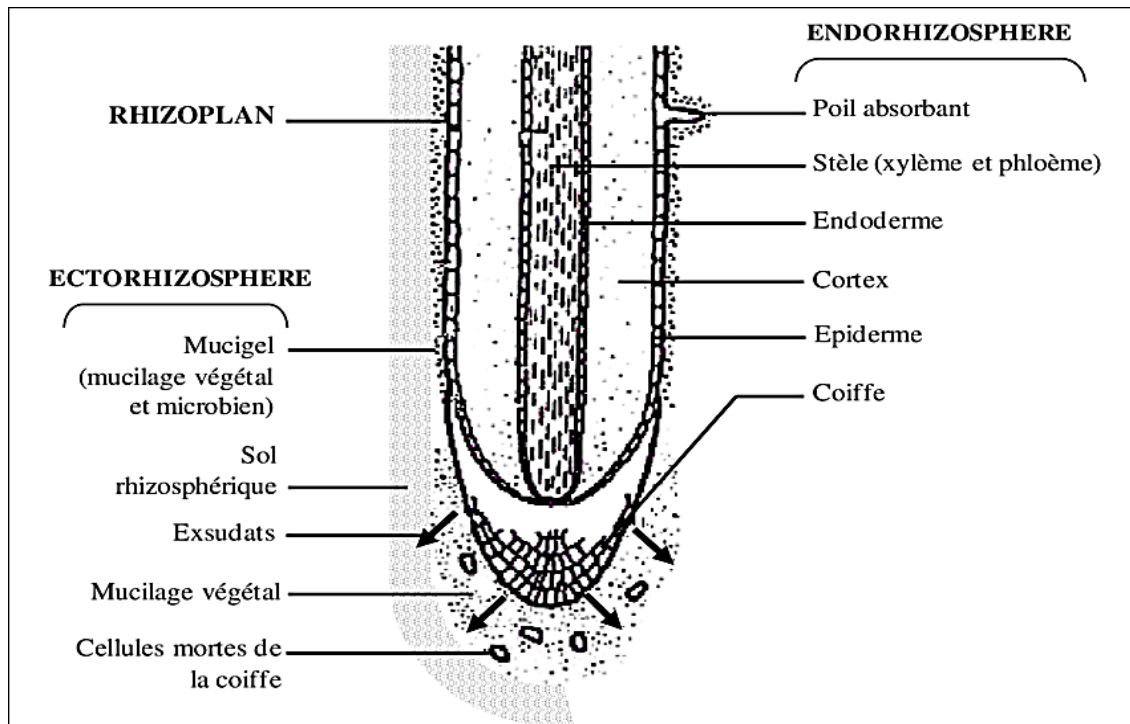


Figure 06: Représentation schématique des trois zones de la rhizosphère. (Lepinay, 2013) **l'endorhizosphère** (tissus racinaires), **le rhizoplan** (surface des racines) et **l'ectorhizosphère** (sol adhérent aux racines ou sol rhizosphérique).

3/ Rhizodépôts

Est principalement de composés carbonés, et ont une faible teneur dans les composés azotés. Carbone libéré comme Les glucides, les acides organiques et l'azote sous forme d'acides aminés, peptides. Ces composés sont une source d'énergie et de nutriments Stimule la croissance des communautés microbiennes hétérotrophes (**Tableau02**). (Lynch, *et al*1990).

Tableau 02: Les différentes catégories de rhizodépôts selon leur composition biochimique et leur mode de libération (Hinsinger P, *et al* 2006).

Types de rhizodépôts	
➤ Les exsudats	-Composés hydrosolubles de faible poids moléculaire, libérés passivement par les racines vers la solution du sol selon un gradient de concentration
➤ Les sécrétions	-Composés de poids moléculaire variable, libérés par transport actif. -Ce sont notamment des glucides.
➤ Les mucilages	-Composés de poids moléculaire élevé. -Libérés principalement au niveau des apex voire même des poils absorbants. Représentés par des sucres polymérisés et des protéines.
➤ Le mucigel	-Mélange complexe de mucilage, de débris racinaires, bactériens et de particules minérales.

4/ Rôle de la rhizosphère

La rhizosphère c'est une niche écologique qui éveille et stimule diverses activités microbiennes en participant au fonctionnement cyclique des principaux nutriments et oligo-éléments tels que le carbone, l'azote, le phosphore, le fer (J.M.Gobat, *et al* 2003). Il est lié aux propriétés des exsudats racinaires et joue un rôle unique dans la régulation de la santé et de la nutrition des plantes (Hinsinger *et al* 2005). Elle est considérée comme le siège de processus physiques et chimiques spécifiques liés à l'approvisionnement en eau et en minéraux des plantes (J.M.Gobat, *et al* 2003). Apparaît comme un lieu privilégié d'échanges de matière et

d'énergie : libération de composés organiques, absorption d'eau et d'ions, synthèse de divers métabolites microbiens. (Laurent, *et al* 2013). Aussi à un rôle central dans le maintien du système sol-plante (Gobran *et al.*1998.), et à une importance dans la résistance des sols à l'érosion, au gel, au feu, aux inondations. Il en va de même pour la résilience de ces sols et des plantes cultivées (ces enjeux sont donc aussi des enjeux agronomiques), c'est où il y a un fort échange entre plantes et substrats minéraux (Kraffc *et al* 1984).

La rhizosphère est riche en dioxyde de carbone et pauvre en oxygène dissous. C'est un site de réduction où se développent les activités de dénitrification, réduisant les ions nitrates en oxydes d'azote voire en ammoniac (J.M.Gobat, *et al.*2003). Il contribue à modifier les propriétés des sols : propriétés biologiques, biodiversité et activité microbienne, fertilité et qualité des sols (Gobat, J.M.*et al*2003). Dans la rhizosphère, la synthèse des phosphatases conduit à une disponibilité accrue du phosphore, qui est en retour assimilé par la plante (Hinsinger, *et al*2005).

5/ Communauté microbienne de la rhizosphère

La microflore du sol est un complexe varié. Elle comprend un grand nombre de micro-organismes tels que des bactéries, des champignons, des protozoaires et des algues coexistent dans la rhizosphère (**Figure 07**). La composition de la microflore de la rhizosphère est contrôlée par le génome de la plante car cet ingrédient est favorisé par les exsudats racinaires, que l'on retrouve dans les familles et espèces végétales. Il se compose d'un grand nombre d'espèces. Parfois difficile à observer, surtout difficile à isoler. (Davet 1996).

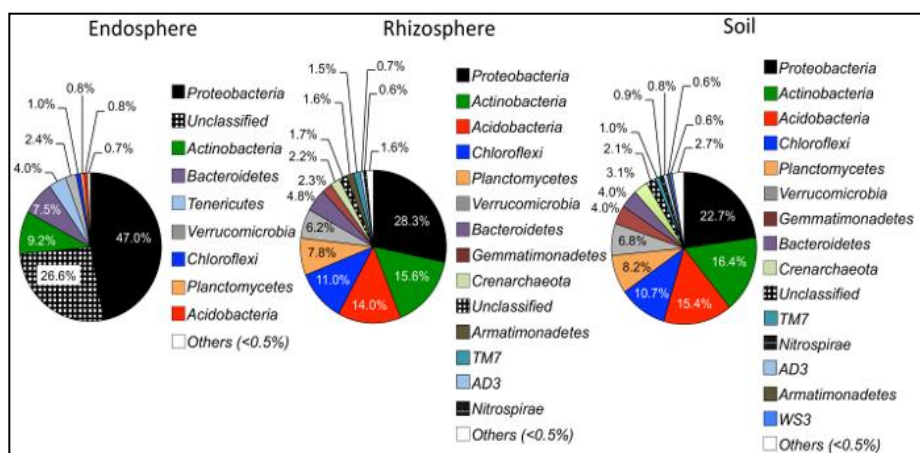


Figure 07 : représente La microflore du sol (Cole, J. R., et al2005)

5.1/ Rhizobactéries

Les rhizobactéries sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense (Schroth et Hancock, 1981).

Les rhizobactéries connues sous le terme PGPR stimulent directement la croissance de plantes en augmentant le prélèvement des éléments nutritifs du sol, en induisant et produisant des régulateurs de croissance végétale et en activant les mécanismes de résistance induite chez les végétaux. Elles stimulent indirectement la croissance des végétaux par leur effet antagoniste sur la microflore néfaste, en transformant les métabolites toxiques et en stimulant la nodulation des légumineuses par les *Rhizobia*. L'établissement de l'association PGPR- plante est primordial pour l'expression des effets bénéfiques (Hallmann *et al.* 1997). On distingue deux grands groupes de PGPR: les phytostimulatrices et les phytoprotectrices (**Figure 08**), (**tableau03**).

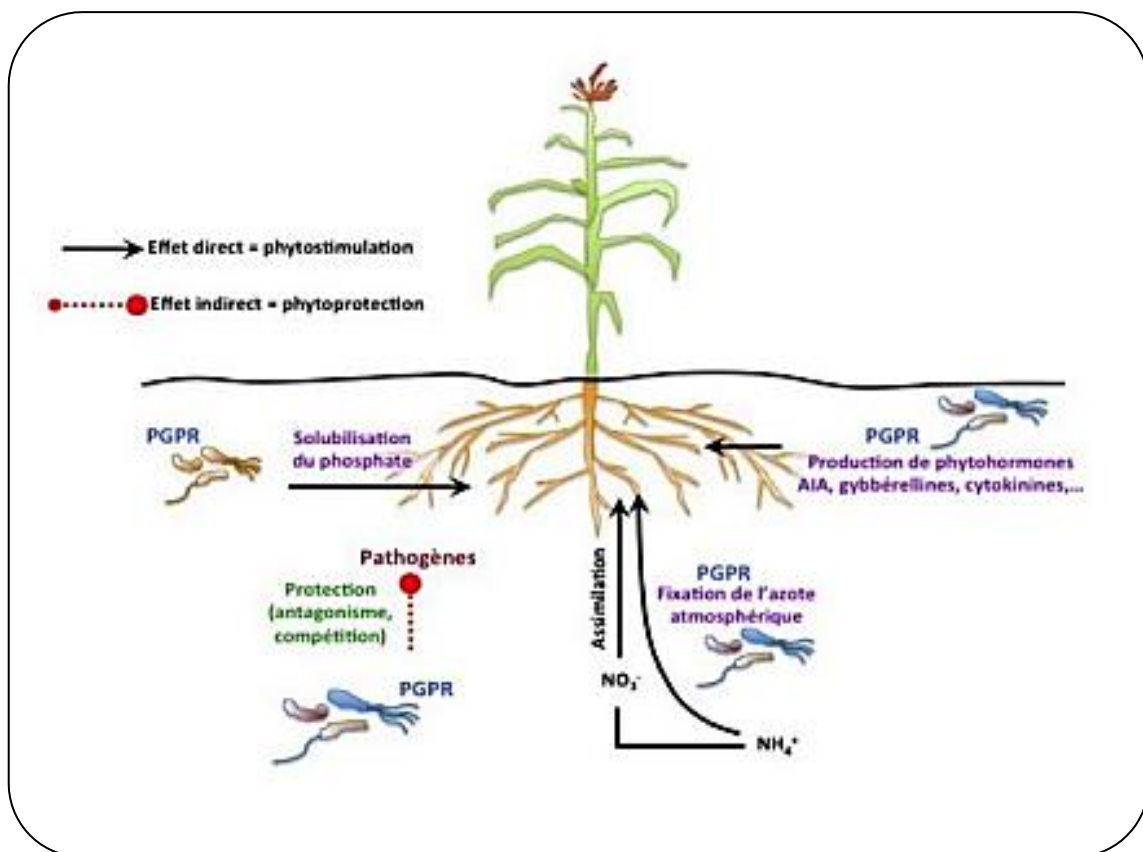


Figure08 : l'effet direct et indirect des phytostimulatrices et phytoprotectrices sur les plantes (Khan et al. 2009).

Tableau 03 : Les deux grands groupes de PGPR : **les phyto-stimulatrices et les phytoprotectrices** (Curl *et al* 1986).

	Le rôle
Les phytoprotectrices.	<p>Ils affectent la croissance des plantes en :</p> <ul style="list-style-type: none"> -Amélioration de la biodisponibilité de certains nutriments grâce à la fixation de l'azote atmosphérique, ou à partir de la solubilisation. Du phosphore. -Synthétisant des Hormones végétales telles que l'auxine, la cytokinine, la gibbérelline. -Régule le développement des plantes grâce à 1-Amin cyclopropane-1-carboxylate désaminase, qui provoque un allongement racine. -Faciliter l'établissement ou le fonctionnement d'un mutualisme entre Bactéries fixatrices d'azotée de racines ou champignons.
les phyto-stimulatrices	<p>Ils stimulent la croissance des plantes en réduisant les niveaux de certaines maladies. Pour ce faire, ils peuvent effectuer les actions suivantes :</p> <ul style="list-style-type: none"> -Antagonisme en produisant des antibiotiques nocifs pour les agents pathogènes. -Résistance systémique induite en activant les types ISR des plantes, Augmentera la résistance des plantes aux attaques d'agents pathogènes. -Contrôler la croissance des agents pathogènes grâce à des éléments concurrents Nutriments tels que la concurrence carbone et la concurrence.

La **figure 09** représente l'ensemble des microorganismes présents dans le zoo de la rhizosphère d'après (Mendes *et al.* 2013).

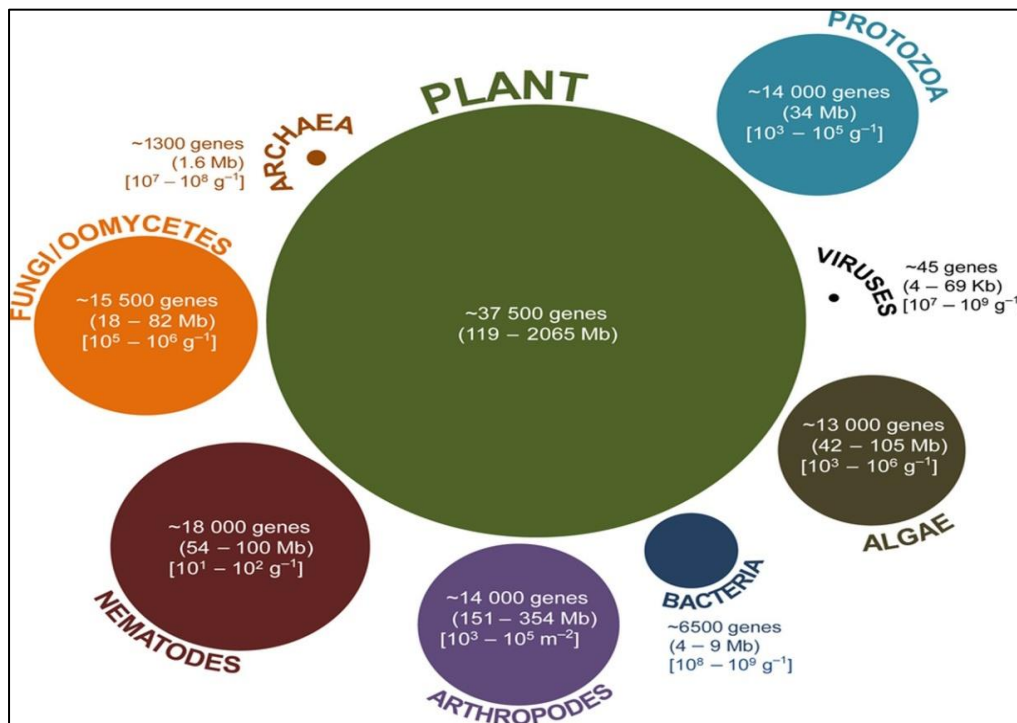


Figure 9: Ensemble des microorganismes présents dans le zoo de la rhizosphère (Mendes *et al.* 2013).

6/ Facteurs favorisant la flore de la rhizosphère

En général, l'activité microbienne de la rhizosphère est affectée par les facteurs climatiques de l'environnement (humidité, ventilation, température, teneur en CO₂, etc.) et les facteurs du sol (humidité et teneur en oxygène du sol, pH, teneur en éléments assimilables, etc.).(Tableau04). La profondeur des racines est également un facteur de variation de la flore.(R. P. Freitas. 2012).

Tableau 04 : Représente les facteurs favorisant la flore de la rhizosphère (R. P. Freitas. 2012)

Les facteurs	
-Aération	-La plupart des microbes bénéfiques ont besoin d'air, ils Aérobie.
-Humidité	-la racine est la même chose que le micro-organisme. Il doit être en moyenne de 18 à 20 %.
-Température	-Activité nulle à 0°C. - La température moyenne est de 10 à 15°C. - La température optimale est de 30°C [19].
- pH (6 à 7,5 optimal)	-Proche de la neutralité. Si trop acide : détruire Flore
-Présence de calcium échangeable	-Neutralise les acides organiques formés au cours de l'activité microbienne.
-Quantité de matière organique	-Contribue à stimuler la flore du sol, mais Un grand nombre peut être le signe d'une mauvaise décomposition.

Figure 10 représente les différents facteurs écologiques qui influencent sur la flore de la rhizosphère.

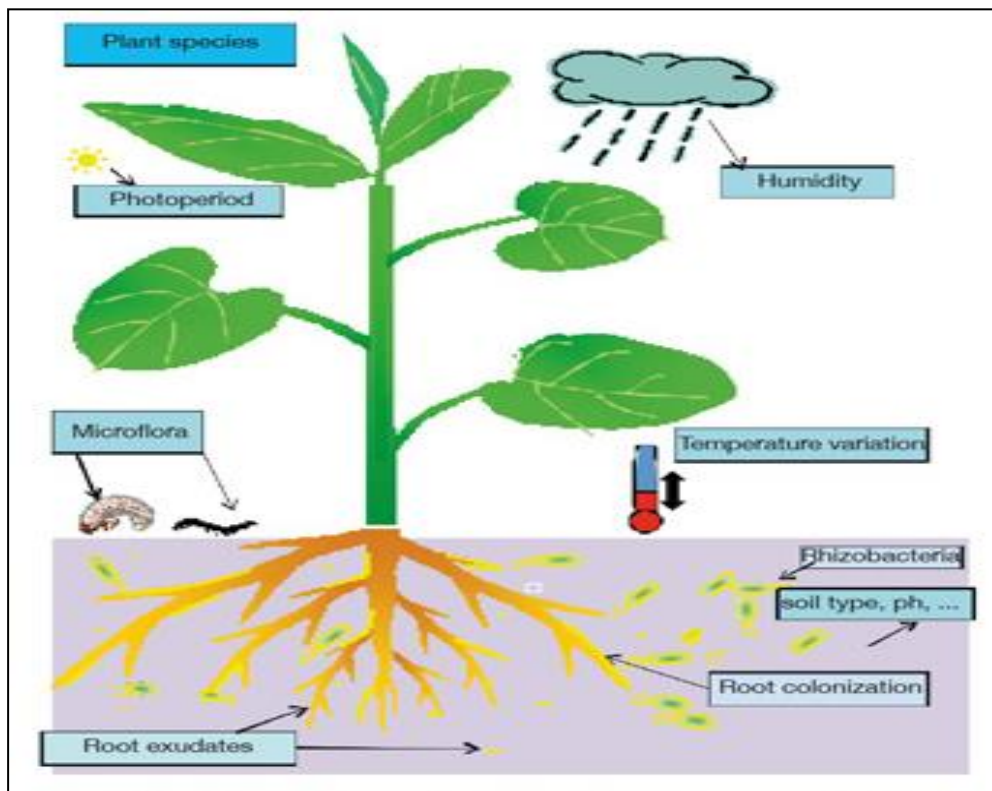


Figure 10 : Les facteurs écologiques qui influencent sur la flore de la rhizosphère <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=7578#> consultent le 06/05/2022

7/ Différents types d'interactions entre les micro-organismes

Il existe différentes interactions dans la rhizosphère (Djigal, 2003). Les processus racinaires impliqués dans ces interactions sont entre autres la rhizodécomposition, la respiration de la racine, l'absorption d'eau et des nutriments. (Bazot, 2005)

7-1/ Interactions phosphore et microorganismes dans la rhizosphère

Les interactions de ces microorganismes avec les racines sont régies par une multitude d'échange de signaux chimiques. Les exsudats racinaires des plantes libérés dans la rhizosphère, tels que (les acides aminés et les sucres, les acides aromatiques, les phytohormones) constituent une source riche en nutriments et en énergie, ils représentent le point focal de la concurrence et de la diversité microbienne pour les microorganismes. (Hibbing *et al.* 2010) En effet, la biomasse microbienne du sol contient de 1 à 2 % du P total sol (Demers, 2008), qui contient à la fois des micro-organismes autotrophes et hétérotrophes capables de favoriser la croissance des plantes hôtes par le biais de divers mécanismes. De manière générale, ces micro-organismes favorisent la croissance des plantes en favorisant l'acquisition de nutriments (azote, phosphore et minéraux essentiels) soit directement en régulant les niveaux d'hormones végétales, soit indirectement en réduisant les effets inhibiteurs de divers pathogènes sur la croissance et le développement des plantes. (Ahemad *et al.* 2011). Les microorganismes solubilisant le phosphore jouent un rôle important dans la régulation de la distribution du phosphore entre la solution du sol et le phosphore total par différentes réactions : la solubilisation, minéralisation et immobilisation. (Figure 11)(Kuhad *et al.* 2011; Richardson *et al.*, 2009).

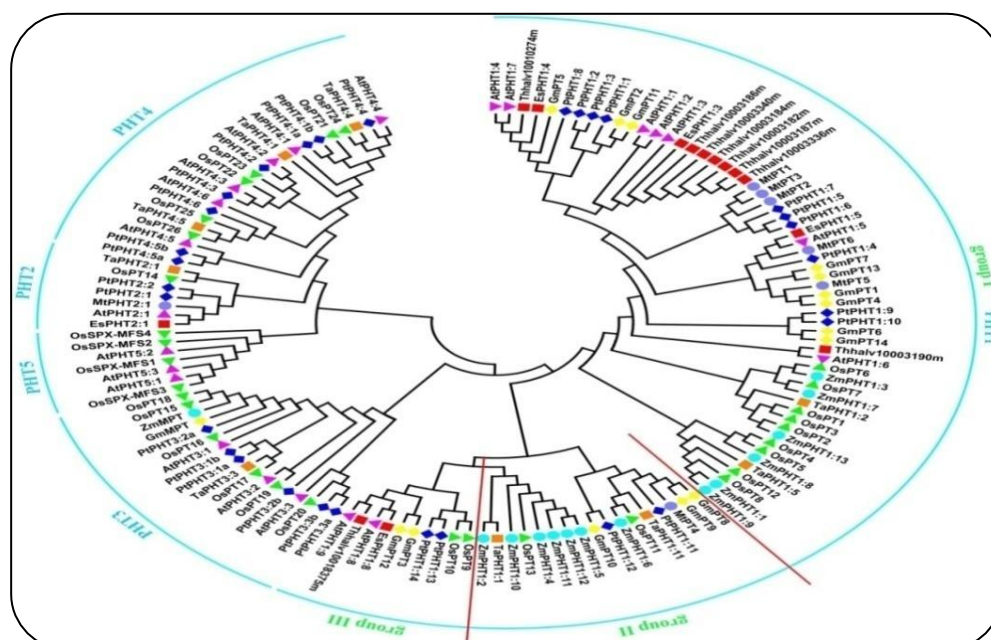


Figure 11 :L'arbre phylogénétique des transporteurs de Pi (Wang et al. 2017).

7.2/ Interaction entre les microorganismes et les plantes

7.2.1/ Interaction non symbiotique

L'interface entre le sol et les racines est un habitat très dynamique. Dans le sol environnant, la croissance et la prolifération microbienne sont limitées par les déficits en carbone et en énergie. D'autre part, les nutriments organiques sont continuellement libérés dans la rhizosphère, stimulant l'activité et la reproduction des micro-organismes. Le développement des communautés de la rhizosphère a de multiples effets directs et indirects sur la production de biomasse végétale. De nombreuses bactéries qui colonisent la rhizosphère produisent des composés organiques qui favorisent le développement des racines des plantes. Ils sont responsables de la récupération et de la solubilisation des éléments minéraux (azote, phosphore, calcium), la synthèse des vitamines, des acides aminés, des auxines ou d'autres substances qui inhibent les agents pathogènes des plantes qui stimulent la croissance des plantes. Les effets indirects sont les effets de la communauté microbienne de la rhizosphère sur la structure du sol. En effet, les micro-organismes produisent des polysaccharides qui lient les particules minérales du sol en agrégats. Améliorer la structure du sol en augmentant l'agrégation, améliorant ainsi l'aération du sol, l'infiltration de l'eau et pénétration des racines (**Figure 12**). (Djigal. 2003).

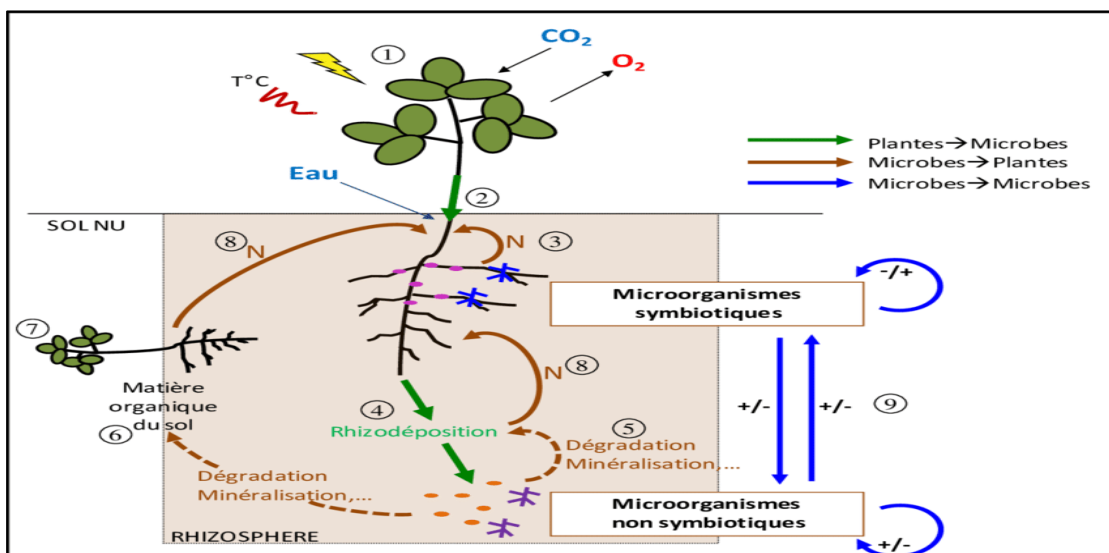


Figure 12 : Représentation schématique des interactions mutualistes entre la plante (autotrophe) et les microorganismes (hétérotrophes) et entre les microorganismes eux-mêmes au sein de la rhizosphère. (1) La plante réalise la photosynthèse grâce à l'énergie lumineuse. (Lepinay, 2013).

7.2.2. Interactions symbiotiques

En plus des interactions avec les microorganismes de la rhizosphère, les racines des plantes établissent également des relations symbiotiques spécifiques avec certains microbes du sol. Les deux principaux types d'associations qui peuvent exister sont les associations mycorhiziennes et la symbiose fixatrice d'azote. (Djigal. 2003)

A/ symbioses mycorhiziennes

Les mycorhizes sont des associations bénéfiques entre les racines des végétaux et les filaments mycéliens des champignons supérieurs (**figure 13**). (Djigal. 2003). Les fonctions mycorhiziennes sont essentielles dans tout ou partie du cycle de la plante hôte, notamment mais pas exclusivement la nutrition. Ils favorisent l'absorption des éléments minéraux mycorhiziens par les racines, améliorant ainsi la nutrition de la plupart des espèces végétales. En retour, les plantes fournissent le carbone nécessaire ; elles ne peuvent pas absorber la lumière du soleil (sous forme de sucres produits par la photosynthèse) à leurs partenaires fongiques hétérotrophes et grâce à cette relation symbiotique, chaque partenaire peut optimiser son développement. (Fortin *et al.* 2016).

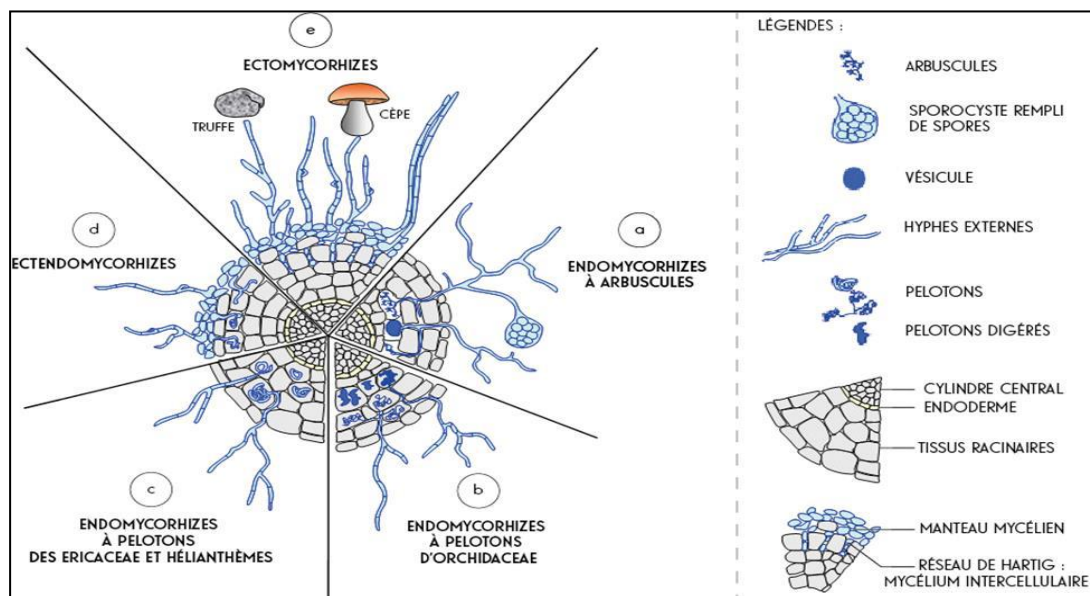


Figure 13. Les principaux types de morphologie mycorhiziennes, représentés sur une coupe transversale de racine (Le Tacon, 1978).

B/ Symbioses fixatrices d'azote

Deux groupes de bactéries ont été identifiés comme fixateurs d'azote associés aux plantes supérieures. Ce sont des bactéries appartenant aux genres *Rhizobium* et *Frankie*. (Djigal. 2003). Ce sont des associations spécifiques, puisqu'elles impliquent un système de reconnaissance mutuelle entre les deux partenaires. La plante exsude dans le milieu des flavonoïdes qui activent les gènes de la nodulation des bactéries provoquant la synthèse d'une molécule signale, cette dernière déclenche chez la plante des processus qui permettent la pénétration des bactéries dans la racine et la formation de nodules (**figure14**). Les symbioses fixatrices de l'azote sont extrêmement importantes dans le maintien de la fertilité de sol, elles sont utilisées dans les pratiques agricoles pour augmenter les rendements des cultures. (Djigal. 2003).

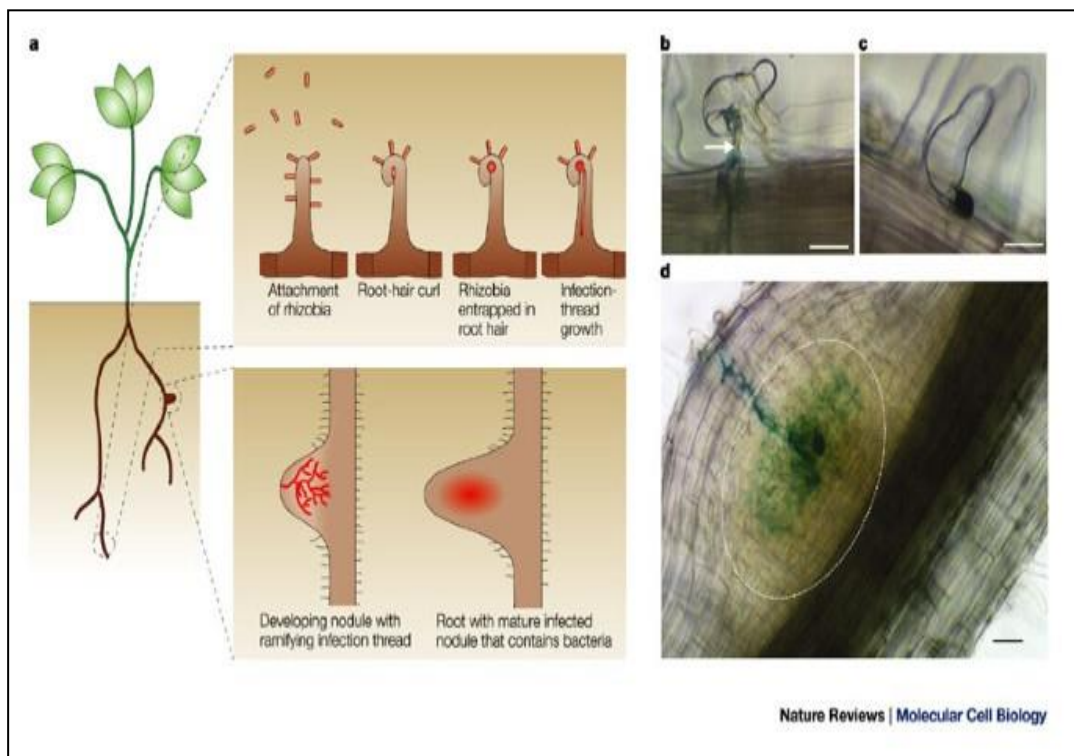


Figure14: Processus de la nodulation (Oldroyd, *et al*, 2004).

7.3/ Interactions entre les microorganismes de la rhizosphère

Les interactions entre les microorganismes sont nombreuses et très intenses, ces interactions sont catalysées par les exsudats racinaires qui favorisent certains groupes de microorganismes au dépend d'autres au sein de la communauté microbienne. (CURL *et al* 1986). Les principales interactions sont les suivantes :

7.3.1/ Commensalisme

Le commensalisme existe au niveau de la rhizosphère, notamment par modification microbienne des conditions environnementales (humidité, pH, potentiel osmotique, etc.), créant ainsi un climat favorable au développement d'un autre microorganisme. De plus, certains organismes dégradent ou neutralisent les substances toxiques, favorisant ainsi la croissance d'autres organismes. (Nehem. 2008).

7.3.2/ Mutualisme

Le mutualisme est une relation mutuellement bénéfique avec des micro-organismes partenaires, par exemple: de *Proteus vulgaris* qui a besoin de biotine, mais qui synthétise l'acide nicotinique requis par *Bacillus polymyxa* qui le transforme en biotine. (Barroca. 2005).

7.3.3/ L'Antagonisme

En écologie, le terme antagonisme fait référence à l'inhibition ou à l'effet néfaste d'un organisme sur un autre dans une population mixte de micro-organismes. L'antagonisme se manifeste généralement sous forme de compétition, d'hyper parasitisme, de production de sidérophores ou d'antibiotiques. (CURL *et al* 1986)

7.3.4/ Compétition

La compétition entre deux ou plusieurs micro-organismes concerne les nutriments, l'espace ou d'autres facteurs environnementaux qui limitent la croissance. L'effet sélectif des exsudats racinaires sur la microflore serait le résultat d'une compétition entre les souches à croissance lente et les souches à croissance rapide, ces dernières étant particulièrement favorisées dans la rhizosphère. (Nehem. 2008.)

CHAPITRE 03 :

SOLUBILISATION DE

PHOSPHORE PAR LES

MICROORGANISMES

1/ Solubilisation du phosphore

Le phosphore est l'élément le plus limitant pour les plantes qui sont capables seulement d'absorber ses formes solubles mono- et dibasiques (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}) (Ramos *et al.* 2008, Keneni *et al.* 2010). Il est présent sous forme de composés métalliques liés au fer, à l'aluminium, ou au silicium dans les sols acides ou avec le carbonate de calcium dans les sols alcalins (Whitelaw, 1999).

Les composés phosphatés insolubles peuvent être solubilisés par des acides organiques et une grande variété des enzymes phosphatases produites par des plantes et des micro-organismes (Sharma, 2006). La solubilisation des phosphates est principalement due à la production d'acide des bactéries solubilisant les phosphates qui libèrent dans le milieu, des acides tels que: malique, glyoxalique, succinique, fumarique, tartrique, alpha, céto butyrique, acides oxalique, citrique, 2-cétogluconique et gluconique apportant le pH moyen jusqu'à 2,0. (Kpombrekou *et al.*, 1994).

Bien que de nombreux organismes aient été rapportés pour solubiliser la forme liée de phosphate, les facteurs environnementaux influencent également la conversion du phosphore insoluble en phosphore soluble. (Halder *et al.*, 1990).

Les PSB constituent un groupe de PGPR capables de solubiliser les formes de phosphate complexes dans les sols vers des formes assimilables par les végétaux. (Sharma *et al.* 2007). Parmi les bactéries possédant cette activité, les actinomycètes occupent une place de choix (Jiang, *et al.* 2005) (**Figure 15**), illustre l'action des microorganismes sur la solubilisation de Phosphore (P).

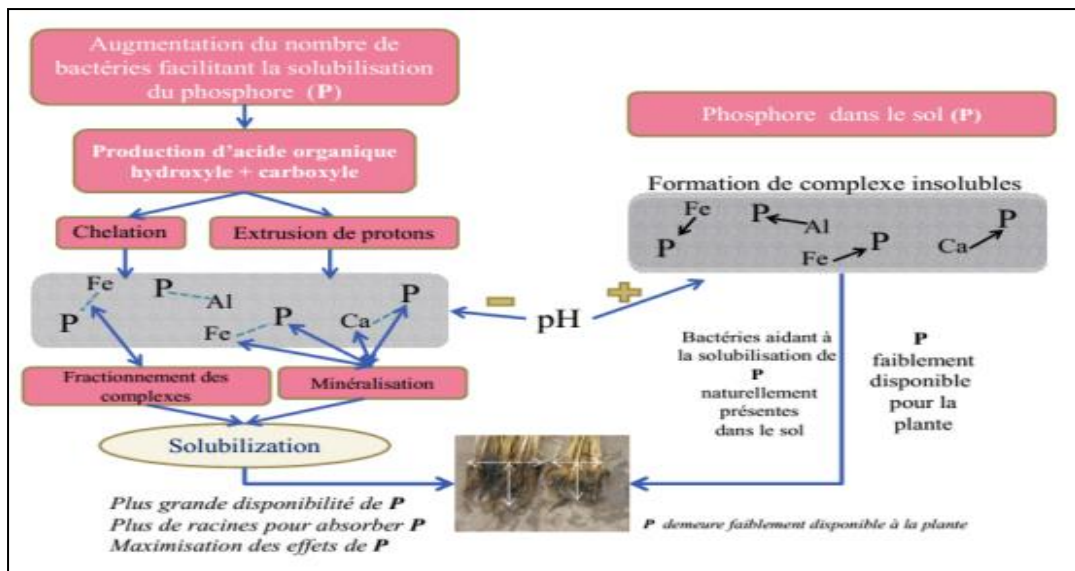


Figure 15: solubilisation du phosphore par l’action des micro-organismes (Lemanceau, Pet al 2006)

2/ Mécanismes de la solubilisation du phosphore par les microorganismes

Les PSB sont capables de dissoudre le phosphore organique ou inorganique en utilisant plusieurs mécanismes: abaisser le pH du sol en produisant des acides organiques, en libérant des protons et en produisant une minéralisation phosphatase acide (**figure 16**). (Prabhu *et al.* 2019).

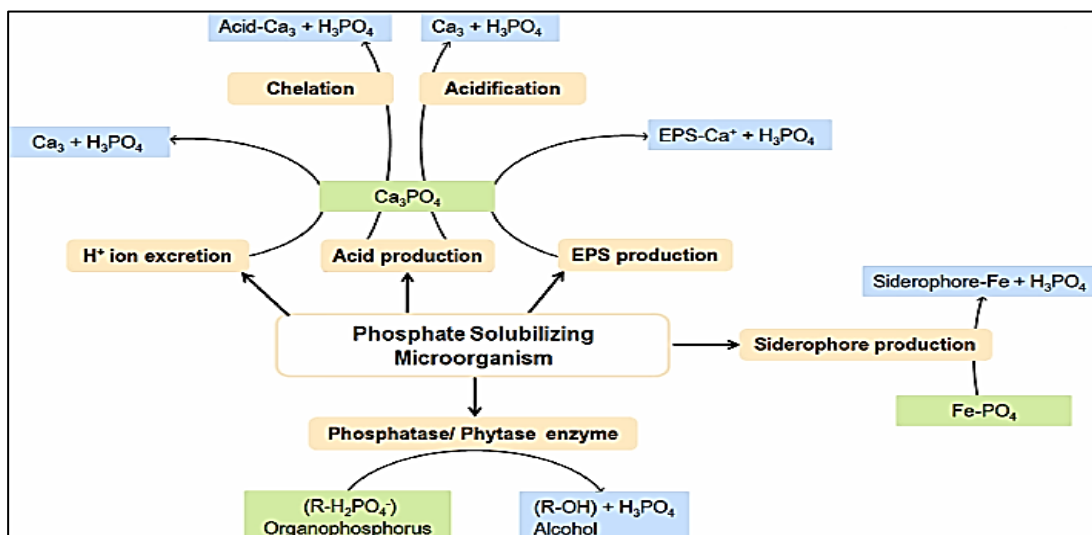


Figure 16 : Mécanismes de solubilisation des phosphates inorganiques et organiques Par les microorganismes. (Prabhu et al. 2019).

3/ Solubilisation du phosphate minéral

a-Par les acides organiques

Il est généralement connu que la libération d'acides organiques par les PSM a été rapportée comme mécanisme principal de solubilisation du phosphate inorganique. La quantité du P soluble libéré dépend de la force et du type d'acide organique produit (Rodriguez *et al.*, 1999). Les acides organiques sont les produits des métabolismes microbiens, principalement par respiration oxydative ou par fermentation de sources comme le glucose (**Tableau 04**). (Kumar *et al.* 2016 ; Gowami *et al.* 2019).

-**L'acide gluconique** semble être l'agent le plus fréquent de la solubilisation du Pi. Il est considéré comme le principal acide organique produit par les PSB telles que *Pseudomonas sp.*, *Erwinia herbicola*, *Pseudomonas cepacia* et *Burkholderia cepacia* (Behera *et al.* 2014; Satyaprakash *et al.* 2017).

-**L'acide 2-cétogluconique** est également produit par des souches PGPR telles que *Rhizobium leguminosarum*, *Rhizobium meliloti* et *Bacillus firmus* (Kim *et al.* 2003). Des souches de *Bacillus licheniformis* et *B. amylolichefaciens* produisent des mélanges d'acides lactiques, iso butyrique et acétique.

D'autres acides organiques, tels que l'acide glycolique, oxalique, malonique, fumarique, tartrique, propionique et succinique, ont également été identifiés (Kumar *et al.* 2016).

Tableau 05 : Quelques acides organiques produits par les PSB (Kumar et al.

Acide organique	Bactérie productrice	Références
Acide gluconique	<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas cepacia</i> , <i>Erwinia herbicola</i> , <i>Burkholderia cepacia</i> <i>Enterobacter intermedium</i> <i>Bacillus spp.</i>	Oteino et al., 2015 Babu-et al., 1995 Liu et al., 1992 Zhao et al., 2014 Kim et al., 2002 Saeid et al., 2018
Acide 2-cétogluconique	<i>Rhizobium leguminosarum</i> , <i>Rhizobium meliloti</i> , <i>Bacillus sp.</i> <i>Enterobacter intermedium</i>	Srishty et al., 2019 Barman et al. 2019 Gull et al., 2004 KIM et al., 2003
Acide acétique	<i>Pseudomonas sp.</i> <i>Enterobacter sp.</i>	Rfaki et al., 2020
Acide citrique	<i>Pseudomonas sp.</i> <i>Serratia marcescens</i>	Rfaki et al., 2020 Mohamed et al., 2018
Acide lactique	<i>Bacillus sp.</i> <i>Bacillus amylolichefaciens</i>	Saeid et al., 2018 Kim et al., 2017
Acide propionique	<i>Bacillus megaterium</i>	Gull et al., 2004 Chen et al., 2006
Acide iso valérique	<i>Bacillus amylolichefaciens</i>	Kim et al., 2017
Acide iso butyrique	<i>Bacillus licheniformis</i> , <i>Bacillus amylolichefaciens</i>	Behera et al., 2014

Une fois ces acides organiques produits, ils peuvent solubiliser le P par plusieurs actions possibles : chélation, acidification, concurrence pour les sites d'adsorption etc.

❖ **Acidification**

La production d'acides organiques diminue le pH et aide à la transformation des formes divalentes et trivalentes non assimilables du phosphate aux formes monovalentes assimilables (Rodríguez *et al.*, 1999 ; Khan *et al.* 2009 ; Kalayu, 2019).

❖ **Chélation**

La chélation par définition est un processus physico-chimique au cours duquel est formé un complexe, le chélate : « chélateur-cation (ou atome) ». Il est à noter que les acides organiques (acide humique, acide fulvique etc.) fonctionnent comme des chélateurs à travers leurs groupements hydroxyle (-OH) et carboxyle (-COOH). Ces groupements détachent les cations (Al⁺, Fe⁺⁺, Ca⁺⁺) qui sont liés au P, conduisant à la libération de formes assimilables du phosphate (Kalayu, 2019 ; Prabhu *et al.* 2019).

b. Par les acides inorganiques

Les acides inorganiques tels que sulfurique, nitrique et carbonique peuvent également abaisser le pH et donc solubiliser le phosphate dans le sol. Certaines espèces bactériennes sont capables de le produire, mais leur efficacité et leur contribution à la libération de P assimilable dans les sols semblent faibles et moins efficaces. (Kumar *et al.* 2016).

2.1.2. Minéralisation du phosphate organique

Le phosphore organique peut constituer de 4 à 90 % du phosphore total du sol et son effet de solubilisation est aussi appelé : minéralisation. La dégradabilité des composés organique du P dépend principalement du potentiel physico-chimique et biochimique du sol.

A titre d'exemple, les acides nucléiques, les phospholipides, et les phosphates de sucre se décomposent facilement. Cependant, l'acide physique, les polyphosphates et les phosphonates se décomposent plus lentement (Rodríguez *et al.*, 1999 ; Maharajan *et al.* 2018).

Selon Behera *et al.* (2014), le P peut être libéré des composés organiques du sol par trois groupes d'enzymes:

- les **Phosphatases** (phosphohydrolases) : qui effectuent la déphosphorylation des liaisons phospho-ester ou phosphoanhydride liés aux matières organiques.
- les **phytases** : qui provoquent spécifiquement la libération de P de l'acide phytique.
- les **phosphonatases** et le **C-P Lyases** : enzymes qui effectuent le clivage de la liaison C-P dans les organophosphonates.

a-Par les Phosphatases (phosphohydrolases)

D'après Khan *et al* ,2009 de nombreux PSB tels que *Emericella rugulosa*, *Serratia marcescens*, *Chaetomium globosum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Proteus mirabilis*, *Burkholderia cepacia*, *Enterobacter aerogenes* et *Citrobacter freundii* ont développé une enzyme libératrice du P_i à partir des complexes organophosphorés, cette enzyme est appelée phosphatase. En fonction de leurs pH optimaux d'activité, ces enzymes sont classées en phosphatases alcalines ($pH > 7$) ou acides ($pH < 6$).

Cette enzyme catalyse l'hydrolyse du phosphate à partir de nombreuses macromolécules (alcools primaires, secondaires et cycliques, phénols et amines). (**Figure 17**).

b-Phytase

Les phytases des PSB permettent la libération du P assimilable à partir des phytates, principales formes organiques du P dans le sol. (**Figure 17**) (Behera *et al.* 2014 ; Satyaprakash *et al.* 2017; Billah *et al.* 2019).

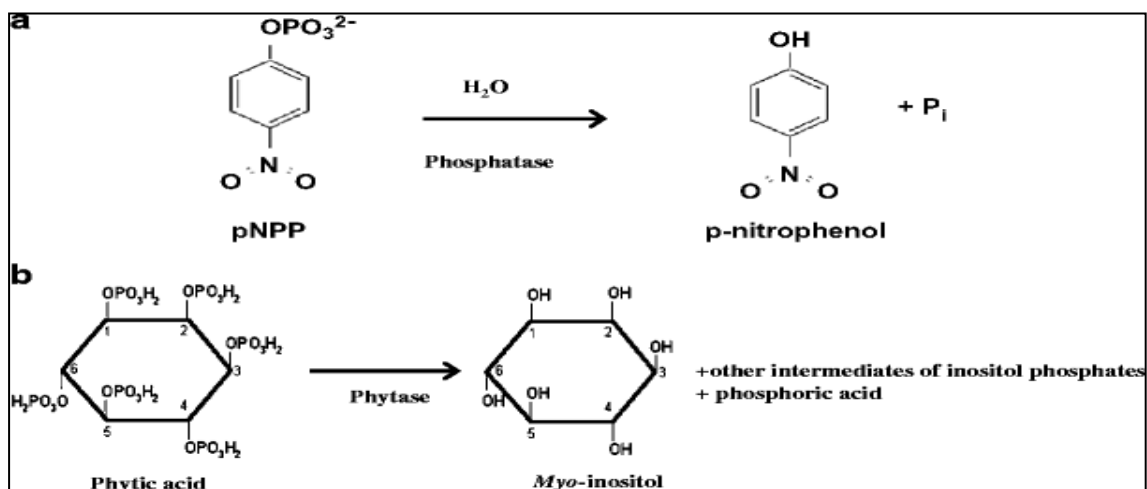


Figure 17 : Réaction catalysée par la phosphatase sur le p-nitrophényl phosphate b. Réaction catalysée par la Phytase sur l'acide phytique (Richardson *et al.* 2009a).

3/ Facteurs influençant la solubilisation microbienne du phosphate

Parmi les facteurs qui influent sur la solubilisation microbienne du phosphate on note ; les interactions avec d'autres micro-organismes dans le sol, l'étendue de la végétation, les conditions écologiques, le type de sol dans la zone climatique, le type de plante, les pratiques agronomiques, les systèmes d'utilisation des terres et les propriétés physicochimiques du sol (p. ex. matière organique et pH). (Alori, *et al* 2017).

Le phosphore est solubilisé plus rapidement dans les climats chauds et humides et plus lentement dans les climats frais et secs. Un sol bien aéré permettra plus facilement une solubilisation rapide du phosphore par rapport à un sol humide saturé (Alori, *et al* 2017). Récemment, (Zhang, *et al* 2014) ont rapporté que l'ajout de petites quantités de phosphore inorganique à la rhizosphère pourrait entraîner la minéralisation de l'acide phytique par les bactéries et ainsi améliorer la nutrition des plantes en phosphore. La chaux et le compost, utilisés comme amendement du sol, ont également eu des effets positifs sur les solubilisants de phosphate. (Alori, *et al* 2017).

La richesse et la diversité des populations de bactéries solubilisants du phosphore, selon (Azziz, *et al* 2012), étaient plus abondantes et diversifiées après la rotation des cultures. Un sol riche en matière organique favorisera la croissance microbienne et favorisera donc la solubilisation microbienne du phosphore. Les valeurs de pH du sol entre 6 et 7,5 sont les meilleures pour la disponibilité du P, car à des valeurs de pH inférieures à 5,5 et entre 7,5 et 8,5, le P ne se fixe pas par l'aluminium, le fer ou le calcium et, par conséquent, n'est pas disponible pour l'utilisation des plantes. (Alori, *et al* 2017)

Une corrélation négative a été observée entre la quantité de phosphate solubilisée par *B. cepacia* et la chute de pH associée à ce processus. À pH 3.12, 452 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ de phosphore ont été solubilisés, et lorsque le pH était de 4.95, 154 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ de P ont été solubilisés. (Alori, *et al* 2017).

La recherche a également montré que la solubilisation microbienne du phosphate dépend en grande partie des types de métabolites produits et de leur vitesse de libération. (Alori, *et al* 2017).

4/ Micro-organismes solubilisant les phosphates

Un grand nombre de microorganismes autotrophes et hétérotrophes du sol ont la capacité de solubiliser les phosphates. Les PSM sont présents dans presque tous les sols, bien que leur nombre varie en fonction du sol et des conditions climatiques (Kucey *et al.* 1989).

Pour la première fois en 1903, la solubilisation du phosphate tricalcique (TCP) a été démontrée par des bactéries du sol en milieu liquide et en milieu solide (Singh, 2011). Cependant, l'étendue de la solubilisation varie selon la source de phosphore inorganique et les micro-organismes impliqués (Singh, 2011).

Les champignons et les bactéries solubilisant le phosphate (PSM) sont connus comme des organismes efficaces pour la solubilisation du phosphate (Reyes *et al.* ,1999). Ainsi, les PSM provoquent la libération de nutriments dans le sol dans des proportions naturellement équilibrées et exercent des effets bénéfiques sur le développement des plantes (Glick 1995).

Les micro-organismes solubilisant le phosphate (MSP) ont été considérés comme les meilleurs moyens écologiques pour la nutrition des cultures par le phosphate. Bien que, plusieurs bactéries (*Pseudomonas et Bacillus*) et des souches fongiques (*Aspergillus et Penicillium*) ont été identifiés comme des MSP mais leurs performances dans des conditions *in situ* n'est pas fiable et doit être améliorées soit en utilisant des souches génétiquement modifiées ou des techniques de Co inoculation (Sharma *et al.* 2013). Les bactéries solubilisant les phosphates (PSB) constituent (1 à 50 %) et les champignons (0,5 à 0,1 %) de la population totale respective (Singh, 2011).

En général, les isolats fongiques présentent une plus grande capacité de P-solubilisation par rapport aux bactéries dans les milieux liquides et solides (Singh, 2011). Les champignons sont capables de pénétrer profondément dans le sol plus facilement que les bactéries et peuvent donc jouer un rôle plus important dans la solubilisation du phosphore dans les sols (Kucey 1983). De plus, il a également été rapporté que les actinomycètes *Micromonospora, Nocardia et Streptomyces* solubilisent les phosphates. Des levures telles que *Torula sp* qui n'est généralement pas présent dans les sols a également été isolé du compost et caractérisé pour la solubilisation du TCP. (Singh *et al.* 1980).

4.1/ Champignons solubilisant les phosphates

On a également signalé qu'un grand nombre de champignons solubilisent les formes insolubles de phosphore. Ceux-ci incluent *Aspergillus*, *Candida*, *Penicillium* *Cladosporium* et *Paecilomyces Rhizopus*, (Sheshadari *et al.* 2000). Ces PSF sont bien connus pour leur capacité à solubiliser les phosphates minéraux en raison de leur capacité à produire des acides organiques (Khan *et al.* 2010), et notamment certaines espèces d' *Aspergillus* et *Penicillium* ont été testées par inoculation directe dans le sol afin de solubiliser la phosphore de roche . (Vassilev *et al.* 1997 ; Singh, 2011). L'inoculation de PSF et de champignons mycorhiziens améliore également les propriétés physico-chimiques, biochimiques et biologiques du sol amendé en phosphore de roche. (Caravaca *et al.* 2004 ; Singh, 2011).

Les champignons mycorhizes arbusculaires (MA) sont connus pour améliorer la nutrition en P des plantes, en particulier dans les sols déficients en P, en piégeant le P disponible en raison de la grande surface de leurs hyphes et de leurs mécanismes d'absorption de P à haute affinité (Moose 1980 ;Singh, 2011).

4.2/ Bactéries solubilisant les phosphates

Une vaste gamme de bactéries du sol, y compris les actinomycètes aérobies et anaérobies, sont capables de solubiliser diverses formes de composés de phosphate inorganique insolubles, tels que le TCP, le phosphate dicalcique, l'hydroxyapatite et le phosphore de roche (Sulbaran *et al.* 2009 ;Singh, 2011).

Les principaux genres impliqués dans la solubilisation des phosphates minéraux sont :

Pseudomonas , *Bacillus* , *Rhizobium* , *Burkholderia* , *Achromobacter* , *Agrobacterium*, *Erwia* *Microccous* *Aerobacter* , *Flavobacterium* , *Alcaligenes* , *Escherichia* , *Serratia* et *Xanthomonas* sp. . (Farhat *et al.* 2009, Singh, 2011).

La plupart des PSB ont été isolés de la rhizosphère de diverses plantes et sont connus pour être métaboliquement plus actifs que ceux isolés de sources autres que la rhizosphère (Vazquez *et al.* 2000 ; Singh, 2011). La capacité de solubilisation du phosphore chez les bactéries est généralement réduite ou perdue lors de sous-cultures répétées, mais aucune perte de ce type n'a été observée dans le cas de la PSF (Kucey 1983). Tandis que la

capacité de solubilisation de Phosphore du PSB est affectée par de nombreux facteurs physiologiques, dont la source de C et N dans le milieu, la source minérale, le pH, la température d'incubation, l'aération et la période d'incubation. (Taiwo *et al* 2008, Singh, 2011).

La population de PSB dépend principalement de différentes propriétés du sol telles que les propriétés physiques et chimiques, la matière organique et la teneur en P (Kim *et al.* 1998). Les Souches de *Pseudomonas* sp. sont capables de libérer 162 µg/ml de phosphate inorganique dans le milieu contenant du TCP. (Santhi 1998). Les souches de *Bacillus* sp. connus pour leurs capacités de solubilisation des phosphates minéraux sont : *B. polymyxa*, *B. subtilis*, *B. brevis*, *B. circulans*, *B. megaterium*, *B. mesentericus*, *B. mycoides*, *B. pulvifaciens*, etc. (Swain *et al* 2009, Singh, 2011).

Les actinomycètes comme PSM présentent un intérêt particulier car ces bactéries sporulantes filamenteuses à Gram positif peuvent prospérer dans des environnements extrêmes (Pathom-Aree *et al* 2006) et produisent également diverses substances favorisant la croissance des plantes (Jain *et al* 2007). De nombreux chercheurs ont isolé des souches d'actinomycètes capables de solubiliser les phosphates. (Hamdali *et al.* 2008, Singh, 2011).

Beaucoup de chercheurs ont utilisés des cultures complexes de bactéries et de champignons pour améliorer la solubilité du phosphore, mais l'efficacité de tels inoculant mixtes dépend de la compatibilité entre les micro-organismes. Ils ont trouvé que l'inoculation de *P. striata* et d'*Aspergillus awamori* solubilisait ensemble plus de phosphates que la double inoculation de *B. polymyxa* et d'*A. awamori*. (Kundu *et al* 1981).

MÉTHODOLOGIE

Méthodologie

1. Mise en évidence la solubilisation du phosphore sur milieu solide

Les isolats bactériens sont criblés pour leur capacité de solubilisation du phosphate sur deux milieux de croissance Pikovskaya (PVK) et NBRIP (National Botanical Research Institutes phosphate) contenant 0,5 % de phosphate tricalcique ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) comme source de phosphate insoluble. Après incubation à 28 ± 2 °C pendant 7 jours, le diamètre de la zone claire qui s'est formée autour de la colonie a été mesuré et l'efficacité de solubilisation (SE%) a été exprimée selon Srivastav *et al* (2004) comme suit :

$$\text{L'efficacité de la solubilisation \%} = \frac{(\text{Diamètre de la zone de solubilisation} - \text{diamètre de colonie})}{\text{Diamètre de colonie}} \times 100$$

Tableau06: Composition du milieu NBRIP (National Botanical Research Institutes phosphate) et Pikovskaya(PVK).

Composants	Quantité g/L ⁻¹
NBRIP (National Botanical Research Institutes phosphate)	
-Glucose	20g
-MgSO ₄ 7H ₂ O	0.25g
-Ca ₃ PO ₄ 2	5g
MgCL ₂ 6H ₂ O	10g
-NH ₄ SO ₄	0.15g
-KCL	0.2g
Agar-agar	20g
Pikovskaya(PVK)	
- Extrait de levure	0,5 g
-Glucose	10,0 g
-Ca ₃ PO ₄ 2	5.0g
- Al ₂ (SO ₄) ₃	0,5 g
- KCl	0,2 g
- MnSO ₄	0,1 g
-Agar-agar	15 g

2. Estimation de la solubilisation du phosphate en culture liquide

Des erlenmeyers (250 ml) contenant 50 ml de milieu bouillon NBRIP ou PVK (CS nautique.1999), à pH initial neutre ont étéensemencés en triple par 100 μ l d'inoculum (à $\sim 3 \cdot 10^8$ UFC.ml⁻¹), puis incubés à 28 ± 2 °C sur un agitateur rotatif (150 tr/min) pendant 7 jours. Les cultures ont été récoltées par centrifugation à 5000 rpm pendant 20 min. Le pH final du surnageant a été mesuré, et le **P₂O₅** libéré a été déterminé selon la méthode de Jackson (Jackson 1973).

**ANALYSE DES
TRAVAUX
ANTÉRIEURS**

Analyse des travaux antérieurs

La carence en phosphore (P) est l'un des principaux facteurs limitant la croissance des plantes. De nombreuses études ont été réalisées sur la capacité des rhizobactéries à solubiliser le phosphore. On présente dans ce chapitre une petite sélection.

1. Etude de Suleman *et al*(2018)

Suleman *et al*(2018) ont étudiés la solubilisation du phosphore chez 170 isolats provenant de la rhizosphère du blé cultivé au sud du Pendjab et dans la région de Peshawar(Pakistan). Seulement 15 isolats ont montré une activité de solubilisation du phosphate. Soit un taux de 9 %. Des études antérieures ont également signalé une très faible fréquence de bactéries solubilisant le phosphore dans la population bactérienne totale.

L'indice de solubilisation dans le milieu Pikovskaya variait entre 2,2 et 5,8 alors qu'il variait entre 2 et 15 dans le milieu NBRIP. Par conséquent, le milieu NBRIP est considéré efficace pour la mise en évidence de la solubilisation du phosphate par les microorganismes.

Parmi les bactéries isolées dans cette étude; deux souches codées MS16 et MS32 appartenant respectivement *Pseudomonas* sp. et *Enterobacter* sp. avaient le meilleur indice de solubilisation; 3,2 pour MS16 et 5,8 pour MS32. Ainsi, les deux souches ont fait l'objet d'un dosage quantitatif sur bouillon NBRIP. Le résultat a révélé que la souche de *Pseudomonas* sp. MS16a libéré 280 µg /mL de P suivie par *Enterobacter* sp. MS32 avec 136 µg /mL. La souche MS16 avait un indice de solubilisation (IS) inférieure à celui la souche MS32, mais sur le milieu liquide elle a montré une solubilisation significative (280 µg /mL) supérieure à celle de la MS32 (136 µg /mL) confirmant que la formation d'une zone de halo visible ne peut pas servir de critère fiable pour isoler le PSB. Nautiyal (1999) rapporte que de nombreux isolats qui n'ont pas formé d'halo sur un milieu gélosé ont montré une solubilisation des phosphates dans le milieu de culture liquide.

La solubilisation enregistrée dans le bouillon NBRIP est accompagnée d'une diminution significative du pH jusqu'à 3,58 à partir de 7. Cette acidification est probablement due à la production d'acide organique. Afin d'identifier la nature des acides produits par les deux souches étudiées, le surnageant de culture est analysé par HPLC. Le résultat obtenu révèle que la souche de *Pseudomonas* sp. MS16 a produit de l'acide gluconique (102 µg mL⁻¹), de l'acide acétique (54 µg mL⁻¹) et de l'acide oxalique (48 µg mL⁻¹). Tandis que les principaux acides organiques produits par *Enterobacter* sp. MS32 étaient l'acide acétique (34,8 µg/mL) et l'acide malique (31,8 µg/mL).

Analyse des travaux antérieurs

Dans une seconde étape et afin de déterminer l'effet combiné de la concentration du glucose, du pH et de la température sur l'efficacité de solubilisation; une analyse de données par **RSM** (Méthode des Surfaces de Réponses) a été engagée.

Le graphique RSM a montré que la solubilisation du phosphate augmentait avec la température (**22,5 ° C**) et le pH (**7,0**) jusqu'à un point optimal où une augmentation supplémentaire de la température ou du pH entraînait une diminution de l'activité de solubilisation du P. La concentration du glucose avait une corrélation positive avec la solubilisation du phosphate. *Pseudomonas* sp. **MS16a** enregistré la meilleure solubilisation (**472 µg mL⁻¹**) après trois jours d'incubation à **22,5 °C**, en présence de **1,5 %** de glucose et un pH initial égale à **7, 0**. Cependant, la plus faible solubilisation (**103 µg mL⁻¹**) est enregistrée à une température de **10°C**.

Il est prouvé que la solubilisation du phosphore à lieu par oxydation directe du glucose en acide gluconique par le glucose déshydrogénase liée à la membrane (*gcd*) (Chen *et al* 2015). Pour cela ; le gène du glucose déshydrogénase (*gcd*) a été amplifié par PCR (875 pb) à partir de la souche de *Pseudomonas* sp. **MS16**. L'analyse de séquence a montré une homologie de séquence maximale (83 %) avec le *gcd* de *Pseudomonas fluorescens*. Ce résultat a suggéré que ce gène pourrait contribuer à son activité de solubilisation du P. Néanmoins l'amplification des gènes *pqqD* et *pqqE* n'est pas réussi avec les deux souches testées. Cela signifie que malgré que le P insoluble soit solubilisé par ces souches, les gènes pourraient être différents de ceux rapportés précédemment dans la littérature et certainement d'autres amorces ciblant une partie différente du gène peuvent être utilisées pour amplifier le gène *pqq*.

Analyse des travaux antérieurs

Etude de Lebrazi, *et al*(2020)

Lebrazi *et al*(2020) ont étudié la solubilisation du phosphore chez quatre souches (*Phyllobacterium* sp. *Bacillus* sp. *Agrobacterium* sp. *et Rhizobium* sp.) Isolées, à partir de nodules racinaires d'*Acacia cyanophylla*. Les quatre souches testées étaient capables de solubiliser le phosphate inorganique (TCP) dans les deux milieux testés (NBRIP et PVK). *Bacillus* sp. avait le meilleur taux de solubilisation (**519 µg /ml sur PVK et 782 µg/ml sur NBRIP**) suivi par *Rhizobium* sp. (**480 µg ml/1 sur PVK et 684 µg/ml sur NBRIP**) et *Phyllobacterium* sp. (**410 µg ml/sur PVK, 576 µg /ml sur NBRIP**). Le plus faible taux de solubilisation est enregistré chez *Agrobacterium* sp. (**298µg/ ml sur PVK et 488µg ml/1sur NBRIP**).

L'effet de la source de carbone sur la solubilisation du phosphore a été évalué en présence de cinq sources de carbone différentes. Les résultats obtenus ont montré que le glucose induisait la meilleure solubilisation du TCP, lorsqu'il était utilisé comme source de carbone. Tandis que l'inositol induisait la plus faible solubilisation du TCP. Une diminution du pH a été clairement observée parallèlement à une augmentation de la solubilisation du phosphate, indépendamment des sources de carbone testées. Cette solubilisation s'est toujours accompagnée d'une diminution du pH. Cette corrélation négative entre la solubilisation du phosphate par les isolats testés et le pH du milieu de culture a déjà été rapportée par d'autres études. Lors de la solubilisation, les micro-organismes peuvent transformer les phosphates insolubles en formes solubles par un processus de chélation ou d'acidification de l'espace péri plasmique par oxydation directe du glucose. Cela conduit à la libération de différents acides organiques, tels que les acides acétique, gluconique, glycolique, isobutyrique, isovalérique, lactique, malonique, oxalique et succinique. Ce processus mobilise des composants phosphoriques, notamment avec des engrais inorganiques ajoutés au sol. Cependant, ces composés sont peu relégués en milieu solide contrairement au milieu liquide. L'analyse statistique a montré que l'effet de différentes sources de carbone sur la solubilisation du TCP par les souches testées était significatif. Quant à la source d'azote, le sulfate d'ammonium a donné la meilleure solubilisation par toutes les souches testées. A l'exception de *Phyllobacterium* sp. , qui a enregistré la plus forte solubilisation du phosphate avec le nitrate d'ammonium.

Analyse des travaux antérieurs

3. Etude de Xiao *et al*(2021)

Xiao *et al* (2021) ont étudié la solubilisation de l' AlPO_4 par une souche de *Nguyenibacter* sp. **L1** isolée de la rhizosphère de *Lespedeza bicolor*. Une plante bien adaptée aux sols acides de la Chine. Il est à signaler que le *Nguyenibacter* a été décrite comme étant une bactérie fixatrice d'azote. Le travail de **Xiao *et al* (2021)** a révélé une nouvelle fonction chez cette souche, qui est la solubilisation de l' AlPO_4 . Néanmoins, *Nguyenibacter* sp. **L1** a peu de capacité à solubiliser le Fe-P. La valeur du produit de solubilité (pK_{sp}) de AlPO_4 et de FePO_4 varie de 28 à 32 et de 33 à 35, respectivement. Indiquant ainsi, la plus faible solubilité de ce dernier composé. Au fait, certains champignons ont des capacités différentes à solubiliser les phosphates insolubles (dans l'ordre $\text{Ca-P} > \text{Al-P} > \text{Fe-P}$). L'acidité générée par ces champignons est cohérente avec leur capacité à solubiliser le Ca-P et l'Al-P mais pas le Fe - P. *Nguyenibacter* sp. **L1** ne peut donc être incapable de solubiliser le Fe-P en raison de la faible solubilité de ce dernier.

L'inoculation du milieu de culture contenant l' Al-PO_4 avec *Nguyenibacter* sp. **L1** a nettement augmenté la concentration de P disponible par rapport à témoin (CK) et (*E. coli*). Cette augmentation de la concentration de P disponible dans le milieu s'accompagnait d'une diminution du pH. Bien que l'inoculation avec *Nguyenibacter* sp. **L1** a également diminué de manière significative le pH du milieu de culture contenant Fe-P, elle avait peu d'effet sur la concentration de P disponible.

Pour étudier l'effet du pH sur la solubilité de l'Al-P, le pH du milieu de culture a été ajusté artificiellement de **5,5** à **2,5** sans inoculation avec *Nguyenibacter* sp. **L1**. Dans cette condition, la concentration de P disponible dans le milieu n'a augmenté que de **6,48** à **65,53** mg L^{-1} . Cette augmentation due à l'ajustement artificiel du pH était bien inférieure à celle du milieu inoculé avec *Nguyenibacter* sp. **L1**. Ces résultats suggèrent que la réduction du pH est l'un des mécanismes responsables de la capacité de solubilisation de l'Al-P de *Nguyenibacter* sp. **L1**. Bien que d'autres mécanismes, tels que la sécrétion d'acide organique, puissent également être impliqués dans la solubilisation de l'Al-P par *Nguyenibacter* sp. **L1**. Au fait, les acides organiques peuvent entrer en compétition avec les cations liant les phosphates pour libérer du P. La sécrétion d'acides organiques est généralement considérée comme le principal mécanisme sous-tendant l'action de mobilisation du lysozyme sur le P insoluble. La sécrétion d'acides citrique, gluconique, succinique, lactique et propionique par les PSB a été fréquemment rapportée dans des études

Analyse des travaux antérieurs

antérieures. Ces acides organiques sécrétés par les PSB peuvent augmenter la mobilité du P insoluble (principalement chélate avec Ca^{2+} , Fe^{3+} et Al^{3+}) par l'intermédiaire de leurs groupements hydroxyle et carboxyle ou par la libération de protons, convertissant ainsi le P insoluble en formes solubles. Dans cette optique, et afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la solubilisation de l'Al-P par *Nguyenibacter* sp. **L1** **Xiao et al(2021)** ont identifié les acides organiques produits dans le milieu culture. Les résultats obtenus montre que l'acide gluconique avait la concentration la plus élevée, jusqu'à environ 15g/L par rapport aux autres acides organiques. Ces résultats suggèrent que *Nguyenibacter* sp. **L1** solubilise l'Al-P via deux mécanismes: par diminution du pH du milieu de culture, et par sécrétion d'acide gluconique. Lorsque le pH du milieu de croissance est diminué à un niveau équivalent à celui obtenu par inoculation avec *Nguyenibacter* sp. L1, l'augmentation résultante du P disponible dans le milieu de culture était bien inférieure à celle observée suite à l'inoculation avec *Nguyenibacter* sp. **L1**. De plus, l'ajout manuel d'acide gluconique au milieu de culture sans ensemencement avec *Nguyenibacter* sp. **L1** a entraîné une plus grande solubilisation de l'Al-P par rapport à la seule diminution du pH du milieu. La sécrétion d'acide gluconique pourrait donc jouer un rôle plus important dans la solubilisation de l'Al-P par *Nguyenibacter* sp. **L1** que la diminution du pH du milieu de culture.

Parallèlement, une grande quantité d'acide gluconique et une concentration de P disponible plus élevée ont été observées dans un milieu de culture inoculé avec *Nguyenibacter* sp. **L1** contenant du glucose comme source de carbone. Lorsque le fructose était fourni comme source de carbone, la quantité de phosphore dissous dérivé de l'Al-P et le niveau d'acide gluconique sécrété étaient nettement réduits. Des études antérieures (Relwani *et al* 2008) rapportent que les différentes sources de carbone ont une grande influence sur les types et les concentrations d'acides organiques produits par les micro-organismes et affectent ainsi la solubilité du phosphore. Ainsi, *Aspergillus niger* sécrète de grandes quantités d'acides organiques pour dissoudre le phosphate lorsque l'amidon est utilisé comme source de carbone par rapport au fructose, lactose, galactose et xylose. Le glucose et le saccharose favorisent une solubilisation du phosphore et une production d'acides organiques significativement plus élevées par *Aspergillus tubingensis*. Chez de nombreuses bactéries, les acides organiques sont produits à partir du métabolisme des sucres, en particulier du métabolisme du glucose en acides gluconiques et 2-cétogluconique forts qui solubilise les phosphates insolubles. Différentes bactéries utilisent différentes sources de

Analyse des travaux antérieurs

carbone et, selon la source de carbone, utilisent des voies métaboliques alternatives pour produire différents acides organique.

CONCLUSION

Conclusion

Conclusion

Le Phosphore est l'un des nutriments essentiels pour la croissance et le développement des plantes. La déficience de cet élément est fréquemment un facteur qui limite la production des cultures dans plusieurs écosystèmes. Malgré la biodisponibilité du phosphore dans le sol la plante ne peut utiliser qu'une petite partie libérée par la minéralisation.

En raison de la quantité limitée de phosphate naturel et du coût de production élevé, l'utilisation de microbes est apparue comme une stratégie alternative pour fournir du phosphore aux plantes. Les micro-organismes du sol solubilisant le phosphate (MSP) ont été considérés comme les meilleurs moyens écologiques pour la nutrition des cultures par le phosphate. Plusieurs bactéries (*Pseudomonas* et *Bacillus*) et des souches fongiques (*Aspergillus* et *Penicillium*) ont été identifiées comme des MSP. Ces dernières sont essentielles dans les fonctions clés du sol. Ils sont nécessaires pour la minéralisation de la matière organique et contribuent à une meilleure structure du sol. Ils sont responsables de maintes transformations chimiques et même physiques qui se déroulent dans les sols. D'autre part, ils agissent directement ou indirectement sur la nutrition des plantes et ils absorbent le phytate comme forme organique de P et libèrent le P inorganique par la réaction des phytases.

La solubilisation microbienne du phosphate est l'une des fonctions qui est devenue un sujet de recherche en raison de son importance pour l'agriculture. Elle peut jouer un rôle important dans la biodisponibilité du phosphate soluble pour les plantes et dans l'amélioration de la croissance et du développement des plantes dans le sol.

La solubilisation du phosphore est une voie prometteuse à développer pour augmenter la production agricole en Algérie et ceci par la sélection des souches performantes.

RÉFÉRENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

1. **Ahemad M., Khan M.S, 2011.** Functional aspects of plant growth promoting rhizobacteria: recent advancements. *Insight Microbiol*, *1*(3), 39-54p.
2. **Azziz G., Bajsa N., Haghjou T., Taulé C., Valverde A., Igual J, 2012.** Abundance, diversity and prospecting of cultivable phosphate-solubilizing bacteria on soils subjected to crop-pasture rotations under no-tillage regime in Uruguay. *Appl. School.* *61*, 320–326p .
3. **Alori E.T, juin 2017.** "Solubilisation microbienne du phosphore et son potentiel d'utilisation dans l'agriculture durable." *Frontières en microbiologie* ,*8*, 971. 2 .
4. **Babu-Khan S., Yeo T.C., Martin, W. L., Duron, M. R., Rogers, R. D., Goldstein, A. H. 1995.** Cloning of a mineral phosphate-solubilizing gene from *Pseudomonas cepacia*. *Applied and environmental microbiology*,*61*(3),972-978p.
5. **BARKER A.V., PILBEAM D.J., 2007.** Handbook of plant nutrition. Books in soils, plants, and the environment; 117P.
6. **Barman S., Das S., Bhattacharya S.S, 2019.** The prospects of bio-fertilizer technology for productive and sustainable agricultural growth. In: Yadav, A. N., Verma P., Kumar V., Sangwan P., Mishra S., Panjiar N., Saxena A. K. (Ed.), *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering. Elsevier*,233-253P.
7. **Bazot S, 2005.** Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récent dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne, *Unité Mixte de Recherche INRAINPL Agronomie Environnement Nancy Colmar*, *176*, 25-26P.
8. **Beaudin I, 2006.** Revue de littérature : la mobilité du phosphore .version
9. **Beaudin I., Michaud A., Beudet P., Giroux M, 2008a.** La mobilité du phosphore : du sol au cours d'eau. Fiche technique n° 1. Québec, *Centre de référence en agriculture et agroalimentaire du Québec*, 8 p.
10. **Behera B.C., Singdevsachan S.K., Mishra R.R., Dutta S.K., Thatoi H.N, 2014.** Diversity, mechanism and biotechnology of phosphate solubilising microorganism in mangrove—A review. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, *3*(2), 97–110P.
11. **Bennai M., benabbas B,2007.** L'amélioration des rendements des céréales par une fertilisation adaptée - aux conditions pédoclimatiques Algériennes. *Constantine*.

12. **Billah M., Khan M., Bano A., Hassan T.U., Munir A., Gurmani A.R., 2019.** Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture. *Geomicrobiology Journal*, **36**(10), 904-916P.
13. **BOCKMAN O., KCRARSTAD O., LIE H O., RICHARDS I, 1990.** Agriculture et fertilisation, les engrais et leurs avantages. *Ed. Norsk hydro a.s.* 258p
14. **Brady N.C .,Weil R.R, 2002,** La nature et les Propriétés des sols, 13e éd. Prentice Hall de l'Inde, *New Delhi*, 960p.
15. **Buehler S., Oberson A., Rao I.M., Friesen D.K., Frossard E, 2002.** Sequential phosphorus extraction from a ³³P-labeled Oxisol in contrasting agricultural systems. *Soil Science Society of America Journal*, **66**(3),868-877P.
16. **Caravaca F, Alguacil M.M, Azcon R ., Diaz G ., Roldan A,2004.** Comparison of the effectiveness of mycorrhizal inoculation and amendment with sugar beet, rock phosphate and *Aspergillus niger* to improve field performance of the leguminous shrub *Dorycnium pentaphyllum* L. *Appl Soil Ecol* **25**(2),169–180P .
17. **Chen W., Yang F., Zhang L., Wang J,2015 .**Sécrétion d'acide organique et efficacité de solubilisation du phosphate de *Pseudomonas* sp. PSB12 : effets des formes de phosphore et des sources de carbone . *Journal de géomicrobiologie.*.
18. **Chen ., Qian., Liu ., Shanjiang, 2019.**Identification and Characterization of the Phosphate-Solubilizing Bacterium *Pantoea* sp. S32 in Reclamation Soil in Shanxi, China. *Frontiers in Microbiology*, **10**, 2171P .
19. **Chen Y.P., Rekha P.D., Arun A. B., Shen F.T., Lai W.A., Young C. C, 2006.** Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. *Applied Soil Ecology*, **34**(1), 33–41P.
20. **Cole J.R., Chai B., Farris R.J., Wang Q., Kulam S.A., McGarrell D.M., Tiedje J.M, 2005.** The Ribosomal Database Project (RDP-II): sequences and tools for high-throughput rRNA analysis. *Nucleic Acids Research*,**33**(1), 294-296P .
21. **Cordell D., Drangert J.O., White S, 2009.**The story of phosphorus: Global food security and food for thought. *Glob. Environ Chang.* **19**(2), 292–305P.
22. **Nautiyal C.S, 1999.** An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS microbiology Letters*,**170**(1), 265-270P.

23. **CURL E.A., TRUELOVE B, 1986.** The rhizosphere. Advanced Series in Agriculture Sciences, 15. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*. 288P .
24. **Djigal D, 2003.** Interactions entre la communauté microbienne du sol (Bactéries et champignons mycorhizes) et les nématodes bactérovores: effet sur la nutrition minérale et la croissance de différentes plantes. *Université cheikh antadiop de Dakar* ,19-22P.
25. **Davet P, 1996.** Vie microbienne du sol et production végétale, *Editions Quae* .
26. **Demers I, 2008.** Formes et disponibilité du phosphore de composts utilisés comme amendements de sols agricoles.
27. **Diatta J., Borowiak K., Szczepaniak W, 2018.** Evaluation of fertilizers solubility and phosphate release in slightly acidic arable soil. *Arch. Agron. Soil Sci*, **64**(8), 1131–1141P.
28. **Dommergues Y, Mangenot F, 1970.** Ecologie microbienne du sol. Masson et Cie édit. *Paris* ,796 pp.
29. **Drouet T.H 2010.** Pédologie, BING-F-302. Ed. *Lagev*, 140p.
30. **DUTIL P, 1976.** La fertilisation phosphatée des sols calcaires. *An.Agro, I.N.A*, **6**(2, 2) :75-80P.
31. **Farhat MB., Farhat A., Bejar W, Kammoun Rq ., Bouchaala K., Fourati A., Antoun H, Bejar S., Chouayekh H, 2009.** Characterization of the solubilization activity of the mineral phosphate of *Serratia marcescens* CTM 50650 isolated from the phosphate mine from Gafsa. *Arch Microbiol* **191**,815–824P.
32. **Fortin J.A., Plenchette C., Piché Y,2016,** Les mycorhizes. L'essor de la nouvelle révolution verte. 2^{ème} éd Québec , *Quae*,10P.
33. **Gagnon E., Beaulieu R, 2002.** Utilisation du phosphore dans les engrais de démarrage. *PRODUCTION VÉGÉTALE*, 58P.
34. **GERVY R, 1970** , Les phosphates et l'agriculture.Edition DUNOD, *Paris*,298P .
35. **Giroux M ., Enright P, 2002.** Concentrations et charges d'azote et de phosphore perdues dans les drains souterrains selon les cultures et les modes de fertilisation. Site de Saint-Lambert-de-Lauzon. Cahiers de l'observatoire de la qualité des sols du Québec, *Institut de recherche et de développement en agroenvironnement Inc*,165 P .
36. **Giroux M., Carrier D., Beaudet P ,1996.** Problématique et méthode de gestion des charges de phosphore appliquées aux sols agricoles en provenance des engrais de ferme. *Agrosol*, **9** (1), 36-45P .

37. **Glick B.R, 2012.** Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications. Hindawi Publishing Corporation, *Scientifica*, 15P
38. **Glick BR ,1995.** Enhancement of plant growth by living free bacteria. *Can J Microbiol* ,**41**(2),145–148P.
39. **Gobran G., Clegg S., Courchesne F ,1998.** Rhizospheric processes influencing the biogeochemistry of forest ecosystems. In : Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks. *Springer Dordrecht* , 107–120P.
40. **Gowami S.P., Maurya B.R., Dubey A.N, 2019.** Role of phosphorus solubilizing microorganisms and dissolution of insoluble phosphorus in soil. *International Journal of Chemical Studies*, **7**(3), 3905-3913.
41. **Gull M., Hafeez F.Y., Saleem M., Malik K. A, 2004.** Phosphorus uptake and growth promotion of chickpea by co-inoculation of mineral phosphate solubilising bacteria and a mixed rhizobial culture. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **44**(6), 623-628P.
42. **Halder A.K ., Mishra A.K., Bhattacharyya P .,Chakrabartty PK,1990.,** Solubilisation de la rochephosphate par Rhizobium et Brady rhizobium. *J. Gen.Appl. Microbiol*, **36**(2) ,81-92P.
43. **Hallmann J ., Qualt-Hallmann A., Mahaffee W.F.,Klopper J.W, 1997.** Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can J. Microbiol*, **43**(10), 895–914.
44. **Hamdali H, Bouizgarne B ., Hafidi M., Lebrihi A., Virolle MJ., Ouhdouch Y ,2008.** Detection of actinomycetes solubilizing natural phosphate from Moroccan phosphate mines. *Appl Sol Ecol* , **38**(11),12–19
45. **Harrison A.F, 1987.** Soil organic phosphorus. A review of world literature. *CAB International*.
46. **Hibbing M.E., Fuqua, C., Parsek, M.R., Peterson S.B, 2010.** Bacterial competition: Surviving and thriving in the microbial jungle. *Nat. Rev. Microbiol.* **8**(1), 15–25PL .
47. **Hinsinger P ., Gobran G.R ., Gregory P.J., Wenzel W ,2005.** Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical process. *New phytologist* **168**(2), 293-303p.

48. **Hinsinger P, Plassard C, Jaillard J. 2006. Rhizosphère** : A new frontier for soil biogeochemistry. *Journal of Geochemical revelance-Plant and soil*, **88(1-3)**, 117-152p.
49. **Hinsinger P, 2001.** Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* **237(2)**, 173-195P
50. **Gobat J.M ., Aragno M .,Matthez W, 2003.** Le sol vivant: bases de pédologie biologique des sols. Presses Polytechniques et Universitaires, *Lausan*. 5-6P.
51. **Jackson ML, 1973,** Analyse chimique du sol. Prentice Hall of India Pvt. Ltd., *NewDelhi*.
52. **Jain PK ., Jain PC, 2007.** Isolement, caractérisation et activité antifongique de *Streptomyces sampsonii* GS 1322. *Indian J Exp Biol* **45**,203–206P .
53. **JIANG Yi.LL., Wen-Jun ., XU., Ping ., Tang S.K., Xu L. H, 2006 .**Study on diversity of actinomycetes under salt and alkaline environments. *Wei Sheng wu xue bao= Acta Microbiologica Sinica*,**46(2)**, 191-195P.
54. **Kalayu G, 2019.** Phosphate Solubilizing Microorganisms:Promising Approach as Biofertilizers. *International Journal of Agronomy*,1-7P
55. **Keneni A., Assefa F., Prabu P.C, 2010.**Isolation of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of faba bean of Ethiopia and their abilities on solubilization insoluble phosphates .*J. Agr. Sci. Tech.* **12(1)** 79-89P.
56. **Khan A.A., Jilani G., Akhtar M.S., Naqvi S.M.S., Rasheed, M. 2009.** Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *J Agric Biol Sci*, **1(1)**. 48–58P.
57. **Khan M.S., Zaidi A., Musarrat J, 2016.** Phosphate solubilizing microorganisms : Principles and applications of microphos technology. Springer International Publishing, *New York*..
58. **Khan M.S., Zaidi A., Wani P.A., Oves M, 2009.** Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils.*Environmental chemistry letters*,**7(1)**, 1–19P.
59. **Kim KY, Jordan D, McDonald GA 1997.** Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizae on tomato growth and soil microbial activity. *Biol Fert Sols*, **26(2)**,79–87P.

60. **Kim K.Y., Hwangbo H., Kim Y. W., Kim H. J., Park K. H., Kim Y. C., Seoung K.Y., 2002.** Organic acid production and phosphate solubilization by *Enterobacter intermedium* 60-2G. *Korean J Soil Sci Fert*, **35**(1), 59-67P.
61. **Kim, K. Y., Hwangbo, H., Park, R. D., Kim, Y. W., Rim, Y. S., Park, K. H., Suh, J. S., 2003.** 2-Ketogluconic Acid Production and Phosphate Solubilization by *Enterobacter intermedium*. *Current Microbiology*, **47**(2), 87-92P.
62. **Kim M. J., Radhakrishnan R., Kang S.M., You Y. H., Jeong E.J., Kim J.G., Lee I.J., 2017.** Plant growth promoting effect of *Bacillus amyloliquefaciens* H- 2-5 on crop plants and influence on physiological changes in soybean under soil salinity. *Physiology and molecular biology of plants*, **23**(3), 571-580P.
63. **Kpombrekou K., Tabatabai MA, 1994.** Effect of organic acids on phosphorus release from phosphate rocks. *Soil science*. **158**(6): 442-453P.
64. **Krafczyk I., Trolldenier G., Beringer, H, 1984.** Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry*, **16**(4), 315-322P.
65. **Kucey RMN, 1983.** Phosphate-solubilizing bacteria and fungi in various cultivated and pristine soils of Alberta. *Can J Sol Sci* **63**(4), 671-678P.
66. **Kucey R.M.N., Janzen H.H., Leggett ME, 1989.** Microbial increase in plant-available phosphorus. *Advances in Agronomy*, **42**, 199-228P.
67. **Kuhad R.C., Singh Surender L., Singh A., 2011.** Phosphate solubilizing microorganisms, in: Singh, A., Parmar, N., Kuhad, Ramesh C. (Eds.), Bioaugmentation, Biostimulation and Biocontrol, Soil Biology, Soil Biology. *Springer Berlin Heidelberg*, 65-84P.
68. **Kumar A., Baby K., Mallick M, 2016.** phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as biofertilizers, *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*, **8**(2), 37-40.
69. **Kundu B.S., Gaur A.C, 1981.** Effect of simple and composite cultures on the solubilization of natural phosphate. *Haryana Agric Univ J Res* **11** 559-562P.
70. **Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., Van Der Putten W.H, 2013.** Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, **11**(11), 789-799P.

71. **Le Tacon F, 1978.** La mycorhization contrôlée et ses possibilités d'application. Les progrès réalisés aux Etats-Unis. *Revue Forestière Française XXX, 30(5)*, 353-362P.
72. **Lebrazi S., Niehaus K., Bednarz H., Fadil M., Chraïbi M., Fikri-Benbrahim K, 2020.** Screening and optimization of indole-3-acetic acid production and phosphate solubilization by rhizobacterial strains isolated from *Acacia cyanophylla* root nodules and their effects on its plant growth. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 18(1)*, 1-12P.
73. **Lemanceau P., Offre P., Mougél C., Gamalero E., Dessaux Y., Moenne-Loccoz Y., Berta G, 2006.** Microbial ecology of the rhizosphere. In: Microbiological methods for assessing soil quality. Bloem, J., Hopkins, D.W. et Benedetti, A. (eds). CABI publishing, Massachusetts, Cambridge, MA, *Etats-Unis.*, 228-230P.
74. **Lepinay C, 2013.** -Etude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes, au sein de la rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Thèse de doctorat. *Université de Bourgogne.Dijon.* 257P.
75. **Li XL., Zhao XQ ., Dong XY ., Ma JF., Shen RF, 2021.** Secretion of Gluconic Acid From *Nguyenibacter* sp. L1 Is Responsible for Solubilization of Aluminum Phosphate. *Front Microbiol 12*
76. **Liu S.T., Lee L.Y., Tai C.Y., Hung C.H., Chang Y. S., Wolfram J. H., Goldstein A.H, 1992.** Cloning of an *Erwinia herbicola* gene necessary for gluconic acid production and enhanced mineral phosphate solubilization in *Escherichia coli* HB101: nucleotide sequence and probable involvement in biosynthesis of the coenzyme pyrroloquinoline quinone. *Journal of Bacteriology, 174(18)*, 5814-5819P.
77. **Lynch JM., Whipps JM, 1990.** Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil, 129*, 1- 10p.
78. **Lynch J.P., Brown K.M, 2001.** Topsoil foraging - An architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant Soil, 237(2)*, 225–237P.
79. **Barroca M, 2005.** Hétérogénéité des relations parasites-oiseaux : importance écologique et rôle évolutif. *Université de Bourgogne*, 3-4P.
80. **Girard M.C.,Water C, 2005.** Sol et environnements. *Dunod, Paris*, 306-317P.
81. **Maharajan T., Ceasar S.A., Ajeesh Krishna T.P., Ramakrishnan M., Duraipandiyar V., Naif Abdulla A.D., Ignacimuthu S, 2018.** Utilization of molecular markers for improving the phosphorus efficiency in crop plants. *Plant Breeding, 137(1)*, 10–26P.

82. **Mahmud K., Missaoui A., Lee K., Ghimire B., Presley HW., Makaju S, 2021.** Manipulation of the rhizosphere microbiome for sustainable agricultural production. *Current Plant Biology*, **27**, 100210P.
83. **Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M, 2013.**The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms, *Rhizosphere microbiome. Impact on health and disease*, **37**(5),635-363P.
84. **Mohamed E.A., Farag A.G., Youssef S.A, 2018.** Phosphate solubilization by *Bacillus subtilis* and *Serratia marcescens* isolated from tomato plant rhizosphere. *Journal of Environmental Protection*, **9**(03),266P.
85. **Moose B, 1980 .** Research on vesicular-arbuscular mycorrhizae for tropical agriculture. Research Bulletin 194, Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, Honolulu, HI, USA, *University of Hawaii*.
86. **Morel R, 1996.** Les sols cultivés. Lavoisier, *deuxième édition*, 378P.
87. **Nehem N, 2008.** Etude des interactions entre *Saccharomyces cerevisiae* et *Oenococcus oeni* : impact sur la réalisation de la fermentation malolactique en cultures séquentielles et mixtes. *Thèse de Doctorat de l'Institut National Polytechnique de Toulouse*, 43-44P.
88. **Oldroyd G.E., Downie J.A, 2004.** Calcium, kinases et signalisation de nodulation chez les légumineuses. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* , **5** (7), 566-576P.
89. **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. *Frontiers in Microbiology*,**6**,745P.
90. **Pathom-Aree W ., Stach J.E., Ward A.C., Horikoshi K, Bull A.T., Goodfellow M, 2006.**Diversité des actinomycètes isolés des sédiments profonds challenger (10 898 m) de la fosse mariana. *Extrémophiles* **10**(3),181–189P.
91. **Pereda Campos M.V ,2008.** Contribution à l'étude des transporteurs de phosphate de la famille PHT1 chez le Peuplier (*Populustrichocarpa* Torr. & Gray) et le champignon ectomycorhizien *Laccariabicolor* (Maire) P. D. Orton. *Thèse de doctorat. Biologie V.*
92. **Pierzynski G.M., Sims J.T., Vance G.F, 2005.** Soils and environmental quality.2end ED, CRC. Pres. *Newyork*, 459P.

93. **Plassard C., Robin A., 2015.** Améliorer la biodisponibilité du phosphore : comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol. *Innovations Agronomiques*, **43**:115-138P.
94. **Plaxton W.C., Tran H.T., 2011.** Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. *Plant Physiol.* **156**(3), 1006–1015P.
95. **PODILE., Appa Rao., KISHORE G., Krishna, 2007.** Plant growth-promoting rhizobacteria. In : Plant-associated bacteria. *Springer, Dordrecht.*, 195-230P.
96. **Prabhu N., Borkar S., Garg S., 2019.** Phosphate solubilization by microorganisms. *Advances in Biological Science Research*, 161– 176P.
97. **Prabhu N., Borkar S., Garg S., 2019.** Phosphate solubilization by microorganisms. *Advances in Biological Science Research*, 161– 176P.
98. **Pradhan N., Sukla L.B., 2006.** Solubilization of inorganic phosphates by fungi isolated from agriculture soil. *African Journal of Biotechnology*, **5**(10).
99. **PRIYA P., SAHI S.V., 2009.** Influence of phosphorus nutrition on growth and metabolism of Duo grass (*Duo festulolium*). *Plant Physiology and Biochemistry.* **47**(1), 31-36P.
100. **Qureshi M. A., Ahmad Z.A., Akhtar N., Iqbal A., Mujeeb F., Shakir M.A., 2012.** Role of phosphate solubilizing bacteria (psb) in enhancing P availability and promoting cotton growth. *The Journal of Animal Plant Sciences*, **22**(1): 204-210P.
101. **Freitas R.P., 2012.** Effet du ver de terre *Aporrectodea caliginosa* sur la croissance des plantes, leur développement et leur résistance aux pathogènes. *Université Paris Est-Créteil Val De Marne*, 19-22 p.
102. **Ramos Solano B.J., Barriuso Maicas M.T., Pereyra de la Iglesia J. Domenech., Gutiérrez Mañero F. J., 2008.** Systemic disease protection elicited by plant growth promoting rhizobacteria strains: relationship between metabolic responses, systemic disease protection, and biotic elicitors. *Phytopathology.* **98**(4), 451-457P.
103. **Relwani L., Krishna P., Reddy MS, 2008.** Effet des sources de carbone et d'azote sur la solubilisation du phosphate par une souche de type sauvage et des mutants induits par les UV d'*Aspergillus tubingensis*. *Courant. Microbiol.*
104. **Reyes I., Bernier L., Simard R.R., Antoun H., 1999.** Effet de la source d'azote sur la solubilisation de différents phosphates inorganiques par un isolat de *Penicillium rugulosum* et deux mutants induits par les UV. *FEMS Microbiol Écol* **28**, 281–290P.

105. **Rfaki A., Zennouhi O., Aliyat F. Z., Nassiri L., Ibjibijen J, 2020.** Isolation, selection and characterization of root-associated rock phosphate solubilizing bacteria in moroccan wheat (*Triticum aestivum* L.). *Geomicrobiology Journal*, **37**(3), 230–241P.
106. **Richardson A.E, 1994.** Soil microorganisms and phosphorus availability. In: Pankhurst CE, Doube BM, Gupta VVSR, Grace PR (eds) Management of the soil biota in sustainable farming systems. *CSIRO Publishing, Melbourne*, 50–62P.
107. **Richardson A.E., Hocking P.J., Simpson R.J., George T.S, 2009.** Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus. *Crop Pasture Sci*, **60**(2), 124–143P.
108. **Ricklefs R., Miller G, 2005.** Ecology. De Boeck Larcier, *Bruxelles*.
109. **Rodríguez H., Fraga R, 1999.** Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, **17**(4-5), 319-339P.
110. **Saeid A., Prochownik E., Dobrowolska-Iwanek J, 2018.** Phosphorus solubilization by *Bacillus* species. *Molecules*, **23**(11).
111. **Santhi V, 1998.** *Mechanism of mineral phosphate solubilization and growth promotion by diverse bacteria* (Doctoral dissertation, *University of Agricultural Sciences*).
112. **Satyaprakash M., Nikitha T., Reddi E.U.B., Sadhana B., Satya Vani S, 2017.** A Review on Phosphorous and Phosphate Solubilising Bacteria and Their Role in Plant Nutrition. *Int.J.Curr.Microbiol.App.Sci*, **6**(4), 2133-2144P.
113. **Schröder P., Hartmann A, 2003.** Global Soils: New Developments in Rhizosphere Research. *J. Soils & Sediments*, **3** (4). 227P.
114. **Schroth MN, Hancock JG ,1981.** Selected topics in biological control. *Annu Rev Microbiol* **34**, 453-476 Schroth MN, Hancock JG ,1982. Disease suppressive soil and root colonizing bacteria. *Science*, **216**(4553), 1376-1381P.
115. **Sharma K, 2006.** In: Manual of Microbiology. Isolation, Purification and Identification of Bacteria. Ane Books Pub. *New Delhi*, 41P.
116. **Sharma K., Dak G., Agrawal A., Bhatnagar M., Sharma R, 2007.** Effect of phosphate solubilizing bacteria on the germination of *Cicer arietinum* seed sand seedling growth. *J. Herb. Med. Toxicol*, **1**(1): 61-63P.

117. **Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi, T.A., 2013.** Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *SpringerPlus* 2(1), 1-14. P.
118. **Shen J., Yuan L., Zhang J., Li H., Bai Z., Chen X., Zhang W., Zhang F, 2011.** Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiol*, **156** (3), 997–1005P.
119. **Sheshadari S, Kumarasamy R, Lakshminarasimham C, Ignacimuthu S 2000.** Solubilisation des phosphates inorganiques par *Azospirillum halopraeferans* . *Curr Sci* **79**: 565–567P
120. **Nunes C.S., Kumar V, 2018.** Enzymes in human and animal nutrition : principles and perspectives. Elsevier Inc, *Academic Press*.
121. **Singh CP, Mishra MM, Yadav KS, (1980).** Solubilisation des phosphates insolubles par les champignons thermophiles. *Ann Microbiol*, **131**: 289-296P
122. **Singh A; Parmar N; Kuhad R. C, Ward O. P, 2011.** Bioaugmentation, biostimulation, and biocontrol in soil biology. In : Bioaugmentation, biostimulation and biocontrol. *Springer, Berlin, Heidelberg*, 1-23P.
123. **Solvar F., Desfontaines L., Sierra J, 2021.** Détermination du phosphore biodisponible dans les sols ferrallitiques de Guadeloupe (*Doctoral dissertation, INRAE*).
124. **Srishty A.S.C., Kaur P, 2019.** Phosphate Solubilisation Potential of Screened Nitrogen Fixing *Rhizobium leguminosarum* Strains Isolated from Nodules of Pea Plant. *Ind. J. Pure App. Biosci*, 7(5), 360-363P.
125. **Srivastav S., Yadav K.S., Kundu B.S, 2004.** Prospects of using phosphate solubilizing *Pseudomonas* as biofungicide. *Indian Journal of Microbiology*, **44**(2), 91-94P.
126. **Srivastav S., Yadav K.S., Kundu B.S, 2004.** Prospects of using phosphate solubilizing *Pseudomonas* as biofungicide. *Indian Journal of Microbiology*, **44**(2), 91-94.
127. **Subba R .N .S ,1988.** Phosphate solubilizing micro-organism. In: Biofertilizer in agriculture and forestry. *Regional Biofertilizer Development Centre, Hissar, India*, 133–142P.

128. **Sulbarán M, Pérez E., Ball M.M, Bahsas A., Yarzabal L.A, 2009** Characterization of mineral phosphate solubilization activity of *Pantoea agglomerans* MMB051 isolated from iron-rich soil in southeastern Venezuela (State of Bolivar). *Curr Microbiol*, **58**, 378–383P .
129. **Suleman M., Yasmin S., Rasul M., Yahya M., Atta B.M., Mirza M.S, 2018.** Phosphate solubilizing bacteria with glucose dehydrogenase gene for phosphorus uptake and beneficial effects on wheat. *PloS one*, **13**(9), e0204408.
130. **Swain MR., Ray R.C, 2009.** Biocontrol and other beneficial activities of *Bacillus subtilis* isolated from cow dung microflora. *Res. microbial* **164**:121–130P .
131. **Taiwo LB., Ogundiya M, 2008.** Microbial solubilization of Ogun rock phosphate in the laboratory and in soil. *Afr J Microbiol Res* **2**,308–312P.
- 132.**Turner B., Frossard E., D.S.B., 2005.** Organic phosphorus in the environment. *CABI Publishing, UK*.
133. **Vassilev N, Toro M., Vassilev M, Azcón R, Barea J.M, 1997.** Solubilization of rock phosphate by immobilized cells of *Enterobacter* sp. under fermentation and soil conditions. *Biores Technol* **61**(1), 29–32P.
134. **Vazquez P., Holguin G., Puente EM., Lopez-Cortes A, Bashan Y, 2000.** Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semi-arid coastal lagoon. *Biol Fertil Soils* **30**(5),460-468P.
135. **Wang D., Lv S., Jiang P., Li Y, 2017.** Roles, Regulation, and Agricultural Application of Plant Phosphate Transporters. *Front. Plant Sci.* **8**, 1–14P.
- 136.**Wang X., Shen J., Liao H, 2010.** Acquisition ou utilisation, qu'est-ce qui est le plus critique pour améliorer l'efficacité du phosphore dans les cultures modernes ?. *Sciences végétales*, **179** (4), 302-306P.
- 137.**Whitelaw M.A, 1999.** Growth promotion of plants inoculated with phosphate solubilizing fungi. *Adv. Agron*, **69**, 99-144P
- 138.**Yadav B.K., Verma A, 2012.** Phosphate solubilization and mobilization in soil through soil microorganisms under arid ecosystems, the functioning of ecosystems. *Rijeka,Intech*, 93-108P.
- 139.**Zapata F., Roy R.N, 2004.** Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable.

140. **Zemoura A, 2005.** Etude comparative de quelques méthodes de dosage du phosphore assimilable des sols calcaires en région semi-aride (w. de Batna). *Thèse MAG, Batna (Algérie)*, 194P.
141. **Zhang L., Ding X., Chen S., He X., Zhang F., Feng G, 2014.** La réduction du rapport carbone/phosphore peut améliorer la minéralisation microbienne de la phytine et réduire la concurrence avec le maïs pour le phosphore. *J. Plant Interact.*
142. **Zhao K., Penttinen P., Zhang X., Ao X., Liu M., Yu X., Chen Q, 2014.** Maize rhizosphere in Sichuan, China, hosts plant growth promoting *Burkholderia cepacia* with phosphate solubilizing and antifungal abilities. *Microbiological Research*, **169**(1), 76-82P.

Site web

1/<https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=7578#> consulte le 06/05/2022

2/https://www.supagro.fr/ress-pepites/sol/co/1_2_PK.html# consulte le 06/05/2022