كلية العلوم و التقنيات فاس
ⵜⴰⵖⵉⵡⴰⵏⵜ ⵏ ⵜⵎⴰⵙⵙⴰⵏⵉⵏ ⴷ ⵜⵙⵏⵉⴳⵉⵜⵉⵏ
Faculté des Sciences et Techniques de Fès

جامعة سيدي محمد بن عبد الله
ⵜⴰⵙⴷⴰⵡⵉⵜ ⵙⵉⴷⵉ ⵎⵓⵃⵎⵎⴰⴷ ⴱⵏ ⵄⴱⴷⵓⵍⵍⴰⵀ
Université Sidi Mohamed Ben Abdellah

Centre d'Etudes Doctorales : Sciences et Techniques de l'Ingénieur

N° d'ordre : 61 / 2021

THESE DE DOCTORAT

Présentée par

Brahim BENBRIK

Discipline : Biologie

Spécialité : Biotechnologie

Elaboration d'un consortium bactérien isolé des boues de lavage des phosphates et doté d'un pouvoir solubilisateur de phosphates et d'activité PGPR et évaluation de ses performances agronomiques.

Soutenue le 17 juillet 2021 devant le jury composé de :

Pr. Cherkaoui EL MODAFAR	Université Cadi Ayyad	Président
Pr. Abdeslam ASEHRAOU	Université Mohammed Premier	Rapporteur
Pr. Abdelhay ARAKRAK	Université Abdelmalek Essaâdi	Rapporteur
Pr. Abdelatif HAGGOUD	Université Sidi Mohamed Ben Abdellah	Rapporteur
Pr. Soumia AMIR	Université Sultan Moulay Slimane	Examinateur
Pr. Naima EL GHACHTOULI	Université Sidi Mohamed Ben Abdellah	Examinateur
Pr. Soumya EL ABED	Université Sidi Mohamed Ben Abdellah	Examinateur
Dr. Youssef ZEROUAL	R&D OCP Group	Invité
Pr. Mohammed IRAQUI	Université Sidi Mohamed Ben Abdellah	Co-directeur de thèse
Pr. Saad IBNSOUDA KORAICHI	Université Sidi Mohamed Ben Abdellah	Directeur de thèse

Laboratoire d'accueil : Biotechnologie Microbienne et Molécules Bioactives

Etablissement : Faculté des Sciences et Techniques de Fès

Avant-propos

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un projet R&D autour des phosphates (APPHOS n° BIOMOD- 01/2017) financé par l'OCP (Fondation OCP, R&D OCP, Université Mohammed VI Polytechnique, Centre National de Recherche Scientifique et Technique CNRST, Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche Scientifique et de la Formation des Cadres), intitulé « ***Procédés biotechnologiques pour la valorisation des boues et des déchets miniers de phosphate: Formulation d'un Phospho-compost bio-fertilisant pour application directe en agriculture productive et respectueuse de l'environnement*** ». Ce projet, coordonné par le professeur Cherkaoui EL MODAFAR (Université Cadi Ayyad), a impliqué un consortium national formé de 6 équipes de recherche :

- Laboratoire d'Agrobiotechnologie et Bioingénierie, Université Cadi Ayyad, Marrakech (Pr. Cherkaoui EL MODAFAR).
- Laboratoire de Biotechnologie Microbienne, Université Sidi Mohamed Ben Abdellah, Fès (Pr. Saâd IBNSOUDA-KORAICHI).
- Laboratoire Polyvalent en Recherche et Développement Université Sultan Moulay Slimane, Beni Mellal (Pr. Soumia AMIR).
- Laboratoire Botanique, Biotechnologie et Protection des Plantes, Université Ibn Tofaïl, Kénitra (Pr. Allal DOUIRA).
- Laboratoire de Microbiologie et Biologie moléculaire, Université Mohamed V, Rabat (Pr. Abdelkarim FILALI-MALTOUF).
- Unité de Recherche d'Amélioration des Plantes et de la Qualité, INRA Marrakech (Dr. Abdelmajid MOUKHLI).

Nous tenons à remercier vivement l'OCP et ses partenaires pour le soutien financier et l'accompagnement accordé à ce travail.

Dédicace

A ma chère femme amina

A mon cher petit Jad

A mes chers parents

A mes frères et sœurs

A mes proches

A tous ceux qui me connaissent et qui sont contents et fières de cette réalisation

Remerciement

Si je suis parvenue au terme de ce travail, c'est en grande partie grâce aux soutiens et aux encouragements de certaines personnes. En termes de reconnaissance, je souhaite remercier toutes les personnes qui m'ont aidées et soutenues pendant ce travail de thèse.

En premier lieu, je tiens à remercier mon directeur de thèse Pr. Saad IBNSOUDA KORAICHI, sans lui cette thèse n'aurait jamais eu lieu. Merci de m'avoir offert cette opportunité et de m'avoir accordé votre confiance. Merci pour vos encouragements et votre soutien qui m'ont accompagné tout au long de ce travail. Je vous remercie de vos précieux et valeureux conseils, vos critiques constructives et votre rigueur scientifique qui m'ont été très utiles. Je vous remercie également pour votre sympathie et vos qualités humaines Vous savez à quel point je vous apprécie et je vous respecte.

Je remercie également mon co-directeur de thèse Pr. Mohammed IRAQUI HOUSSAINI. Je vous remercie pour votre soutien et vos encouragements. Merci d'avoir passé de nombreuses heures à me former et à corriger et relire tous les manuscrits durant cette thèse. Depuis la formation du Master et durant toute la thèse, vous n'avez pas lésiné de vos conseils pertinents et de vos orientations valeureuses. Je vous remercie également pour votre sympathie et vos qualités humaines. Vous savez à quel point je vous apprécie et je vous respecte.

Un merci spécial au Pr. Cherkaoui EL MODAFAR chef du projet APPHOS pour leur soutien et leurs encouragements. Merci d'abord d'avoir trouvé le financement pour ces travaux de recherche et de m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse dans le cadre d'un projet avec des conditions très avantageuse. En plus de leur sympathie et ses qualités humaines, Pr. EL MODAFAR n'a jamais cesser de me présenter des orientations précieuses et des critiques constructives en me poussant vers l'excellence au travail. Merci à votre implication dans la correction et l'amélioration des rapports des états d'avancement des travaux de recherches. Merci également pour la bonne coordination entre les différentes équipes du projet, ainsi que pour votre professionnalisme dans la gestion de tout le projet. Je vous exprime ma profonde gratitude ainsi que mes respects les plus sincères.

Un grand merci également, à mon cher Professeur Mme Naima EL GHACHTOULI. Si je suis passionné aujourd'hui par ce domaine de recherche c'est grâce à vous. Merci de me faire reconnaitre cette thématique de recherche à travers le stage du master. Durant ce stage j'ai reconnu une personne tellement sympathique en plus de leur rigueur scientifique dont j'ai vraiment bénéficier. Merci pour votre implication dans le suivi et la correction en passant de nombreuses heures à corriger et relire tous les manuscrits durant cette thèse. Je vous exprime mes meilleurs sentiments de respect et d'appréciation.

Je tiens à remercier tous les membres du projet APPHOS, principalement, les professeurs chercheurs pour leurs soutiens et leurs efforts accordés pour réussir les différentes taches du projet. Je remercie également les différents doctorants du projet ainsi que Mr Alae EL ABED pour son aide dans la rentabilisation des travaux de recherches.

Un grand merci à la fondation OCP et au groupe OCP pour leur financement de ces travaux de recherche. Un grand merci également à l'Université polytechnique Mohamed 6 pour son rôle dans le suivi du projet. Notamment, les professeurs membres du comité de suivi des projets APPHOS pour leur implication dans le suivi et l'amélioration des travaux de recherche.

Je tiens ensuite à remercier les membres du jury d'avoir accepté de consacrer de leur temp précieux pour contribuer à l'amélioration de ce travail. Je me réjouis de pouvoir échanger avec vous sur ce travail lors de la soutenance.

Un grand merci à tous les enseignants-chercheurs du département de biologie de la Faculté des Sciences et Techniques de Fès, notamment ceux qui sont impliqués dans la formation du master de biotechnologie microbienne, pour leur compétence et leurs qualités scientifiques, pédagogiques et humaines. Je tiens à remercie également tous les enseignants chercheurs membre du laboratoire de biotechnologie microbienne et molécules bioactives pour leur chaleureux accueil et leur grand soutien.

Résumé

La boue de lavage de phosphate (BLP) est considérée comme le principal dérivé de l'industrie des phosphates au Maroc, elle est produite en quantités énormes. Sa gestion représente un grand défi pour l'industrie des phosphates. Dans cette étude, les bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP) ont été proposées comme une approche innovante et écologique pour valoriser cette boue dans le domaine agricole. Pour ce faire, 529 isolats bactériens ont été isolés à partir de la rhizosphère des plantes prélevées des bassins de la BLP à Khouribga. L'isolement des bactéries a été effectué sur la base de la solubilisation du P inorganique sur milieu NBRIP-agar, et confirmé sur milieu NBRIP-liquide. Les BSP ayant un indice de solubilisation de P supérieur à 1.5 et des concentrations de P solubilisé supérieur à 50 mg. L^{-1} ont été retenus. Ainsi les BSP ont été criblées pour leur capacité à solubiliser la BLP et la roche phosphatée (RP) ainsi que leur capacité à présenter les principaux traits de la promotion de la croissance des plante (PGP). Puis, Les 22 meilleurs isolats BSP présentant l'ensemble des trais PGP étudiés ont subis un test de biocompatibilité pour établir des consortiums bactériens. Trois consortiums ont été construits et utilisés par la suite comme inocula pour les plantes du haricot, du maïs et de la tomate, dans les tests agronomiques.

Des expériences ont été conduites sous serre pour étudier l'effet de la BLP à différentes concentrations (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 et 100 %) sur la croissance des plantes étudiées. Les résultats ont montré que la concentration optimale de la BLP pour la croissance des plantes était de 20% pour le haricot et la tomate, et de 40% pour le maïs. Ainsi, l'inoculation des plantes par les consortiums bactériens étudiés a stimulé d'avantage leurs croissances, notamment par le consortium CB3 qui a donné le meilleur rendement. Les bactéries du consortium bactérien BC3 ont été identifiées, par approche moléculaire comme *Pseudomonas* Sp. DN 13-01, *Sphingobacterium suaedae*T47, *Bacillus pimilus* X22, et *Bacillus cereus* 263AG5).

Ensuite, l'étude de l'application d'un phosphocompost (PC) (20% BLP + 80% déchets ménagers) aux plantes a été réalisé, avec et sans l'inoculation du meilleur consortium CB3. L'application du PC enrichi avec le BC3 a augmenté les paramètres de croissances avec 227%, 268%, 633 %, 352%, 406% et 345% pour le haricot, de 275%, 253%, 400%, 414%, 436% et 456% pour le maïs, et avec 208%, 248%, 333%, 424%, 400% et 414% pour la tomate, en termes de la hauteur, du nombre de feuilles, du nombre de fruits, de la biomasse aérienne, de la biomasse racinaire et de la biomasse aérienne sèches, respectivement. L'inoculation des plantes par le consortium BC3 a augmenté significativement la teneur du phosphate disponible dans le sol et dans les plantes, ainsi qu'elle a augmenté les activités phosphatases acides et alcalines dans le sol.

L'application de la BLP, directe ou formulée dans un phosphocompost a un effet bénéfique sur la croissance des plantes. Ainsi, l'utilisation des BSP semble une approche écologique très innovante pour valoriser la BLP via sa solubilisation, tout en favorisant la croissance des plantes et soutenant une agriculture durable.

Mot clés : Boue de lavage de phosphate, bactéries solubilisatrices de phosphate, consortium bactérien, phosphocompost.

Abstract

Phosphate sludge (PS) is considered as the main by-product of the phosphate industry in Morocco and is produced in huge quantities. Its management represents a great challenge for the phosphate industry. In this study, phosphate solubilizing bacteria (PSB) were proposed as an innovative and ecological approach to valorize this sludge in the agricultural field. For this purpose, 529 bacterial isolates were isolated from the rhizosphere of plants collected from the phosphate sludge basins in Khouribga. Bacteria isolation was performed on the basis of inorganic P solubilization on NBRIP-agar medium, and confirmed on NBRIP-liquid medium. BSP with P solubilization index higher than 1.5 and solubilized P concentrations higher than 50 mg. L^{-1} were retained. Thus, BSPs were screened for their ability to solubilize PS and phosphate rock (PR) as well as their ability to exhibit the major traits of plant growth promotion (PGP). Then, the 22 best BSP isolates exhibiting all the studied PGP traits were tested for biocompatibility to establish bacterial consortia. Three consortia were constructed and subsequently used as inoculants for bean, corn and tomato plants in agronomic tests.

Experiments were conducted in the greenhouse to study the effect of PS at different concentrations (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 and 100%) on the growth of the plants studied. The results showed that the optimal concentration of PS for plant growth was 20% for bean and tomato, and 40% for maize. Thus, the inoculation of plants by the studied bacterial consortia stimulated their growth more, especially by the CB3 consortium which gave the best performance. The bacteria of the BC3 bacterial consortium were identified, by molecular approach as *Pseudomonas Sp.* DN 13-01, *Sphingobacterium suaedae* T47, *Bacillus pimilus* X22, and *Bacillus cereus* 263AG5).

Then, the study of the application of a phosphocompost (PC) (20% PS + 80% household waste) to plants was performed, with and without the inoculation of the best CB3 consortium. The application of PC enriched with BC3 increased the growth parameters with 227%, 268%, 633%, 352%, 406% and 345% for bean, 275%, 253%, 400%, 414%, 436% and 456% for maize, and with 208%, 248%, 333%, 424%, 400%, and 414% for tomatoes, in terms of height, number of leaves, number of fruits, shoot biomass, root biomass, and dry shoot biomass, respectively. Inoculation of plants with the BC3 consortium significantly increased the content of available phosphate in the soil and in the plants. As well as increased acid and alkaline phosphatase activities in the soil.

The application of PS, directly or formulated in phosphocompost has a beneficial effect on plant growth. Thus, the use of PSB seems to be a very innovative ecological approach to valorize PS via its solubilization, while promoting plant growth and supporting sustainable agriculture.

Key words: Phosphate sludge, phosphate solubilizing bacteria, bacterial consortium, phosphocompost.

Liste des figures

Figure 1 : Représentation schématique du cycle de phosphore dans le sol. A (1, 2, 3) : Apports ; Rs (1, 2, 3, 4, 5) : Réservoir ; R (1, 2, 3, 4) : Réaction ; P (1, 2, 3) : Pertes (Kruse et al., 2015)……..…….10

Figure 2 : Représentation schématique des mécanismes de solubilisation du phosphate inorganique et organique par les bactéries solubilisatrices de phosphate (Sharma et al., 2013)…….....15

Figure 3 : Mécanismes de promotion de la croissance des plantes chez les PGPR (Naik et al., 2019 avec modification)..……20

Figure 4 : Ecotypes des isolements bactériens effectués dans la rhizosphère des plantes sauvages poussant sur les boues de lavage des phosphates……..……...34

Figure 5 : Répartition des isolats bactériens étudiés selon leurs indices de solubilisation du phosphate tricalcique dans le milieu NBRIP-agar…….....51

Figure 6 : Répartition des isolats bactériens étudiés selon la concentration du phosphate tricalcique solubilisé dans le milieu NBRIP liquide…….....52

Figure 7 : Indices de solubilisation de la boue de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) des isolats bactériens étudiés dans le milieu le NBRIP-agar modifié……55

Figure 8 : Concentrations du P solubilisé (mg/L), à partir de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP), des isolats bactériens étudiés dans le milieu NBRIP liquide
modifié…….……...55

Figure 9 : Répartition des isolats BSP étudiés selon les traits PGP étudiés……..……...68

Figure 10 : Indices de solubilisation de phosphate inorganique, à partir de différentes formes de P, dans le milieu NBRIP agar modifié par les isolats BSP étudiés. PMC : Phosphate monocalcique ; PDC : Phosphate dicalcique ; PTC : Phosphate tricalcique ; HA : Hydroxyapatite ; BLP : Boue de lavage de phosphate ; RP : Roche phosphatée…….....71

Figure 11 : Solubilisation du P inorganique (mg/L), à partir de différentes formes de P, dans le milieu NBRIP liquide modifié par les isolats BSP étudiés. PMC : Phosphate monocalcique ; PDC : Phosphate dicalcique ; PTC : Phosphate tricalcique ; HA : Hydroxyapatite ; BLP : Boue de lavage de phosphate ; RP : Roche phosphatée. ……..……...71

Figure 12 : pH et concentrations du P solubilisé (mg/L) à partir du phosphate monocalcique (A), dicalcique (B), tricalcique (C), de l'hydroxyapatite (D), de la BLP (E) et de la RP (F) dans le milieu NBRIP liquide modifié…….74

Figure 13 : Effet des consortiums bactériens sur la solubilisation de la BLP en condition de microcosme…….....81

Figure 14 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance de l'haricot, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et de la biomasse racinaire (C). CB : consortium bactérien ; NI : non inoculé ; SA : sol agricole……...82

Figure 15 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance du maïs, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80,90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et de la biomasse racinaire (C). CB : consortium bactérien ; NI : non inoculé ; SA : sol agricole……...83

Figure 16 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance de la tomate, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80,90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et

de la biomasse racinaire (C). CB : consortium bactérien ; NI : non inoculé ; SA : sol agricole……..…….....84

Figure 17 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur la teneur en P dans les parties aériennes des plantes et la teneur en P disponible dans le sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays et Solanum Lycopersicum,* en comparaison avec les témoins étudiés…….....89

Figure 18 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur la teneur en potassium K dans les parties aériennes des plantes et la teneur en potassium disponible dans le sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays et Solanum Lycopersicum,* en comparaison avec les témoins étudiés……...89

Figure 19 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur les activités phosphatases acides et alcalines du sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays* et de *Solanum Lycopersicum*, en comparaison avec les témoins étudiés……..……...90

Figure 20 : Arbre phylogénétique des différents isolats du consortium sélectionné à l'aide de la méthode Neighbor-Joining dans le programme MEGA X. *Pseudomonas sp. strain* DN 13-01, *Sphingobacterium suaedae strain* T47, *Bacillus pimilus strain*X22 et *Bacillus cereus strain* 263AG5')……..……...92

Liste des tableaux

Tableau 1 : Formes prédominantes de P minéral dans le sol (Kruse e*t al.,* 2015)…….....8

Tableau 2 : Bactéries solubilisatrices de phosphate avec des trait PGP……24

Tableau 3 : Application des bactéries solubilisatrices de phosphate comme bio-inoculant sur différentes plantes et dans différentes conditions de culture (Motsim Billah et al., 2019)…….....26

Tableau 4 : Avantages du compostage sur différents aspects dans le sol (Sánchez et al., 2017)…….....30

Tableau 5 : Traitements réalisés pour l'expérience de l'effet de la BLP enrichie avec les CBs sur la croissance des plantes étudiées……...44

Tableau 6 : Minéralogie du phosphocompost, la boue de lavage de phosphate et le sol pauvre étudiés…….....45

Tableau 7 : Traitements réalisés pour l'expérience de l'effet du phosphocompost enrichi avec le consortium bactérien sur la croissance des plantes étudiées……..47

Tableau 8 : Corrélation (Pearson) entre le pH et la solubilisation du phosphate inorganique au seuil de signification (alpha=0,05)……...53

Tableau 9 : Matrice de corrélation (Pearson) entre le pH et la concentration de la solubilisation du phosphate à partir de la BLP et la RP, au seuil de signification alpha=0,05……...56

Tableau 10 : Solubilisation du phosphate tricalcique, de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) et d'autres traits PGP des isolats bactériens étudiés…….....59

Tableau 11 : Solubilisation du phosphate tricalcique, de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) et d'autres traits PGP des 22 isolats bactériens sélectionnés.……..…….**.....**69

Tableau 12 : Activités hydrolytiques des isolats bactériens sélectionnés…….**.....**76

Tableau 13 : Antagonisme bactériens des isolats sélectionnés……..**.....**78

Tableau 14 : Identification moléculaire des isolats bactériens sélectionnés selon les trois meilleurs consortiums établis…….**.....**79

Tableau 15 : Effet du phosphocompost, enrichi avec le consortium bactérien CB3, sur la croissance de *Phaseolus Vulgaris*, *Zea Mays et Solanum Lycopersicum*, en termes de la hauteur de plantes (cm), le nombre de feuilles, le nombre de fruits, la biomasse aérienne fraiche (g) et sèche (g) et la biomasse racinaire (g)……87

Tableau 16: Teneur en micronutriments (Fe, Ca, Na, Al et Mg) des échantillons de plantes de différents traitements étudiés (mg.L^{-1}). Sol déficient (DS), Sol déficient + NPK (DS+NPK), Sol déficient + Phosphocompost (DS+PC), Sol déficient + Boue de phosphate (DS+PS), Sol déficient + Phosphocompost + BC (DS+PC+BC), Sol déficient + Boues de phosphate + BC (DS+PS+BC)…….……...91

Tableau 17 : Caractéristiques des isolats du consortium sélectionné en matière de solubilisation de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP).……..…....93

Tableau 18 : Indice de solubilisation de différentes formes de phosphates des isolats du consortium bactérien sélectionné……..**.....**93

Tableau 19 : Activités hydrolytiques des isolats du consortium bactérien sélectionné…….**.....**94

Tableau 20 : Traits PGP des différents isolats du consortium bactérien sélectionné……..94

Liste d'abréviations

ACC : Acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique

AIA : Acide indole-3-acétique

BLP : Boue de lavage de phosphate

BSP : Bactéries solubilisatrices de phosphate

CAS : Chrome Azurol S

CB : Consortium bactérien

HCN : Cyanure d'hydrogène

K : Potassium

MSP : Microorganismes solubilisant le phosphate

N : Azote

N_2 : Azote atmosphérique

NH_3 : Ammoniac

NBRIP : National Botanical Research Institute Phosphate

OCP : Office Chérifienne de Phosphate

P : Phosphate

PC : Phosphocompost

Pi : Phosphore inorganique

Po : Phosphate organique

PGP : Promotrices de la croissance des plantes

PGPR: Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes

RP : Roche phosphatée

rpm : Rotation par minute

Sid : Sidérophores

UFC : Unité Formant Colonie

Table des matières

Avant-propos

Remerciement

Résumé

Abstract

Liste des figures

Listes des tableaux

Listes des abréviations

Introduction générale……......1

Synthèse bibliographique

I. Phosphore dans le système sol-plante 6

1. Importance du phosphore pour les plantes 6
2. Phosphore dans le sol..... 6

2.1 Formes du phosphore 6

2.2. Phosphate inorganique 7

2.3. Formes organiques 8

2.4. Cycle du phosphore dans le sol 8

II. Fertilisants phosphatés..... 10

1. Reserve mondiale de phosphate..... 10
2. Fertilisants phosphatés utilisés dans l'agriculture 11

2. 1. Engrais phosphatés..... 11

2.2. Phosphate naturel 11

2.3. Phosphocompost 11

3. Solubilité des fertilisants phosphatés..... 12

III. Bactéries solubilisatrices de phosphate BSP 13

1. Généralités sur les BSP..... 13
2. Mécanismes de solubilisation du phosphate..... 13

2.1. Solubilisation du phosphate inorganique..... 14

2.2. Minéralisation de phosphate organique..... 16

IV. Trait PGP chez les bactéries solubilisatrices de phosphate..... 18

1. Fixation de l'azote..... 19
2. Solubilisation du potassium..... 19

3. Production des Sidérophores 20
4. Production des phytohormones 20
5. Bio-protection 21
6. Bioremédiation 22
V. Utilisation des BSP comme bio-inoculants 26
VI. Valorisation de différentes sources de P par les BSP 28
1. Boue de lavage de phosphate (BLP) 29
1.1. Génération de la BLP 29
1.2. Problème de stockage de la BLP 29
1.3. Applications de la BLP 30
2. Compostage à base de la BLP et des BSP 30
2.1. Compostage 30
2.2. Addition du phosphate au compost (Phospho-compostage) 32
2.3. Enrichissement du compost avec les BSP (Rôle des BSP) 33

Matériel et méthodes

I. Isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP) 36
1. Site de prélèvement et échantillonnage 36
2. Milieu d'isolement 37
3. Isolement 37
4. Lecture de résultats 38
II. Solubilisation du phosphate tricalcique 38
1. Etude qualitative (milieu solide) 38
2. Etude quantitative (milieu liquide) 38
III. Solubilisation de la roche phosphatée (RP) et de la boue de lavage de phosphate (BLP) 39
1. Etude qualitative (milieu solide) 39
2. Etude quantitative (milieu liquide) 39
IV. Traits favorisants la croissance des plantes (PGP) des isolats bactériens 40
1. Solubilisation du potassium K 40
1.1. Etude quantitative (milieu solide) 40
1.2. Etude quantitative (milieu liquide) 40
2. Production de l'Acide Indole Acétique AIA 40
3. Production des Sidérophores 41

4. Production du cyanure d'hydrogène HCN 41
5. Production de l'ammoniac NH_3 41
6. Fixation de l'azote atmosphérique N2 42
7. Production de H_2S et CO_2 42
V. Sélection des isolats performants 42
VI. Solubilisation de certaines formes de phosphate inorganique (Pi) et du phosphate organique (Po) par les isolats sélectionnés 42
1. Phosphate inorganique Pi 42
2. Phosphate organique P_o 43
VII. Activités des enzymes hydrolytiques des isolats sélectionnés 43
VIII. Etude de l'antagonisme bactérien et formulation des consortiums bactériens BCs 44
IX. Identification moléculaire des isolats sélectionnés 44
X. Solubilisation de la boue de lavage de phosphate BLP en condition de microcosme 45
XI. Test agronomique : Etude de l'effet de l'amendement de la boue de lavage de phosphate et du phosphocompost enrichies avec les consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées 45
1. Effet de la boue de lavage de phosphate BLP enrichie avec les consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées 47
1.1. Substrats utilisés 47
1.2. Inoculation 47
1.3. Dispositif expérimental 48
1.4. Etude des paramètres de croissance des plantes 48
2. Effet du phosphocompost enrichi avec le meilleur consortium bactérien sur la croissance des plantes étudiées 49
2.1. Substrats utilisés 49
2.2. Inoculation 49
2.3. Dispositif expérimental 50
2.4. Etude des paramètres de croissance des plantes 50
XII. Analyse biochimique des plantes et des sols étudiés 50
1. Analyse de l'absorption du P et K dans les plantes 50
2. pH et phosphate d'Olsen soluble dans le sol 50
3. Activités phosphatases dans le sol 50
XIII. Analyses statistiques 51

Résultats et discussions

I. Isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate 53
II. Solubilisation de la BLP et de la roche phosphatées RP dans le milieu solide et liquide 56
III. Traits favorisants la croissance des plantes (PGP) 58
IV. Solubilisation de certaines formes de phosphate 73
V. Solubilisation du phosphate organique (activités phosphatases) 78
VI. Activités hydrolytiques 79
VII. Antagonisme bactérien et sélection des consortiums bactériens 80
VIII. Identification des bactéries performantes 81
IX. Solubilisation de la boue de lavage de phosphate BLP en condition de microcosme. 83
X. Test agronomique : Etude de l'effet de l'amendement de la boue de lavage de phosphate BLP et du phos
1. Effet de la BLP et de l'inoculation par les consortiums bactériens sur la croissance des plantes……. 84
2. Effet du phosphocompost et de l'inoculation par le consortium bactérien sur la croissance des plantes 88
2. 1. Effet du phosphocompost 88
2.2. Effets du consortium bactérien 91
2.3. P disponibles dans le sol et absorption de P par les plantes 91
XI.Principales caractéristiques du consortium bactérien sélectionné en termes de solubilisations des phospha

Conclusions et perspectives

Références bibliographiques

Introduction générale

Le phosphore est, avec l'azote (N) et le potassium (K), l'un des éléments essentiels à la croissance des plantes. La nutrition phosphatée est indispensable à plusieurs fonctions importantes chez les plantes, telles que le développement des racines, le renforcement des tiges, la formation des fleurs et des graines, la maturité des cultures, la qualité de la production et la protection des plantes contre les maladies (Walpola et Yoon, 2012). Le phosphate existe dans le sol sous deux formes principales, le phosphate inorganique et le phosphate organique. Ainsi le phosphate est distingué selon sa solubilité. Le phosphate insoluble renferme toutes les formes inaccessibles aux plantes, tandis que, le phosphate soluble représente les formes assimilées par les plantes (Zaidi et al., 2015). Les ions orthophosphates ($H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-}) sont les seules formes de phosphate absorbées par les plantes dans la suspension du sol (Herrera-Estrella et Lopez-Arredondo, 2016). Ces ions existent dans la solution du sol avec des concentrations très faibles (de 0,1 à 10 µM) (Hinsinger, 2001). En outre, les orthophosphates (engrais phosphatés), une fois apportés aux sols, sont rapidement fixés par des ions chélateurs existants déjà dans le sol et devenant inaccessibles aux plantes. Ce problème inquiète les agriculteurs car il est estimé que seulement 10 à 20% des engrais phosphatés sont utilisées par les plantes l'année de leur application (Richardson, 2001). De ce fait, l'importance du phosphate ne se résume pas seulement dans la diversité de ses formes ou dans sa quantité totale dans le sol mais aussi dans sa solubilité et biodisponibilité pour les plantes.

Dans les dernières décennies, les microbiologistes du sol font recours aux microorganismes solubilisateurs de phosphate (MSP), surtout les bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP), pour remédier au problème de la fixation des engrais phosphatés (Motsim Billah et al., 2019). Les BSP sont des bactéries rhizosphériques qui appartient au groupe des bactéries favorisant la croissance des plante (PGPR) (Khan et al., 2007). La solubilisation du P par les BSP est due principalement à la production des acides organiques qui fixent les ions chélateurs de phosphate en libérant les ions d'orthophosphates solubles (Harris et al., 2006). De plus, les BSP sont capables de minéraliser le phosphate organique grâce à la sécrétion des enzymes hydrolytiques comme les phosphatases, les phytases et les C–P lyases (Othman et Panhwar, 2014).

Les BSP sont capables de promouvoir la croissance non seulement grâce à l'augmentation de l'acquisition du P mais également via la présentation de certains traits favorisant la croissance des plantes (PGP) telles que la production de l'acide indole acétique (AIA), des

sidérophores, du cyanure d'hydrogène, de l'ammoniac ainsi que la solubilisation du potassium et la fixation d'azote (Remans et al., 2008 ; Agarwal et al., 2019). De plus, plusieurs recherches ont rapporté que l'inoculation des BSP en consortium pourrait être plus importante et plus bénéfique pour la plante (Gomez-Godinez et al., 2019 ; Muthukumar et Udaiyan, 2018).

Par ailleurs, le Maroc détient plus des trois quarts des réserves mondiales du phosphate (Cooper et al., 2011). L'industries phosphatée marocaine génère des millions de tons des dérivées de la roche phosphatée principalement la boue de lavage de phosphate (BLP) (Loutou et al., 2013). Cette boue reste inexploitée et stockée dans de grands bassins couvrant de grandes surfaces. Son accumulation pose un sérieux problème en termes de capacité de stockage (Hakkou et al., 2016). Or cette boue contient une quantité importante de fluorapatite, une forme minéral insoluble du phosphate (Hakkou et al., 2016). Le problème de la faible solubilité de la fluorapatite pourrait être résolu par les BSP, ainsi, la BLP pourrait donc être valorisée comme amendement phosphaté pour les sols pauvres. Bien que plusieurs études aient rapporté la solubilisation des roches phosphatées et de certaines sources de phosphate organiques et inorganiques par les BSP (Hameeda et al., 2008 ; 2011 ; Selvakumar et al. 2013 ; Abbasi et al, 2015 ; Moreno Quevedo et al., 2015), la solubilisation de la BLP, ainsi que son utilisation comme amendement n'ont jamais été rapportées. De ce fait, l'utilisation de la BLP en combinaison avec les BSP pourrait être une solution efficace pour le recyclage de ce dérivé phosphaté.

Une autre voie de valorisation de la BLP serait le compostage. Ce dernier est connu depuis longtemps comme un processus fermentaire pour produire des composts de forte valeur agronomique (Füleky et Benedek, 2010). La technique qui permet d'enrichir des composts avec une source de phosphate est connue sous le nom du phospho-compostage (Sánchez et al., 2017). Plusieurs études ont rapporté l'utilisation de la roche phosphatée comme source de phosphate dans le processus du phospho-compostage (Meena et Biswas, 2014 ; Nishanth et Biswas, 2008 ; Zayed et Abdel-Motaal, 2005 ; Bangar et al., 1985). A notre connaissance et jusqu'à présent, aucune étude n'a rapporté l'utilisation de la BLP marocaine comme amendement phosphaté pour le phospho-compostage. De ce fait, la valorisation de la BLP, via le la formulation d'un phosphocompost (PC) à base de la BLP et les BSP semble être une option prometteuse soutenant l'économie circulaire et donc le développement durable.

Contexte de la thèse :

Cette thèse de doctorat s'insère dans le cadre du projet «APPHOS» financé par l'Office Chérifien du Phosphate OCP (OCP Foundation, R&D OCP, Mohammed VI Polytechnic University, National Center of Scientific and Technical Research CNRST, Ministry of Higher Education, Scientific Research and Professional Training of Morocco MESRSFC), et intitulé « Procédés biotechnologiques pour la valorisation des boues et des déchets miniers de phosphate: Formulation d'un Phospho-compost bio-fertilisant pour application directe en agriculture productive et respectueuse de l'environnement » (Réf. BIO-MOD-01/2017).
Le projet est réalisé par un consortium national pluridisciplinaire, composé de six équipes de recherche, chaque équipe avec une tâche bien précise. Notre équipe a été chargée de l'élaboration d'un consortium bactérien doté d'un pouvoir solubilisateur de phosphates et d'activité PGPR et évaluation de ses performances agronomiques.

Hypothèses de la thèse :

La thèse s'est focalisée sur les principales hypothèse suivantes : (1) la rhizosphère des plantes vivant dans les bassins de la boue de lavage de phosphate serait un biotope idéal pour l'isolement des BSP, (2) l'utilisation de la boue de lavage de phosphate comme amendement enrichi avec les BSP donnerait un meilleur rendement de la croissance des plantes et (3) la formulation d'un phosphocompost à base de la boue de lavage de phosphate et des BSP pourrait être une approche intéressante pour améliorer les rendements agricoles et pour valoriser la boue de phosphate elle-même.

Objectif de la thèse :

L'objectif principal de cette thèse est de valoriser la boue de lavage de phosphate à travers la formulation d'un phosphocompost à base de la BLP, elle-même, et d'un consortium des bactéries solubilisatrices de phosphate.

Pour ce faire, nous avons émis des objectifs spécifiques :

- Isoler des bactéries solubilisatrices de phosphate, performantes, à partir de la rhizosphère des plantes vivantes dans des bassins de la BLP.
- Cribler ces bactéries pour leur capacité à solubiliser la BLP et la roche phosphatée, ainsi que pour leur capacité à présenter les principaux traits PGP.
- Sélectionner des isolats performants, et construire des consortiums bactériens sur la base de l'antagonisme bactérien.
- Etudier l'effet des consortiums bactériens établis sur la croissance des plantes en présence de la boue de lavage de phosphate et sélectionner le meilleur consortium.

- Appliquer le consortium bactérien sélectionné sur la croissance des plantes en combinaison avec un phosphocompost à base de la boue de lavage de phosphate.

Articulation du mémoire :

Le présent document est constitué des parties suivantes :

Une synthèse bibliographique présentant l'importance du phosphore dans le système sol-plantes, ses formes et son cycle biogéochimique. Ensuite, les fertilisants phosphatés, leurs types et leur solubilité dans le sol. La partie présente également les bactéries solubilisatrice de phosphate comme moyen pour augmenter la solubilité des phosphates, leur mécanisme de solubilisation, leur aptitude à présenter les traits PGP, ainsi que leur utilisation dans la promotion de la croissance des plantes, comme bioinoculants. A la fin de cette partie, on s'intéresse à la boue de lavage de phosphate, son problème de stockage mais surtout sa valorisation dans le domaine agricole comme étant une source potentielle de phosphate. L'utilisation des sources de phosphate dans le compostage en présence des BSP est également mentionné.

Une partie du matériels et méthodes présentant les différents techniques et méthodologies adoptées pour vérifier les hypothèses posées et répondre aux objectifs tracés.

En fin, une partie des résultats et discussion présentant l'ensemble des résultats des travaux de recherche obtenus, avec leurs interprétations ainsi que leurs discussions selon la littérature.

La thèse se clôture par une conclusion exposant les conclusions principales tirées de ce travail de recherche ainsi que les perspectives qui en découle.

A la fin, une liste des références bibliographiques est présentée.

Synthèse bibliographique

I. Phosphore dans le système sol-plante

1. Importance du phosphore pour les plantes

En plus de l'azote (N), le phosphore est un élément clé pour la nutrition végétale. La nutrition phosphatée est associée à plusieurs fonctions importantes chez les plantes, telles que le développement des racines, le renforcement des tiges, la formation des fleurs et des graines, la maturité des cultures, la qualité de la production et le renforcement de la plante contre les maladies (Walpola et Yoon, 2012). Le phosphore joue un rôle important dans pratiquement tous les processus métaboliques majeurs de la plante, y compris la photosynthèse, le transfert d'énergie, la transduction du signal, la biosynthèse macromoléculaire et la respiration (Khan et al. 2010), ainsi que la fixation de l'azote chez les légumineuses (Saber et al. 2005). La formation d'une liaison anhydride d'acide, entre deux groupements phosphate (ex. ATP), riche en énergie ($\Delta G°$ de -7,3 kcal mol^{-1}) lui confère un rôle central dans le stockage de l'énergie cellulaire. Le groupement phosphate entre aussi dans la composition de nombreuses molécules comme les acides nucléiques (ADN, ARN), les enzymes, les phosphoprotéines et les phospholipides, ce qui lui confère un rôle structurel fondamental (Plassard 2015).

Bien que le phosphore soit abondant dans les sols sous ses formes inorganique et organique, il présente une limitation majeure pour la croissance des plantes car il est souvent sous des formes insolubles.

2. Phosphore dans le sol

Le phosphore est un élément réactif qui n'existe pas sous forme élémentaire dans le sol. Il est toujours lié aux atomes d'oxygène en formant le groupement phosphate PO_4^{3-}. Le niveau du phosphore dans le sol est d'environ 0,05 % (Hinsinger, 2001 ; Goldstein, 1986), dont une grande partie (95-99%) est présente sous forme de substances insolubles (Poonguzhali et al., 2008) La concentration du phosphate soluble dans le sol est généralement très faible. Elle varie de quelques ppm dans les sols pauvres à 1 mg. L^{-1} dans les sols fortement fertilisés (Wani et al., 2007 ; Hinsinger, 2001 ; Goldstein, 1986 Richardson, 1994).

2. 1. Formes du phosphore

Dans le sol, le P existe sous plusieurs formes inorganiques et organiques. Les formes inorganiques proviennent soit de la roche mère, dont la concentration demeure inférieure à

10^{-2} g de P par kg du sol, soit des fertilisants chimiques et/ou organiques (10^{-1} à 10 g/m^2/an) (Kruse et al., 2015). Quant aux formes organiques, elles sont originaires des débris des plantes et des animaux ainsi que des microorganismes en décomposition (Behera et al., 2014 ; Kruse et al., 2015).

2. 2. **Phosphate inorganique**

Le phosphate inorganique ou minéral (Pi) représente 35-70% du phosphate total (Jones et Oburger, 2011). Il existe souvent sous forme de complexes minéraux (Tableau 1), principalement les apatites : $Ca_{10}X\ (PO_4)_6$ (où X = F-, Cl-, OH- ou CO_3^{2-}), dont certains apparaissent après l'application des engrais chimiques (Rodriguez et al., 2006). La propriété commune de ces minéraux est leur insolubilité (Behera et al., 2014). Ces formes inorganiques sont insolubles, et ne peuvent être assimilées qu'après leur solubilisation par voie biologique (Turner et al., 2001).

Tableau 1 : Formes prédominantes du P minéral dans le sol (Kruse et al., 2015).

Nom du composé	**Formule chimique**
Monocalcium phosphate	$Ca(H_2PO_4)_2 \cdot H_2O$
Dicalcium phosphate dihydrate (brushite)	$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$
Dicalcium phosphate (monetite)	$CaHPO_4$
Octacalcium phosphate	$Ca_8H_2(PO_4)_6 \cdot 5\ H_2O$
Hydroxyapatite	$(Ca_5(PO_4)_3OH)$
Fluoroapatite	$(Ca_5(PO_4)_3F)$
Variscite	$(AlPO_4 \cdot 2\ H_2O)$
Strengite	$(FePO_4 \cdot 2\ H_2O)$
Vivianite	$(Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8\ H_2O)$

2. 3. **Formes organiques**

Le phosphate organique (Po) représente 30-65% du P total dans le sol. Cette proportion peut atteindre 90% dans les sols à forte teneur en matière organique (Jones et Oburger, 2011). Dans les composés organiques, le P se trouve souvent complexé au carbone via des liaisons mono-ester (R-O-P) ou diester (R-O-P-O-R') (Plassard et al., 2015). Majoritairement, le Po est lié soit à la matière organique non vivante, souvent dans les substances humiques, soit à la biomasse vivante du sol (Kruse et al. (2015).

La forme prédominante du Po dans le sol est celle des sels d'acide phytique, phytates (Inositol-phosphate (IP) : IP_x où x = 1, 2, … ,6) qui correspond à la forme la plus stable du Po dans le sol et qui détient plus de 50% du phosphate total (Rodríguez et al., 2006). Les phytates sont une partie importante des réserves du phosphore du sol et peuvent être utilisées comme engrais pour améliorer la nutrition des plantes dans diverses cultures (Steffens et al., 2010). Cependant, les phytates peuvent être très fortement fixées par les sols, les argiles et les tourbes, ils sont donc moins susceptibles d'être disponibles pour les plantes (McKercher et Anderson, 1989).

2. 4. **Cycle du phosphore dans le sol**

Le cycle de phosphore dans la biosphère peut être décrit comme « ouvert » du fait qu'il ne comporte pas de composante atmosphérique (Behera *et al.*, 2014).

Comme présenté dans la figure 1, le P du sol provient principalement de l'altération de la roche mère (A1) et des dépôts atmosphériques (A3). Pour les sols agricoles, la principale contribution du P provient du fumier, des sous-produits agricoles et des engrais minéraux (A2). La teneur en phosphate soluble du sol est influencée non seulement par celle de la roche mère mais également par un ensemble de réactions chimiques et biologiques dans le sol (R1, R2, R3, R4) (Kruse et al., 2015).

Les microorganismes par différents mécanismes jouent un rôle clé dans le cycle du P dans le sol (Figure 1). Les principaux processus impliqués dans ce cycle et qui affectent sa concentration dans la solution du sol sont : (1) la dissolution-précipitation (équilibres minéraux), (2) la sorption-désorption (interactions entre le P en solution et les surfaces solides), et (3) la minéralisation-immobilisation (Des transformations de P entre la forme inorganique et organique par voie biologique) (Sims et Pierzynski, 2005).

➢ Minéralisation

Les résidus des plantes ainsi que des animaux en décomposition constituent un réservoir potentiel du Po dans le sol. Cependant ce pool de phosphate demeure inaccessible pour la plupart des organismes vivants et doit être rendu biodisponible. Grâce au processus de minéralisation, les complexes de phosphate organiques sont transformés en minéraux phosphatés aux cours de séries de réactions catalysées par la microflore du sol (Mackey et Paytan, 2009).

➢ Immobilisation

Parallèlement au processus de minéralisation, les microorganismes du sol interviennent également dans l'immobilisation du P par deux mécanismes : transitoire correspondant à son assimilation par la biomasse vivante et la phosphogenèse à travers laquelle les microorganismes forment des minéraux phosphatés (Mackey et Paytan, 2009).

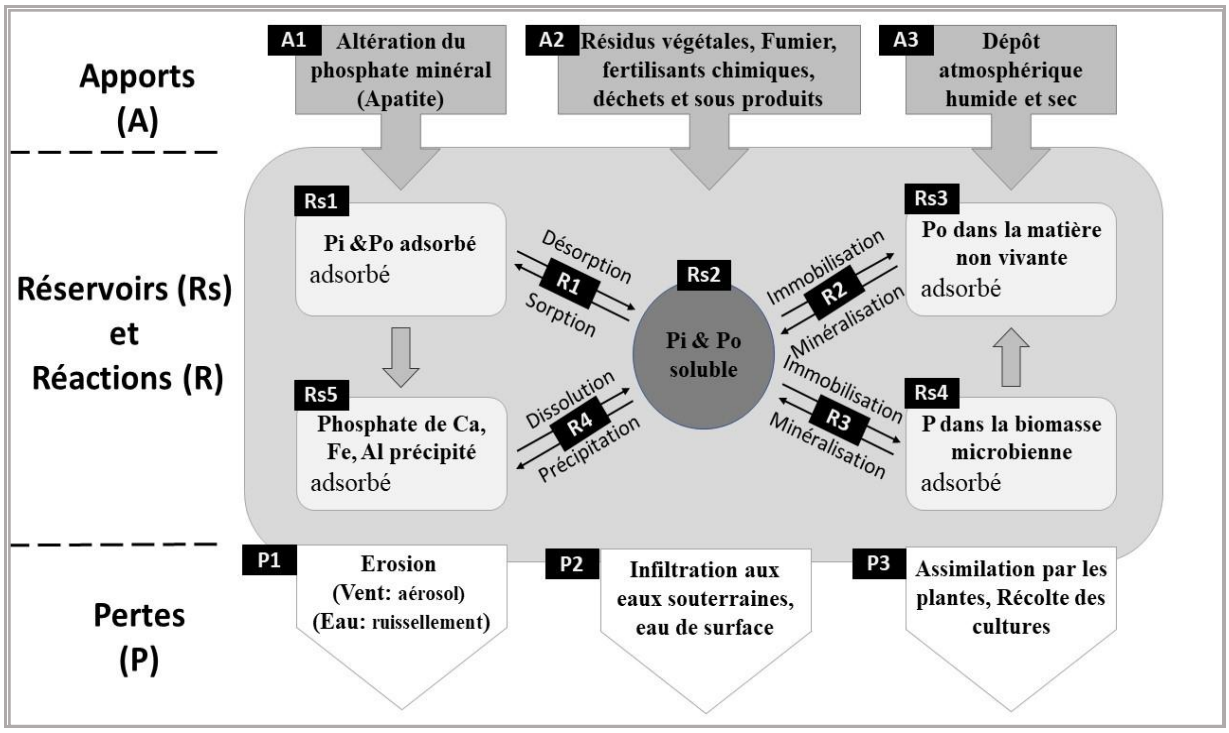

Figure 1 : Représentation schématique du cycle du phosphore dans le sol. A (1, 2, 3) : Apports ; Rs (1, 2, 3, 4, 5) : Réservoir ; R (1, 2, 3, 4) : Réaction ; P (1, 2, 3) : Pertes (Kruse et al., 2015).

➢ Désagrégation

Sous de nombreux facteurs écologiques, les roches phosphatées peuvent être altérées libérant ainsi des minéraux phosphatés. Ces facteurs sont de deux types principaux :

physiques (l'expansion thermique, la pression, l'action hydraulique, le gel et le dégel) et chimiques (Mackey et Paytan, 2009).

- **Précipitation / sorption**

Deux types de réactions abiotiques sont responsables de la fixation du Pi dans le sol : la sorption à la surface des minéraux du sol et la précipitation dans la solution du sol (Sharma et al., 2013).

Le phosphate apporté au sol par les engrais phosphatés peut être précipité par des ions libres, plus ou moins abondantes, selon le type du sol. Dans les sols neutres et alcalins, le Pi est précipité majoritairement sous forme de phosphates de Calcium (apatites), tandis que dans les sols acides, la plus grande partie du Pi se lie aux minéraux argileux et aux oxydes/hydroxydes de fer (Fe) et d'aluminium (Al) (Jones et Oburger, 2011).

Les travaux réalisés par Devau et al. (2009) ont montré que le pH du sol influence la biodisponibilité du phosphate en agissant sur l'adsorption des ions phosphates. Le pH de la solution du sol détermine la quantité de charges développées à la surface des argiles, de la matière organique et des oxydes / hydroxydes de Fe et Al du sol et des ions orthophosphates.

- **Solubilisation**

Le concept de conversion de phosphate inorganique indisponible en des formes disponibles (H_2PO^- et HPO^{2-}) aux plantes est un phénomène appelé la solubilisation du phosphate minéral. Ce phénomène est assuré par certains microorganismes, principalement, les bactéries solubilisatrices de phosphate BSP (Mackey and Paytan 2009). Certains microorganismes sont aussi capables de minéraliser les formes organiques des phosphates grâce à des enzymes comme les phosphatases et les phytases. Ces microorganismes du sol sont capables de mobiliser le phosphate d'une manière durable et respectueuse de l'environnement.

De ce fait, l'importance du P ne se résume pas seulement dans la diversité de ses formes ou dans sa quantité totale dans le sol mais aussi dans sa solubilité et biodisponibilité.

II. Fertilisants phosphatés

1. Reserve mondiale de phosphate

Les réserves mondiales de phosphate sont estimées à 70 milliards de tonnes. Le Maroc, avec une position très avantageuse, détient plus de 70% de ces réserves. Les réserves mondiales sont classées en deux grandes classes de gisements :

- Les gisements d'origines volcaniques dits ignés qui sont peu soluble en raison de leur structure cristalline (Höweler et Woodruff, 1968). Ces gisements fournissent 12% de la production mondiale et se trouvent principalement au Canada, au Brésil, en Finlande, en Russie et en Afrique du Sud.
- Les gisements d'origines sédimentaires qui représentent la plus grande partie des réserves mondiales répartis sur le Maroc, la Chine, les Etats Unis et le moyen orient.

Bien qu'il soit détenteur d'environ 50 milliards de tons des réserves, le Maroc est le troisième producteur de phosphate après la Chine et l'Amérique. Certes, le Maroc prévoit d'augmenter sa production après avoir envisager de s'orienter vers la production locale des engrais phosphatés. Ces derniers représentent environ 90% des produits phosphatés.

2. Fertilisants phosphatés utilisés dans l'agriculture

2. 1. Engrais phosphatés

Les engrais phosphatés incorporés aux sols sont fabriqués à partir de l'acide phosphorique issu du traitement chimique de la roche phosphatée (RP). Quatre types principaux d'engrais phosphatés sont répandus dans le marché : le DAP (Di-ammonium phosphate) qui est le plus utilisé, le TSP (tri-sodium phosphate), le MAP (mono-ammonium phosphate) et le NPK ; un engrais ternaire composé de trois éléments : phosphore, azote et potassium) (Jiao et al., 2012). Ces engrais sont les plus utilisés par les agriculteurs pour enrichir les sols agricoles.

2. 2. Phosphate naturel

Dans les dernières années, le phosphate naturel a commencé à être utilisé directement comme engrais phosphaté (Panhwar et al., 2011). Les roches phosphatées (RP) constituent une source naturelle de P. Leur application directe au sol comme agent de fertilisation détient de nombreux avantages. En effet, elles constituent une alternative écologique aux engrais chimiques, ne nécessitent pas de traitements subséquents et donc ne génèrent pas de couts supplémentaires, et permettent la valorisation des RP de basse qualité, impropres à la fabrication des engrais (Mendes et al., 2015).

2. 3. Phosphocompost

Le phosphocompostage est une approche consistant en la combinaison entre une source de phosphate, souvent le phosphate naturel, et une source de carbone. Si le compostage correspond à un processus de décomposition microbienne des matières organiques, le phosphocompostage n'est donc qu'un compostage additionné de phosphate (Ahmad et al.,

2007). Un phosphocompost est préparé souvent à partir d'un mélange des roches phosphatées avec de la matière organique (déchets verts, fumier…) (Chen et al., 2001 ; Hellal et al., 2013). Cette technique est largement utilisée dans les dernières années pour la production d'un fertilisant phosphaté plus stable et soluble.

3. Solubilité des fertilisants phosphatés

La solubilité des fertilisants phosphatés est un facteur primordial influençant la qualité de ces derniers. Ce facteur reflète la concentration du phosphore disponible aux plantes et par conséquent, la valeur agronomique que représente un fertilisant donné. Malheureusement, la solubilité des engrais phosphatés diminue juste après leur contact avec le sol. Près de 70 à 90 % de ces engrais sont rapidement précipités et fixés par des cations présents dans le sol, ce qui les converti à des formes insolubles et inaccessibles aux plantes (Fankem et al., 2006). Lorsque l'engrais entre en contact avec le sol, une série de réactions s'amorce, ce qui rend le phosphate apporté moins soluble et moins disponible aux plantes. Toutefois, le degré de fixation et de précipitation du phosphate dans le sol dépend fortement des conditions du sol telles que le pH, la teneur en humidité, la température et surtout les minéraux déjà présents dans le sol. Dans le cas des sols acides, les oxydes libres et les hydroxydes d'aluminium et de fer jouent un rôle clé dans la fixation du phosphore, alors que dans les sols alcalins, il est fixé par les ions de calcium (Toro, 2007).

Ainsi, la faible solubilité du phosphate naturel par rapport aux engrais phosphatés est encore affaiblit après son réaction avec le sol (Rick et al., 2011; Walker et al., 2012; Knox et al., 2012).

Cependant, le processus du compostage du phosphate naturel avec des déchets agricoles augmente la solubilité du phosphate, grâce à l'effet des microorganismes solubilisateur de P. Durant le compostage des roches phosphatées, ces microorganismes, produisent des acides organiques, qui permettent la libération du phosphate à partir de la matrice de la roche phosphatée, ainsi ils maintiennent des niveaux élevés du phosphore disponible (Vassileva et al., 2010).

L'existence de ces microorganismes, notamment les bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP), est indispensable pour remédier au problème de fixation des phosphates et garder le phosphate dans sa forme soluble qui est l'orthophosphates.

III. Bactéries solubilisatrices de phosphate BSP

1. Généralités sur les BSP

La rhizosphère est une zone critique où les micro-organismes, le sol et les plantes interagissent. Les bactéries rhizosphériques promotrices de la croissance des plantes (PGPR) constituent un groupe hétérogène qui peut être présent dans la rhizosphère sous forme de bactéries du sol à la surface des racines. Ces groupes fonctionnels de PGPR peuvent directement ou indirectement faciliter la croissance des plantes dans des conditions de stress biotique ou abiotique (Singh et al., 2015). Les bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP), qui appartiennent au groupe PGPR, sont omniprésentes et ont des propriétés et des niveaux de population différents selon les caractéristiques physico-chimiques, la teneur en matière organique et le P du sol (Oteino et al., 2015). Chabot et al (1993) estiment que les BSP peuvent constituer 20 à 40% de la population cultivable du sol, dont une proportion importante est dans le sol de la rhizosphère.

Le PSB peut transformer différents composés insolubles au P en formes solubles disponibles pour l'absorption par les plantes (Pathak et al., 2017). La solubilisation des phosphates comprend la solubilisation de phosphates inorganiques et la minéralisation des phosphates organiques libérant ainsi le phosphate soluble (Novo et al., 2018). Un fait important est que ces deux processus peuvent coexister dans une même souche bactérienne (Hanif et al., 2015).

2. Mécanismes de solubilisation du phosphate

L'ensemble des mécanismes impliqués dans la conversion du phosphate inorganique insoluble en phosphate soluble sont appelés mécanismes de solubilisation de phosphate. Tandis que pour le P organique sont appelés mécanismes de minéralisation du phosphate (Figure 2).

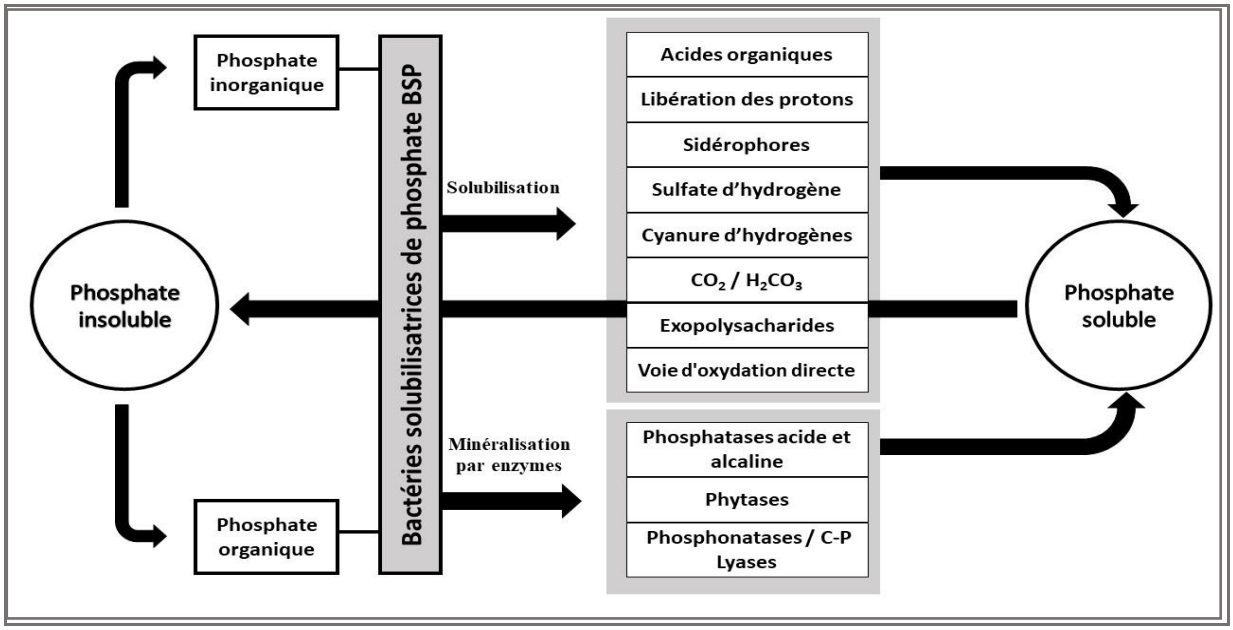

Figure 2 : Représentation schématique des mécanismes de solubilisation du phosphate inorganique et organique par les bactéries solubilisatrices de phosphate (Sharma et al., 2013).

2.1. Solubilisation du phosphate inorganique

- **Acides organiques**

Les carboxylates et les acides carboxyliques correspondants, également appelés anions organiques à faible poids moléculaire (LMWOA, pour Low Molecular Weigth Organic Acid), sont d'une importance cruciale dans la mobilisation de P dans le sol (Plassard et al., 2015).

Ces composés libèrent les ions orthophosphates à partir de complexes minéraux insolubles en chélatant par leurs groupement hydroxyle et carboxyle les cations liés au phosphate. Ceci en entrant en compétition avec ce dernier pour les sites d'adsorption sur les particules de sol, ou en formant des complexes solubles avec les ions métalliques associés au P insoluble (Ca, Al, Fe) (Stephen et Jisha, 2011). Les acides organiques sont le produit du métabolisme bactérien, principalement par respiration oxydative ou par fermentation de sources de carbone organique (par exemple, le glucose) (Trolove et al. 2003).

L'abaissement du pH du milieu suggère la libération d'acides organiques par les microorganismes solubilisant le P (Whitelaw 2000 ; Maliha et al. 2004) par la voie d'oxydation directe qui se produit sur la face externe de la membrane cytoplasmique (Zaidi et al. 2009).

Le phosphate anionique monovalent $H_2PO_4^-$ est la forme soluble majeure de phosphate inorganique, qui se produit généralement à un pH inférieur. Toutefois, lorsque le pH du sol

augmente, les formes divalentes et trivalentes de Pi (respectivement HPO_4^{-2} et HPO_4^{-3}) se produisent. Ainsi, la synthèse et la décharge d'acide organique par les souches de BSP dans le milieu environnant acidifient les cellules et leur environnement en conduisant à la libération d'ions de phosphate soluble par substitution de H^+ pour le cation lié au phosphate (Goldstein, 1986). Les acides organiques produits par les BSP peuvent être détectés par chromatographie liquide à haute performance et par des méthodes enzymatiques (Whitelaw, 2000). Les principaux acides libérés par les BSP dans la solubilisation du P insoluble sont l'acide gluconique (Di-Simine et al., 1998 ; Bar-Yosef et al., 1999), l'acide oxalique, l'acide citrique (Kim et al., 1997), l'acide lactique, l'acide tartrique et l'acide aspartique (Venkateswarlu et al., 1984). Les résultats d'une étude abiotique utilisant HCl et l'acide gluconique pour solubiliser le P ont également indiqué que la chélation de Al_3^+ par l'acide gluconique pourrait être un facteur dans la solubilisation du phosphate d'aluminium colloïdal (Whitelaw et al., 1999). Cependant, l'acidification ne semble pas être le seul mécanisme de solubilisation, car la capacité à réduire le pH dans certains cas n'est pas corrélée avec la capacité à solubiliser le minéral P (SubbaRao, 1982).

- **Sulfure d'hydrogène H2S**

Certaines bactéries produisent H_2S qui réagit avec le phosphate ferrique donnant ainsi le sulfate ferreux avec libération concomitante du phosphate sous sa forme soluble (Sharma et al., 2013 ; Swaby et Sperber, 1958).

- **Sidérophores**

Les sidérophores, agents complexant de forte affinité pour le fer (Fe), sont produits par la quasi-totalité des microorganismes en réponse à la carence en cet élément. Ceux-ci comprennent les catécholates, les hydroxamates et les carboxylates (Miethke et Marahiel, 2007). Les sidérophores libèrent le Fe à partir des composés minéraux, ou organiques dans des conditions de limitation en Fe (Crowley, 2007). Ceci permet de façon indirecte la libération de P ainsi que d'autres éléments au profit des plantes et des microorganismes. Cependant, la production de sidérophores n'a pas été largement impliquée comme mécanisme de solubilisation de Pi, en raison de la prédominance des mécanismes d'échanges ioniques pratiqués par les ions d'acides organiques (Parker et al., 2005).

- **Exopolysacharides**

Les Exopolysacharides (EPS) et les biosurfactants sont produits par des micro-organismes en grande partie en réponse à la formation de biofilms et au stress. Des études sur les

Exopolysacharides produits par des microorganismes ont montré leur capacité à complexer les métaux présents dans le sol ($Al_3^+ > Cu_2^+ > Zn_2^+ > Fe_3^+ > Mg_2^+ > K^+$ (Ochoa-Loza et al. 2001), de cela, on peut déduire qu'ils doivent influencer la solubilité dans le sol. En culture pure, l'exopolysacharide microbien a stimulé la dissolution du phosphate tricalcique de manière synergique avec des anions d'acides organiques (Yi et al., 2008).

- **Production de HCN**

Les travaux réalisés par Rijavec et Lapanje, (2016) ont montré que cet élément est également impliqué d'une manière indirecte dans la promotion de la croissance végétale en améliorant l'acquisition par les plantes des nutriments minéraux, principalement le P. En effet, les bactéries productrices de HCN ont été rapportées dans de nombreux travaux pour leur intervention dans la mobilisation des minéraux à partir des roches qu'ils constituent (Frey et al., 2010; Lapanje et al., 2012; Wongfun et al., 2014).

- **Production de CO2**

Le CO_2 libéré durant la respiration microbienne, est dissout dans l'eau pour donner l'acide carbonique qui participe à la solubilisation de Pi en diminuant le pH dans la rhizosphère (Sharma et al., 2013).

2.2. Minéralisation de phosphate organique

La solubilisation du P organique, communément désignée par la minéralisation, joue un rôle impératif dans le cycle de P dans le sol (Khan et al., 2009b). La libération de ce macroélément à partir des composés organiques est assurée par l'action catalytique de certaines enzymes qui jouent ainsi un rôle essentiel dans le recyclage du Po en Pi. Ces enzymes sont produites par des bactéries rhizosphériques et aboutissent à la libération des ions orthophosphates directement assimilables par les plantes (Zaidi *et al.*, 2009).

- **Phosphatases**

L'hydrolyse de la plupart des composés organiques phosphatés est assurée par des enzymes : phosphatases qui sont produites activement en réponse à la carence en P (Richardson et Simpson, 2011). Les phosphatases ont des exigences spécifiques vis-à-vis de certains substrats. Les catégories les plus courantes des phosphatases bactériennes contribuant à la minéralisation du P comprennent les phosphomonoestérases (les phosphatases acides (pH < 6) et alcalines (pH > 7) (Jorquera et al., 2008), les phosphodiestérases, les nucléases, et les nucléotidases, ainsi que les phytases (Mackey et Paytan 2009, Nannipieri et al., 2011). Ces

enzymes permettent l'approvisionnement de la cellule en nutriments essentiels. Elles catalysent la déphosphorylation des phosphoesters et des anhydrides phosphates liés à la matière organique (Rodríguez *et al.*, 2006). Selon la spécificité vis-à-vis du substrat, ces enzymes sont classées en 2 groupes spécifiques et non spécifiques : acides et alcalines (Sharma *et al.*, 2013).

- **Phytases**

Les phytates (Les phosphates d'inositol) correspondent à une famille des hexahydroxy-cyclohexane estérifiés par le phosphate (Turner et al., 2002), qui constituent une classe de composés organiques largement distribués dans l'environnement. Ces molécules sont synthétisées par les plantes et sont fortement complexées dans les sols, où elles s'accumulent pour former la classe dominante de phosphore organique (Po). En tant que tels, ils sont d'un intérêt central en ce qui concerne leur disponibilité pour les plantes (Hayes et al., 2000). Les BSP sont en fait un facteur clé dans la minéralisation des phytates dans le sol et leur présence dans la rhizosphère compense l'incapacité des plantes à obtenir le P directement à partir des phytates (Richardson et Simpson, 2011).

La minéralisation des phytates, requiert l'intervention d'enzymes spécifiques, les phytases, (myo-inositol-hexaphosphate-phosphohydrolases) (Konietzny et Greiner, 2002 ; Lim et al., 2007). C'est une classe de phosphatases qui catalysent l'hydrolyse séquentielle des phytates en dérivés phosphatés de myo-inositol ainsi qu'en phosphate inorganique. Ces enzymes sont produites dans le sol par un large éventail d'organismes, y compris les bactéries (Yadav et Tarafdar, 2007).

Elles ont été classées en quatre groupes selon leur mécanisme d'hydrolyse, leur spécificité de substrat, la structure de la protéine et le pH optimal pour son activité. Ces quatre classes sont : les phosphatases acides à histidine (HAP), les phytases à hélice beta (BPP), les phytases à cystéine (CPhy), et les phosphatases acides pourpres (PAP) (Jorquera et al., 2008). Ces quatre familles sont également divisées en trois classes d'enzymes, 3-, 5- et 6-phytases, selon la position du premier groupement phosphate attaqué sur l'anneau inositol (Ariza et al., 2013).

- **Phosphonatases et C-P lyases**

Les phosphonates (Pn) constituent une classe de molécules organiques contenant des liaisons directes carbone-phosphore (C-P) à la place des liaison carbone-oxygène-phosphore (C-O-P) des phosphoesters (Jiang et al., 1995). Les bactéries sont capables d'utiliser les

phosphonates comme seule source de P grâce à deux enzymes clés : les C-P-lyase et Phosphonatases (Wanner, 1994).

Ces enzymes clivent les liaisons C-P des phosphonates (Rodriguez et al., 2006), par deux voies qui diffèrent principalement par la spécificité de substrat et le mécanisme catalytique de fission de liaison C-P.

Grâce à plusieurs mécanismes, les BSP démontrent une capacité potentielle de solubilisation et de minéralisation de P. Les capacités de solubilisation et de minéralisation du phosphate peuvent coexister dans la même souche bactérienne (Tao et al., 2008). Leur utilisation comme bio-fertilisant représente ainsi une approche prometteuse et respectueuse de l'environnement en permettant l'acquisition du phosphate aux plantes. En effet, les biofertilisants à base des BSP pourraient aider à augmenter la disponibilité de phosphate, mais également faire bénéficier les plantes des traits PGP qu'elle renferment grâce à la production des substances promotrices de la croissance végétale (Singh, 2013).

IV. Trait PGP chez les bactéries solubilisatrices de phosphate

En plus de rendre le phosphate accessible pour être absorbé par les plantes, il existe un certain nombre de rapports sur la promotion de la croissance des plantes par les bactéries solubilisatrices de phosphate (Igual et al. 2001; Rodríguez et al. 2006). Les BSP sont connues par la production de métabolites bénéfiques pour les plantes, tels que les phytohormones, les sidérophores et les antibiotiques. En fait, la solubilisation du phosphate est un trait promoteur de la croissance des plantes (Vejan et al. 2016). Ainsi, les bactéries solubilisatrices de phosphate font parties des bactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPR) (Puente et al. 2004a, 2009a). Les PGPR sont un groupe de bactéries capables de coloniser activement les racines des plantes et améliorer leur croissance et leur rendement via plusieurs mécanismes (Wu et al., 2005). Les PGPR favorisent directement et indirectement la croissance des plantes via plusieurs mécanismes (figure3). Elles agissent, directement, en augmentant l'acquisition des nutriments comme le phosphore, l'azote, le potassium et les minéraux essentiels (Vansuyt et al., 2007 ; Yazdani et al., 2009 ; Sandhya et al., 2009 ; Weyens et al., 2010), stimulant la croissance via la production des hormones végétales, ou indirectement en diminuant les effets inhibiteurs de divers agents pathogènes sur la croissance et le développement des plantes (Glick, 2012). Ce groupe de bactéries peut également nettoyer l'environnement en détoxifiant les polluants comme les métaux lourds et les pesticides (Tirry et al., 2018).

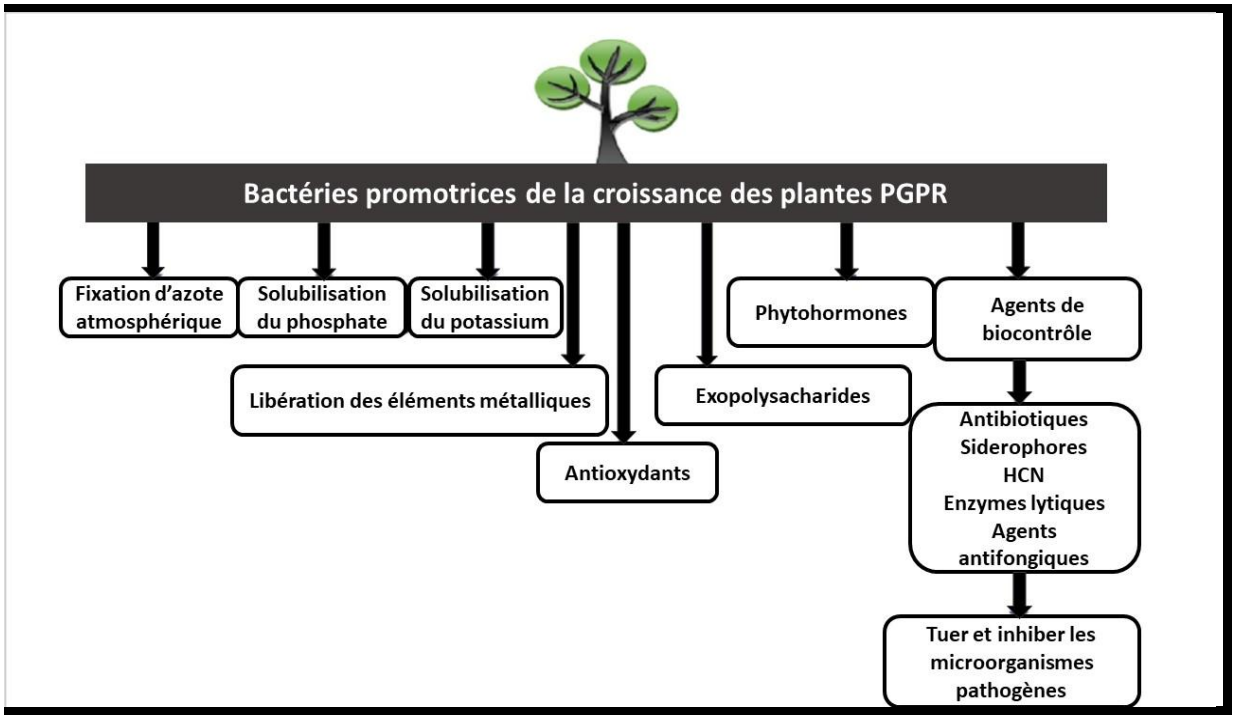

Figure 3 : Mécanismes de promotion de la croissance des plantes chez les PGPR (Naik et al., 2019, avec modification)

1. Fixation de l'azote

L'azote est le principal nutriment limitant la croissance des plantes (Munees & Mulugeta, 2014). C'est un constituant essentiel des nucléotides, les lipides membranaires et les acides aminés (Marschner, 1995). La plus grande partie de cet élément se trouve sous la forme (N2) inaccessible aux animaux et aux plantes (Pujic & Normand, 2009). Les PGPR ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique et le rendent disponible aux plantes. Une bactérie solubilisatrice de phosphate peut être à la fois fixatrice de l'azote atmosphérique (Janati et al., 2021).

2. Solubilisation du potassium

Après l'azote et le phosphore, Le potassium (K) est le troisième élément nutritif essentiel des plantes. Il joue un rôle essentiel pour l'activation des enzymes, la synthèse des protéines et la photosynthèse. La concentration de potassium soluble est généralement très faible dans la solution du sol. Plus de 90 % du potassium existe sous forme de roche insoluble et silicate (Parmar et Sindhu, 2013). La carence en potassium est devenue une contrainte majeure dans la production des cultures (Meena et al, 2017). Une quantité de potassium insuffisante aboutit à des racines moins développées. Des PGPR, tels que *Acidothiobacillus* sp., *Bacillus*

edaphicus, Ferrooxidans sp., Bacillus mucilaginosus, Pseudomonas sp., Burkholderia sp, et *Paenibacillus sp.*, ont été signalés comme des bactéries solubilisatrices du potassium (BSK) minéral présents dans les sols (Liu et al., 2012). Par conséquent, l'application des PGPR solubilisant le potassium comme biofertilisant peuvent augmenter l'aquisition du potassium et soutenir la production végétale (Basak et al, 2017 ; Wei et al., 2017 ; Bakhshandeh et al., 2017).

Nath et al. (2017) ont rapporté que des isolats BSP ont été capables également de solubiliser le potassium et vice versa. Comme pour les BSP, La capacité des BSK à solubiliser le potassium dépend également, principalement, de leur capacité à sécréter des acides organiques (Meena et al., 2014 ; Shrivastava et al., 2016 ; Sindhu et al., 2016 ; Bahadur et al., 2017).

3. Production des Sidérophores

Les sidérophores sont des agents chélatants de faible poids moléculaire, spécifiques des ions ferriques, synthétisés par des bactéries, des actinomycètes, des champignons, certaines algues et des plantes poussant sous une faible limitation de fer. Le rôle principal des sidérophores est de fixer le Fe, mais ils forment également des complexes avec d'autres éléments essentiels (Mo, Mn, Co et Ni) dans l'environnement et les rendent disponibles pour les cellules microbiennes (Bellenger et al., 2008 ; Sandy et Butler 2009 ; Goswami et al., 2016). Les PGPR sont connues pour leur capacité à produire les sidérophores (Whipps, 2001 ; Li et al., 2016).

La production des sidérophores par les PGPR constitue un atout majeur qui permet à la plante d'acquérir la quantité de fer nécessaire. Les sidérophores sont impliqué également dans le mécanisme de solubilisation de phosphate ferrique vue leur capacité à chélater les ions de fer et libérer le phosphate soluble. Les bactéries productrices de sidérophore sont également solubilisatrices du phosphate (Crowley, 2007).

4. Production des phytohormones

Les PGPR, dont les BSP, sont capable de produire des phytohormones agissantes en tant que médiateurs cellulaires (messagers) intervenant dans la régulation du développement des plantes, agissant sur l'organogenèse, les réponses trophiques, les réponses cellulaires telles que l'expansion des cellules, la division, la différenciation et la régulation des gènes (Ryu et Patten, 2008). Presque la totalité des PGPR sont caractérisées par la production de

phytostimulateurs tels que l'AIA, la cytokinine et les gibbérellines (Kang et al., 2014 ; Kumar et al., 2014 ; Saha et al., 2016a,b) ou par l'activité de la 1 aminocyclopropane-1 acide carboxylique (ACC) désaminase, une enzyme qui peut réduire les niveaux d'éthylène des plantes qui sont généralement augmentés par une grande variété de stress environnementaux tels que les inondations, la sécheresse, les métaux lourds, les contaminants organiques, les attaques d'agents pathogènes et le stress salin (Chérel et al., 2013 ; Das et Pradhan, 2016 ; Saha et al., 2016 a,b ; Bahadur et al., 2017). L'acide indole acétique AIA qui fait partie des auxines est la principale phytohormone produite par les PGPR. Elle contrôle une grande variété de processus impliqués dans le développement et la croissance des plantes. De faibles concentrations peuvent stimuler l'allongement des racines primaires, tandis que des niveaux élevés stimulent la formation de racines latérales et leur élongation au dépens du raccourcissement de la racine principale (Patten et Glick, 2002; Perrig et al., 2007; Spaepen et al., 2007b; Remans et al., 2008). Le tryptophane est un acide aminé que l'on trouve couramment dans les exsudats de racines. C'est la principale molécule précurseur de la biosynthèse de l'AIA chez les bactéries (Etesami et al., 2009 ; Kamilova et al., 2006).

Il faut noter que plus de 80% des PGPR produisent cette hormone, ainsi l'amélioration de la croissance des plantes par l'inoculation des racines avec des espèces de *Bacillus* et *Paenibacillus* productrices d'AIA est bien connue (Kloepper et al., 2004 ; Idris et al., 2007). Les PGPR connues pour produire des phytstimulateurs comprenant les genres Rhizobium, Bradyrhizobium, Mesorhizobium, Bacillus, Rhanella, Pantoea, Arthrobacter Pseudomonas, Herbaspirillum, Enterobacter, Brevundimonas et Burkholderia (Yadegari et Mosadeghzad, 2012 ; Montan˜ez et al., 2012 ; Kumar et al., 2014).

5. Bio-protection

Les microorganismes phytopathogènes constituent une menace majeure et chronique pour l'agriculture durable et la durabilité des écosystèmes. L'utilisation régulière de pesticides et de fongicides chimiques a suscité des préoccupations environnementales et même provoqué une résistance des agents pathogènes, obligeant à un développement constant de nouveaux agents (Fernando et al., 2005). Les BSP ont montré leur capacité à améliorer la santé des plantes en augmentant le rendement de la production agricole. En effet, un des avantages majeurs des PGPR est de produire des composés antibactériens qui sont efficaces contre certains agents pathogènes et parasites des plantes.

Les PGPR dotées de caractéristiques de biocontrôle peut être considérées comme une alternative aux fortes doses de pesticides appliquées sur les cultures pour dissuader les agents pathogènes et réduire la gravité de la maladie. Un grand nombre de mécanismes utilisés par les PGPR sont impliqués dans le biocontrôle tels que l'antagonisme direct via la production d'antibiotiques, de sidérophores, de HCN, d'enzymes hydrolytiques (chitinases, protéases, lipases, etc.), ou des mécanismes indirects dans lesquels les organismes de biocontrôle agissent comme un probiotique en entrant en compétition avec le pathogène pour une niche (Lugtenberg et Kamilova, 2009). De plus, les PGPR par médiation, luttent indirectement contre les phytopathogènes en provoquant une résistance systémique induite contre un certain nombre de maladies des plantes (Jetiyanon et Kloepper, 2002).

L'antibiose est le mécanisme le plus étudié et le plus répandu des agents de lutte biologique (Singh et al., 2017b). Parmi toutes les souches de PGPR, les Bacillus et les Pseudomonas sont les deux genres les plus importants et les mieux étudiés pour les mécanismes d'antibiose dans les pratiques de gestion de la maladie (Jayaprakashvel et Mathivanan, 2011 ; Dominguez-Nunez et al., 2016).

De nombreux PGPR, y compris les BSP, peuvent synthétiser des métabolites antifongiques tels que les antibiotiques, les enzymes de lyse de la paroi des cellules fongiques, ou cyanure d'hydrogène, qui suppriment la croissance des pathogènes fongiques. Par conséquent, les souches bactériennes performantes peuvent être utilisées de manière pratique pour le développement des inoculants favorisant la croissance des plantes et de biocontrôle (Laslo et al., 2012).

6. Bioremédiation

La bioremédiation est reconnue comme un outil important pour restaurer les sites contaminés et les écosystèmes dégradés en utilisant des microorganismes ou ses produits (Uqab et al., 2016). L'utilisation des microorganismes pour améliorer la phytoremédiation a été proposée depuis quelques années (Leyval et al., 1997). De nombreux PGPR sont capables de dégrader les composés toxiques, y compris les herbicides, les pesticides, les solvants, des composés organiques et pourraient fournir une mesure efficace d'élimination des composés toxiques (Murali et Mehar, 2014). Etant donné le caractère ubiquitaire de ces bactéries, elles ont un rôle central dans les interactions sol-bactéries-plantes et leur effet protecteur pour la plante. Elles sont capables de produire des sidérophores qui chélatent également le fer comme d'autres métaux lourds tels que le cadmium, le plomb, le nickel,

l'arsenic, l'aluminium, le magnésium, le zinc, le cuivre, le cobalt et le strontium (Burd et al., 2000). Ma et al (2009) ont rapporté qu'en plus de leur effet promoteur de la croissance des plantes, les PGPR peuvent contribuer à l'adsorption/ l'absorption des métaux lourds du sol.

Bactéries solubilisatrices de phosphate	Trait PGP						Références
	P	N	K	AIA	Sid	ACC	
Bacillus subtilis	+	+		+	+		Singh et al. (2019)
Bacillus amyloliquefaciens	+	+		+	+		Singh et al. (2019)
Bacillus altitudinis	+			+		+	Kumaravel et al. (2018)
Burkholderia cepacia	+		+	+	+		Martínez-Gallegos et al. (2018)
Enterococcus casseliflavus	+			+	+		Mussa et al. (2018)
Paenibacillus taichungensis	+			+	+		Zhang et al. (2017)
Pseudomonas koreensis	+	+		+	+		Kumari et al. (2016)
Sphingomonas paucimobilis	+		+		+		Martínez-Gallegos et al. (2018)
Serratia nematodiphila	+			+	+	+	Saikia et al. (2018)
Acinetobacter sp.	+			+	+	+	Indiragandhi., 2008
Pseudomonas sp.	+	+			+	+	Indiragandhi., 2008
Pseudomonas sp.	+			+	+	+	Poonguzhali et al., 2008

Tableau 2 : Bactéries solubilisatrices de phosphate avec des trait PGP.

P : solubilisation du P ; **N :** fixation de N ; **K :** solubilisation du potassium ; **AIA :** production d'AIA ; **Sid :** production des sidérophores ; **ACC :** production d'ACC desaminase.

V. Utilisation des BSP comme bio-inoculants

Le sol est un habitat d'une très vaste communauté de microorganismes interagissant dans la rhizosphère. Les activités de ces microorganismes déterminent en grande partie la fertilité du sol. Parmi les diverses communautés microbiennes, les BSP constituent un élément important des écosystèmes du sol dans différentes régions agro-climatiques du monde (Khan et al., 2007). Depuis la germination des graines jusqu'à ce qu'une plante arrive à maturité, les plantes vivent en étroite association avec ces organismes. L'inoculation de bactéries solubilisatrices de phosphate a montré une augmentation substantielle de la croissance des plantes suite à une inoculation simple ou en consortium (Zaidi et Khan, 2007 ; Zaidi et al., 2003). Ces populations bactériennes pourraient être d'une importance énorme pour le développement des plantes dans divers agroécosystèmes. L'impact de l'inoculation des BSP sur le rendement des cultures a été largement étudié (Tableau 3) (Motsim Billah et al., 2019).

L'inoculation des plantes avec des BSP est une approche agronomique prometteuse car elle augmente la disponibilité du P dans les sols et stimule la croissance des plantes via d'autres traits PGPR. Par exemple, Poonguzhali et al (2008) ont rapporté que l'inoculation des semences avec des souches BSP de Pseudomonas capables de synthétiser l'IAA, l'ACC désaminase et les sidérophores in vitro, augmentait l'élongation des racines et la biomasse du chou chinois. L'amélioration de la croissance des plantes par l'inoculation des racines avec des espèces BSP de *Bacillus* et *Paenibacillus* productrices d'AIA est bien connue (Kloepper et al., 2004 ; Idris et al., 2007). De même, une augmentation significative de la biomasse et du P total du blé d'hiver après une seule inoculation d'une souche de *Phosphobacterium* en pot et en plein champ a été rapportée (Chen et al., 2008). Il a été rapporté également que *Serratia marcescens* tolérante au froid et doté de caractéristiques favorisant la croissance des plantes (solubilisation de P, IAA, HCN et production de sidérophores), améliorait considérablement la biomasse végétale et l'absorption des nutriments des semis de blé cultivés dans des conditions de froid (Selvakumar et al., 2008). D'ailleurs, l'isolement des BSP à partir de la rhizosphère de différentes plantes confirme la relation synergique entre ces bactéries et les plantes. Des BSP ont été isolées à partir de la rhizosphère du noyer (Xuan Yu, 2011), du riz (Chaiharn et Lumyong, 2009), de la moutarde (Chandra et al., 2007), du palmier à huile (Fankem et al., 2006), du soja (Son et al., 2006), de l'aubergine et le piment (Ponmurugan et Gopi, 2006) et du maïs (Alam et al., 2002).

Les souches BSP de *Acinetobacter sp.* (PSGB04) et *Pseudomonas sp.* (PRGB06), possédant des caractéristiques favorisant la croissance des plantes (fixation de N2, IAA, production d'acide salicylique), isolées des crucifères (*Plutella xylostella*) ont également été testées pour leurs effets sur la croissance du canola et de la tomate (Indiragandhi et al., 2008).

Tableau 3 : Application des bactéries solubilisatrices de phosphate comme bio-inoculant sur différentes plantes et dans différentes conditions de culture (Motsim Billah et al., 2019).

Bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP)	**Plantes testées**	**Conditions de culture**	**Références**
Rhizobium leguminosarum	Lentille	Serre de culture	Jida and Assefa (2011)
Pseudomonas striata et *Bacillus polymyxa*	Pois chiche	Serre de culture	Khurana and Sharma (2000)
Pseudomonas sp.	Blé	Champ	Afzal et al. (2005)
Bacillus strain	Blé	Champ	Chen et al. (2006)
Azotobacter	Maïs	Champ	Gholami et al. (2009)
Azospirillum	Riz	Champ	Araùjo et al. (2013)
Serratia marcescens et *Pseudomonas sp.*	Maïs	Serre de culture et champ	
Pseudomonas putida	Maïs	Serre de culture	Pandey et al. (2006)
Pseudomonas fragi	Blé	Serre de culture	Selvakumar et al. (2009)
Serratia liquefaciens, *Serratia marcescens* et *Bacillus thuringiensis*	Blé	Field	Abaid-Ullah et al. (2015)
Bacillus megaterium, *Bacillus subtilis* et *Pantoea agglomerans*	Choux	Serre de culture	Turan et al. (2014)
Streptomyces sp. strain PGPA39	Tomate	Condition gnotobiotique	Palaniyandi et al. (2014)
Penicillium bilaiae	Maïs	Champ	Leggett et al. (2015)
Chalabuda Bacillus megaterium	Lentille	Champ	Kumar and Chandra (2008)

Rhizobium RASH6	Pois chiche	Serre de culture	Rivas et al. (2006)
Azotobacter coroocoocum, Bacillus lentus, Azospirillum brasilens et Pseudomonas putida	Maïs	Champ	Yazdani et al. (2009)
Bacillus megaterium et Pseudomonas fluorescens	Banane	Champ	Attia et al. (2009)
Bacillus circulans	Pomme	Champ	Mehta et al. (2010)
Bacillus megaterium	Blé et betterave à sucre	Champ	Erman et al. (2010)

L'inoculation des semences par des BSP, simple ou en consortium, est une technique efficace qui peut atténuer la carence en phosphore et permettre à la plante de s'en bénéficier des traits favorisant la croissance de ces organisme (Qureshi et al., 2012). Selon Muthukumar et Udaiyan (2018), l'inoculation des BSP en consortium pourrait être plus importante et plus bénéfique pour la plante. Gomez-Godinez et al (2019) ont rapportés également qu'un consortium de PGPR, contenant des BSP, avait un effet bénéfique plus important sur les plants de maïs que des bactéries isolées.

Il est certain que l'inoculation de PSB dans les cultures commerciales permettrait d'augmenter les rendements, en plus de générer une pratique agricole plus durable et plus respectueuse de l'environnement grâce à la mobilisation du phosphate insoluble dans le sol.

VI. Valorisation de différentes sources de P par les BSP

L'utilisation des inoculants de BSP en combinaison avec d'autres source de phosphate insoluble pourrait être une approche intelligente surtout dans les sols pauvres en phosphate. Le problème de la faible solubilité de ces sources de phosphate pourrait être résolu par les bactéries solubilisatrices de phosphate (Abbasi et Manzoor, 2018). Par exemple, Ces dernières années, diverses techniques de solubilisation des roches phosphatées et sources de phosphate organiques et inorganiques peu solubles ont été proposées, tout en appliquant les bactéries solubilisatrices de phosphate (Hameeda et al., 2008 ; 2011 ; Selvakumar et al. 2013 ; Abbasi et al, 2015 ; Moreno Quevedo et al., 2015).

La boue de lavage de phosphate, un dérivé de l'industrie phosphatée, représente une source importante de phosphate insoluble non exploitée (Loutou et al., 2014). Son utilisation

comme amendement n'a jamais été rapportée. Ainsi que sa solubilisation par les bactéries solubilisatrice de phosphate.

1. Boue de lavage de phosphate (BLP)

La boue de lavage de phosphate (BLP) est un dérivé de la roche phosphatée (RP), de très fines particules, généré lors du processus d'enrichissement de minerai de phosphate. La BLP est composées de quartz (17 % en poids), de calcite (15 % en poids), de dolomite (7 % en poids), de fluorapatite (44 % en poids) et d'un minéral argileux de type smectite (7 % en poids). Elle contient alors, une quantité importante de la fluorapatite, une forme minéral insoluble du phosphate (Hakkou et al., 2016).

1.1. Génération de la BLP

La roche phosphatée (RP) marocaine contient de nombreux minéraux qui doivent être éliminés tels que les silicates, les carbonates, le mica, le feldspath, le calcaire, la calcite, la dolomie et les argiles (Lawver et al., 1982 ; Abouzeid, 2008). Lors de l'enrichissement du minerai de phosphate (unité de lavage et de flottation), la fluorapatite est séparée de la gangue minérale associée (argile, calcaire, silicates...) par la combinaison de différentes unités de traitement des minéraux impliquant le broyage, le criblage, le lavage et/ou la flottation. Par conséquent, d'énormes quantités résidus de flottation sont générées, en particulier une boue de très fines particules qui est appelée la boue de lavage de phosphate (Hakkou et al., 2016).

1.2. Problème de stockage de la BLP

Le Maroc possède environ les trois quarts des réserves mondiales de phosphate et est le troisième plus grand producteur de phosphate (Jasinski, 2013). En outre, l'intense activité minière liée à l'enrichissement naturel du phosphate génère de grandes quantités de boues (Mar et al.,2012 ; Sis et Chander, 2003). L'industrie phosphatée génère plus de 28 millions de tonnes de boues de lavage de phosphate, annuellement. Les boues de lavage produites sont stockées dans de grands bassins à l'air libre et forment des digues qui défigurent le paysage et les terres arables (Hakkou et al., 2016). Ceci présente un défi majeur pour l'opérateur des mines phosphatées au Maroc. La prise de conscience à travers la protection de l'environnement et la gestion des résidus a poussé le Maroc aujourd'hui à faire évoluer sa réglementation en obligeant les opérateurs miniers à avoir une approche de gestion

environnementale appropriée de leurs rejets avant de donner l'autorisation de l'exploitation minière.

1.3. Applications de la BLP

La boue de lavage de phosphate est très peu étudiée, et de ce fait, elle est très peu exploitée. Des études réalisées par hakkou et al (2016) et Loutou et al (2017) recommandent l'application de la BLP dans le domaine de la fabrication de la céramique conventionnelle et la céramique fonctionnelle dans la fabrication des agrégats légers dans la culture hydroponique, granulats pour l'isolation thermique et acoustique, briques, mortiers, bétons, membranes filtrantes pour la dépollution des eaux et le traitement des effluents ou de géopolymères…

Vue la teneur importante de ce dérivé en phosphate inorganique, des études récentes proposent l'utilisation de la BLP dans le domaine de l'agriculture comme fertilisant phosphaté. Tabrika et al (2020) a étudié l'effet d'un phosphocompost à base de la BLP et des déchets organiques en association avec les BSP sur le rendement agricole.

L'application de la BLP dans le domaine agricole comme fertilisant phosphaté pourrait être une approche très intéressante pour la re-exploiter, surtout lorsqu'elle est enrichie avec les bactéries solubilisatrice de phosphate qui pourraient libérer le phosphate soluble pour les plantes. La formulation des phosphocomposts à base de la BLP et des déchets organiques en combinaison avec les BSP pourrait également recycler la BLP.

2. Compostage à base de la BLP et des BSP

2.1. Compostage

Le compostage est considéré comme un processus de fermentation aérobie, à l'état solide, thermophile, à médiation microbienne, par lequel différentes matières organiques sont transformées en composés plus stables qui sont des précurseurs de substances humiques (Füleky et Benedek, 2010 ; Sharma et al., 1997 ; Zapata, 2009). On distingue différents types de composts selon la matière première utilisée. Les principales matières premières utilisées pour le compostage sont les déchets agricoles et agroindustriels ainsi que les résidus organiques putrescibles et les déchets verts (Füleky et Benedek, 2010 ; Jaramillo et Zapata, 2008). Les effets les plus bénéfiques de l'application du compost sont présentés dans le tableau 4. L'effet principal du compost n'est pas d'enrichir immédiatement le sol avec des éléments essentiels pour la croissance et le développement des plantes comme l'azote, le

phosphore et le potassium, mais de contribuer à l'amélioration de la structure du sol et de permettre la mobilisation des éléments nutritifs par les plantes, ce qui conduit à un équilibre plus approprié du sol. (De Bertoldi et al., 1983).

Tableau 4 : Avantages du compostage sur différents aspects dans le sol (Sánchez et al., 2017).

Aspect	Avantage	Références
Physique	La taille des particules dans le compost contribue à la génération des espaces qui facilitent la rétention d'eau et l'échange d'air.	(De Bertoldi et al., 1983 ; Shilev et al., 2007)
	Amélioration de la structure du sol contribuant à préserver l'équilibre physico-chimique et microbiologique du sol.	(De Bertoldi et al., 1983 ; Mora, 2006 ; Shilev et al., 2007)
	Augmentation de la couche fertile du sol.	(Marosz, 2012)
	Amélioration du mouvement des nutriments dans le sol.	(Shilev et al., 2007)
Chimique	Apport de matière organique au sol pour améliorer sa fertilité.	(Mora, 2006)
	Stabilisation et minéralisation de la matière organique de liens avec les molécules organiques du compost.	(Füleky and Benedek, 2010; Sharma et al., 1997)
	Génération de précurseurs de substances humiques.	(Füleky and Benedek, 2010 ; Zapata, 2009)
	Réduction de la concentration de pesticides dans le sol par la formation.	(Mora, 2006)
Microbiologique	Fourniture de microorganismes qui	(Sarker et al., 2012 ;

contribuent à la formation des sols et au mouvement des nutriments.	Xie et al., 2014)
Croissance accrue des racines et des micro-organismes dans la rhizosphère.	(Donn et al., 2014 ; Labidi et al., 2007)
Biorestauration par les micro-organismes contribuant à la dégradation des agents toxiques.	(Shilev et al., 2007)
Récupération et prévention de la désertification des sols.	(Cellier et al., 2012)
Fourniture de microorganismes bénéfiques contrôlant les agents pathogènes des plantes.	(Kinkel et al., 2012 ; Shen et al., 2013)

Les éléments nutritifs présents dans un phosphocompost doivent être fournis à des concentrations appropriées, et convenable avec le sol amendé. D'une manière générale, ces besoins sont estimés comme suit : 1,5 % d'azote, 0,2 % de phosphore et 1,0 % de potassium (Castro et Gómez, 2010). Pour cette raison, il est nécessaire de mener des recherches approfondies visant à améliorer les aspects nutritionnels du compost en ce qui concerne la teneur en macronutriments. En améliorant les caractéristiques nutritionnelles du compost, on pourrait obtenir un bio-intrant agricole qui non seulement fournit des nutriments au sol, mais améliore également ses propriétés physico-chimiques et microbiologiques (Sánchez et al., 2017).

2.2. Addition du phosphate au compost (Phospho-compostage)

Le phosphate est un élément limitant la croissance des plantes, son existence dans les composts est cruciale. Le rajout d'une source supplémentaire de phosphate aux composts est une stratégie qui a été adoptée dernièrement par les agriculteurs pour augmenter la teneur en phosphate. Cette stratégie nommée phospho-compostage vise à augmenter la qualité du compost via l'augmentation de la concentration du P. L'objectif de la supplémentation du compost en phosphate est non seulement de contribuer à augmenter les niveaux de cet élément de manière soluble, mais aussi d'augmenter la quantité de micro-organismes solubilisant le phosphate dans le sol en particulier les BSP (Sánchez et al., 2017).

Une des stratégies de supplémentation en phosphate est l'utilisation de la roche phosphatée (Bangar et al., 1985 ; Nishanth et Biswas, 2008). La cinétique de la libération du phosphate soluble à partir d'un compost enrichi du phosphate naturel a été étudiée. L'effet de ce phosphocompost sur la croissance du blé a été également rapporté (Zayed et Abdel-Motaal, 2005). Meena et Biswas (2015) ont également utilisé la roche phosphatée comme source de P supplémentaire dans un compost organique.

En outre, l'addition de la boue de lavage de phosphate BLP dans les processus de compostage est très peu étudiée. Parmi les rares études réalisées dans ce sens, on trouve Tabrika et al (2020) qui ont conclu que le compostage avec de la BLP additionnée aux déchets de tomates et du fumier pourrait améliorer la disponibilité du phosphore du produit final en tant que compost.

Jusqu'à présent, très peu d'études ont été réalisées sur le compostage avec la BLP et d'autres ressources organiques, bien que ce soit un procédé approprié pour transformer ces matériaux en un produit de valeur agronomique avec une grande stabilité et maturité et sans effet toxique (Cerda et al., 2018).

Au cours du processus de compostage, de nombreux processus microbiologiques ont lieu, conduisant à la dégradation de la matière organique et minérale et entraînant des changements quantitatifs et qualitatifs sur les aspects physique, chimique et microbiologique (Ayilara et al., 2020).

2.3. Enrichissement du compost avec les BSP (Rôle des BSP)

Les bactéries solubilisatrices de phosphate constituent une machine essentielle, dans le sol, de la conversion du phosphate inorganique et organique insolubles en éléments assimilables par les plantes. Les mêmes mécanismes de transformation de la matière établis dans le sol sont réactivés lors du processus du compostage (Khan et al., 2007). En général, cette transformation de la matière organique et minérale lors du processus du compostage est également liée aux bactéries solubilisatrices de phosphate (Zayed et Abdel-Motaal, 2005). Le potentiel des BSP de la libération des ions de phosphate assimilable par les plantes a été exploité dans plusieurs études pour augmenter la maturité et la qualité des composts (Khan et al., 2007 ; Wickramatilake et al., 2011).

Le développement des phosphocompost à base des déchets organiques supplémentés avec la boue de lavage de phosphate BLP et enrichis avec des BSP semble être une approche prometteuse pour améliorer la fertilité et les propriétés physico-chimiques des sols. Elle est également respectueuse de l'environnement car elle permet de résoudre le problème

d’accumulation de la boue de lavage de phosphate à travers son recyclage. Toutefois, à notre connaissance cette approche n’a pas été mise en œuvre dans la littérature.

Matériel et méthodes

I. Isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP)

1. Site de prélèvement et échantillonnage

L'isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate a été réalisé à partir des bassins de stockage des boues de lavage de phosphate situés au site minier Merah Lahrach 32°44'51.4 "N 6°50'56.5 "W à Khouribga. 10 échantillons de plantes du Tamarix ont été prélevées soigneusement avec leur système racinaire, au niveau des bassins de stockage de la boue de lavage de phosphate. Des échantillons de sol (BLP) ont été également prélevés des bassins de stockage à une profondeur de 10-30 cm pour leurs analyses des propriétés chimiques.



Figure 4 : Ecotypes des isolements bactériens effectués dans la rhizosphère des plantes sauvages poussant sur les boues de lavage des phosphates.

Le matériel utilisé pour les prélèvements a été désinfecté préalablement. Les échantillons ont été amenés aseptiquement au laboratoire dans des sacs en polyéthylène et utilisés immédiatement pour l'isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP).

Les boues de lavage de phosphate ont été analysées pour le phosphate total et pour certains micro-nutriments. Pour ce faire, les boues ont été broyées avec un mortier et la poudre obtenue a été complètement digérée avec HNO_3 / Br_2 / HF / HCl pour l'analyse du P total et avec HNO_3 / HCl pour l'analyse de certains éléments biodisponibles dans la boue (Hakkou et al., 2016). Les analyses ont été réalisées à l'aide de la spectroscopie d'émission atomique à plasma inductif ICP-AES (Activa, Jobin yvon). Le phosphate biodisponible (P d'Olsen) a été analysé comme décrit par (Watanabe et Olsen, 1965). Le pH des échantillons de la boue a été également déterminé à partir de la suspension (sol : H_2O 1 : 5 (p / v)) (Wang et al., 2016).

2. Milieu d'isolement

Le milieu NBRIP (National Botanical Research Institute Phosphate) a été utilisé pour l'isolement des BSP. Ce milieu contient le phosphate tricalcique comme source de phosphate (10 $g.L^{-1}$ D-glucose, 5 $g.L^{-1}$ $Ca_3(PO_4)_2$, 2,5 $g.L^{-1}$ $MgCl_2$ $6H_2O$, 0,25 $g.L^{-1}$ $MgSO_4$ $7H_2O$, 0,2 $g.L^{-1}$ KCl, 0,1 $g.L^{-1}$ $(NH_4)_2SO_4$, 15 $g.L^{-1}$ agar, pH 7) (Nautiyal, 1999). Le milieu a été stérilisé par autoclavage et réparti dans des boites de Petri stériles.

3. Isolement

L'isolement des BSP a été effectué à partir des échantillons de plantes prélevés à partir du site minier de phosphate et des bassins de stockage de la boue de lavage de phosphate. Le sol rhizosphérique des plantes a été collecté, et des suspensions diluées à 1/10 ont été préparées en suspendant 10 g de chaque échantillon du sol dans 90 mL d'eau physiologique stérile. Les suspensions ainsi obtenues ont été incubées à 30°C sous agitation pendant 3 heures.

Au bout des 3 heures, des séries de dilutions (jusqu'à 10^{-6}) dans l'eau physiologique stérile ont été préparées à partir de chaque suspension. Un volume de 100 µL de chaque dilution a été étalé sur le milieu NBRIP agar. Les boites ont été incubées à 30°C pendant 5 jours.

4. Lecture de résultats

Les colonies présentant un halo clair (halo de solubilisation de phosphate) et de différents morphotypes ont été sélectionnées et purifiées par la méthode de plaque à stries à une seule colonie. Chaque isolat a été cultivé séparément dans le milieu liquide Luria-Bertani (LB) (10 g de peptone L^{-1}, 5 g d'extrait de levure L^{-1}, 5 g de chlorure de sodium L^{-1}, pH 7) (Bharadwaj et al., 2008b). Les isolats purifiés ont été retenus pour la confirmation de leur activité et la suite des expérimentations.

Les bactéries isolées ont été notées BS.

II. Solubilisation du phosphate tricalcique

1. Etude qualitative (milieu solide)

La capacité des isolats à solubiliser le phosphate tricalcique dans le milieu NBRIP agar a été évaluée par la détermination de l'indice de solubilisation du phosphate (ISP) (Fabio Battini et al. 2015) :

ISP = [Diamètre de la zone claire (colonie + zone de halo) (mm) / Diamètre de la colonie (mm)].

Pour cela, les isolats ont été ensemencés en milieu LB. Ensuite, 10 µL de chaque culture bactérienne (turbidité ajustée à 0,5 équivalent Mac Farland de 1-2 × 10^8 CFU.mL^{-1}) ont été déposés sur le milieu NBRIP agar. Après 5 jours d'incubation à 30°C, les diamètres des halos de solubilisation et des colonies ont été mesurés et les ISP ont été calculés. Trois réplicats ont été effectués pour chaque isolat.

2. Etude quantitative (milieu liquide)

Pour quantifier la capacité des isolats à solubiliser le phosphate tricalcique, 50 mL du milieu NBRIP liquide ont été inoculés avec 100 µL de l'inoculum (turbidité ajustée à 0,5 équivalent Mac Farland de 1-2 × 10^8 CFU. mL^{-1}) et incubés à 30°C pendant 5 jours sous agitation. Ensuite, des aliquotes de 1,5 mL des échantillons ont été centrifugées (10 000 g pendant 10 min) et le surnageant a été utilisé pour la détermination du phosphate soluble selon la technique décrite par Fiske et Subbarow (1925). Où, 500 µL du surnageant ont été mélangés avec 5,5 % d'acide trichloracétique, puis après 10 min d'incubation, 500 µL d'un

réactif colorant ont été ajoutés (le réactif a été préparé par un mélange de 40 mL de molybdate d'ammonium à 1,5 % dans de l'acide sulfurique à 5,5 % avec 10 mL de sulfate de fer à 2,7 % dans de l'eau distillée). Le produit phosphomolybdate a été mesuré par spectrophotométrie à 700 nm. La courbe d'étalonnage a été préparée avec du KH_2PO_4. Le pH des échantillons a été mesuré à la fin de l'incubation.

III. Solubilisation de la roche phosphatée (RP) et de la boue de lavage de phosphate (BLP)

Pour tester la capacité des isolats bactériens à solubiliser la roche phosphatée RP et la boue de lavage de phosphate BLP, un milieu NBRIP modifié a été utilisé en remplaçant le phosphate tricalcique par l'un de ces deux substrats.

1. Etude qualitative (milieu solide)

Avant d'utiliser la roche et la boue de phosphate, la fraction du phosphate soluble a été éliminée. Les échantillons de la roche et de la boue de phosphate ont été broyées et lavées quatre fois à l'eau distillée chaude selon le cycle suivant : 1 heure / 23 heures. Ensuite, elles ont été complètement séchées au four à 60 °C et homogénéisées avant d'être utilisées. Pour une meilleure visualisation des halos de solubilisation du P, 0,5% de colorant vert de bromocrésol (BCG) a été ajouté au milieu NBRIP agar modifié (10 $g.L^{-1}$ D-glucose, 5 $g.L^{-1}$ de la BLP ou la RP, 5 $g.L^{-1}$ $MgCl_2$ $6H_2O$, 0,25 $g.L^{-1}$ $MgSO_4$ $7H_2O$, 0,2 g.L KCl, 0,1 $g.L^{-1}$ $(NH_4)_2SO_4$, 5 $g.L^{-1}$ BCG, 15 $g.L^{-1}$ agar, pH 7). 10 µL de chaque culture bactérienne (ajustée à 1-2 × 10^8 $UFC.mL^{-1}$) ont été déposés sur le milieu NBRIP agar modifié. Après 5 jours d'incubation à 30 °C, les diamètres des halos de solubilisation du P et des colonies ont été mesurés et les PSI ont été calculés (Akintokun et al., 2007). Trois réplicats ont été effectués pour chaque isolat.

2. Etude quantitative (milieu liquide)

Pour quantifier l'activité de solubilisation de la roche et de la boue de phosphate des isolats bactériens, le milieu NBRIP liquide modifié a été utilisé, en remplaçant le phosphate tricalcique par l'un des deux substrats. Les conditions de culture et méthode de dosage du phosphate soluble précédentes ont été réalisées (Fisk et Subbarow, 1925). Le pH du milieu a été également mesuré à la fin de l'incubation.

IV. Traits favorisants la croissance des plantes (PGP) des isolats bactériens

En plus de l'activité de solubilisation du phosphate inorganique (le phosphate tricalcique, la roche phosphatée et la boue de lavage de phosphate), les isolats bactériens étudiés ont été criblés pour leur capacité à exprimer les principaux traits de promotion de la croissance des plantes (PGP).

1. Solubilisation du potassium K

1.1. Etude qualitative (milieu solide)

Les isolats bactériens ont été testés pour leur capacité à solubiliser le potassium K sur le milieu Aleksandrov (AM) (5 g de glucose, 0,5 g de $MgSO^{4-}$ $7H_2O$, 0,005 g de $FeCl_3$, 0,1 g de $CaCO_3$, 2 g de $CaPO_4$, 1 g de silicate d'aluminium et de potassium (mica), comme seule source de K, et 15 g de gélose, dans 1 L d'eau distillée, à pH 7). Un volume de 5 µL de suspension bactérienne, contenant environ 10^8 UFC.mL^{-1} a été déposé sur le milieu Aleksandrov agar et incubé pendant 5 jours à 30°C. Trois réplications ont été réalisées. Une zone claire dans la gélose AM autour la colonie bactérienne a été considérée comme la preuve d'une activité positive. La zone claire a été mesurée pour déterminer le rapport de solubilisation du potassium RSK des souches, en utilisant la méthode Khandeparkar (Prajapati et Modi 2012) :

RSK= Diamètre de la zone claire / Diamètre de la colonie.

2. 4. Etude quantitative (milieu liquide)

La capacité des isolats bactériens à solubiliser le potassium a été quantifiée, selon la technique décrite par Hu et al. (2006). Un volume de 100 µL de chaque culture bactérienne a été ajouté à 50 mL du milieu Aleksandrov liquide. Le milieu a été ensuite incubé sous agitation (200 rpm) pendant 7 jours à 30°C. Puis, la culture a été centrifugée à 6000 tr/min pendant 5 minutes. Le surnageant a été utilisé pour quantifier le potassium libéré. Une courbe d'étalonnage a été réalisée en utilisant du chlorure de potassium (de 5 à 60 mg. L^{-1}) pour quantifier les niveaux de potassium libéré.

2. Production de l'Acide Indole Acétique AIA

La production d'acide indol-3-acétique (AIA) a été étudiée en milieu liquide selon la méthode décrite par Battini et al. (2016). Les isolats étudiés ont été inoculés dans 4 mL de milieu LB additionné de tryptophane (1 mg. L^{-1}) et incubés à 30 °C sous agitation (200 rpm)

pendant 5 jours. La culture microbienne ainsi obtenue a été centrifugée à 6000 rpm pendant 10 min. Ensuite, 1 mL du surnageant a été transféré dans un tube doseur et mélangé à 2 mL de l'ingrédient actif de Salkowski (1,2 % de $FeCl_3$ dans de l'acide sulfurique à 37 %). Après une incubation de 30 minutes à température ambiante, la densité optique a été mesurée à 530 nm. La courbe standard a été réalisée à partir de dilutions en série d'une solution d'AIA de 50 mg. mL^{-1} dans le milieu LB.

3. Production des Sidérophores

Les isolats producteurs de sidérophores ont été détectés selon la méthode décrite par Louden et al. (2011) modifiée. Les isolats ont été inoculés sur milieu trypticase soja TSA (Tryptone15 g.L^{-1}, Soytone 5 g.L^{-1}, farine de soja traitée enzymatiquement, chlorure de sodium 5g.L^{-1}, Agar 15 g.L^{-1}) et incubés pendant 48 h à 30 °C. Le milieu CAS au chromazurol S a été ensemencé à l'aide de cure dent, à partir de la culture bactérienne, puis incubé à 30 °C. Les isolats producteurs de sidérophores font virer la couleur du milieu de bleu-vert au jaune ou à l'orange. Le changement de la couleur est dû au transfert des ions ferriques du CAS vers les sidérophores.

4. Production du cyanure d'hydrogène HCN

La capacité de production du cyanure d'hydrogène (HCN) des isolats étudiés a été évaluée selon la procédure décrite par Aarab et al. (2013). Les isolats testés ont été inoculés par épuisement sur un milieu de gélose TSA supplémenté avec 4,4 g de glycine. Après incubation à 30 ° C pendant 48 h, un disque de papier wattman stérile imprégné d'une solution de Na_2CO_3 (2 %) dans de l'acide picrique (0,5 %) a été placé sur la face interne du couvercle de la boîte de Pétri et incubé à 28 °C. Le changement de couleur du disque de jaune à orange ou brun indique que l'isolat est producteur de HCN.

5. Production de l'ammoniac NH_3

La production de l'ammoniac (NH_3) a été testée sur eau peptonée selon la méthode de Bakker et Schipper (1987). Ce milieu a été inoculé avec 100 µl de la culture bactérienne (ajustée à 10^8 UFC. mL^{-1}) et incubé à 30°C pendant 48h. L'addition de 0.5 mL du réactif de Nessler donnant une couleur jaune à marron indique la production de NH_3.

6. Fixation de l'azote atmosphérique N2

La fixation de l'azote moléculaire a été testée sur milieu solide exempt d'azote. Pour cela le milieu Winogradsky (Glucose 10 $g.L^{-1}$, Agar 20 $g.L^{-1}$, des traces de $CaCO_3$, et solution saline concentrée (KH_2PO_4 $g.L^{-1}$, $MgSO_4$ $g.L^{-1}$, Na Cl $g.L^{-1}$, $FeSO_4$ $g.L^{-1}$, $MnSO_4$ $g.L^{-1}$, Na_2MoO_4 $g.L^{-1}$) a été ensemencé par stries à partir des cultures bactériennes et incubé à 30°C pendant 48 h. Toute croissance sur ce milieu traduit la capacité des bactéries à fixer l'azote.

7. Production de H_2S et CO_2

La capacité des isolats à produire des gaz du sulfure d'hydrogène (H_2S) et du (CO_2) a été réalisée en utilisant le milieu Hajna-Kligler (Hajna, 1945). La présence d'un précipité noir et de bulles indique la présence, respectivement du sulfure d'hydrogène et du dioxyde de carbone gazeux.

V. Sélection des isolats performants

Les isolats étudiés ont été criblés dans l'objectif de sélectionner des isolats performants qui feraient l'objet de bioinoculants capables de stimuler la croissance des plantes. Le criblage a été basé sur la capacité des isolats à solubiliser le phosphate tricalcique, la roche et la boue phosphatées sur milieu solide et liquide, et exprimant les principaux traits PGPR. Les isolats ayant des indices de solubilisation de phosphate supérieurs à 2 et présentant l'ensemble des trais PGPR étudiés ont été retenus pour la suite de l'expérimentation.

VI. Solubilisation de certaines formes de phosphate inorganique (Pi) et du phosphate organique (Po) par les isolats sélectionnés

1. Phosphate inorganique Pi

Pour tester la capacité des isolats bactériens sélectionnés à mobiliser le phosphate à partir du phosphate monocalcique, dicalcique et tricalcique et de l'hydroxyapatite, le milieu NBRIP modifié a été utilisé. Aussi pour le test en milieu solide ou liquide, le phosphate tricalcique $Ca_3(PO_4)_2$ dans le milieu NBRIP a été remplacé par le phosphate monocalcique, le phosphate dicalcique ou l'hydroxyapatite, selon le test souhaité. Ensuite, les indices de solubilisation du phosphate ont été calculés pour le milieu solide comme décrit par Akintokun et al (2007) :

ISP = [Diamètre de la zone claire (colonie + zone de halo) (mm) / Diamètre de la colonie (mm)].

Tandis que la concentration du P solubilisé, à partir des formes de phosphate étudiés, et le pH ont été déterminés comme décrit précédemment pour le milieu NBRIP liquide (Fiske et Subbarow, 1925).

2. Phosphate organique P_o

Pour tester la capacité des isolats bactériens sélectionnés à solubiliser le phosphate organique, les activités phosphatases acides et alcalines ont été mesurées. Des Erlenmeyers de 100 mL contenant 25 mL du milieu TSB ont reçu 1 mL d'inoculum et ont été incubés pendant 120 h à 28 ° C sur un agitateur rotatif (150 rpm). Les cellules bactériennes ont été récoltées à partir des aliquotes de 1,5 mL et lavées deux fois par une solution saline (NaCl 0,9%), par centrifugation à 10 000 g pendant 20 min. Puis les cellules ont été remises en suspension dans 500 µL du tampon Tris (pH 7,0) et soniquées sur la glace durant des cycles de 1 minute de sonication et 1 minute de repos. Ensuite, le surnageant a été récolté par centrifugation (10000 g, 5min à 4°C) et utilisé pour déterminer les activités enzymatiques phosphatases en mélangeant 250 µL de cet extrait enzymatique avec le tampon de la phosphatase acide (tampon citrate 0,05 M avec 5,5 mM de nitrophenylphosphate, à pH 4,8) ou avec le tampon basique (tampon glycine 0,05 M avec 0,01 % de $MgCl_2.6H_2O$ et 5,5 mM du nitrophenylphosphate, à pH 10,5). Après incubation à 37 °C pendant 10 min, les réactions ont été stoppées par ajout de solution de NaOH 0,5 N. Les DO ont été mesurés à 405 nm. Les résultats obtenus ont été comparés par apport au standard (0,05 µmol mL^{-1}de p-nitrophénol).

VII. Activités des enzymes hydrolytiques des isolats sélectionnés

L'activité des protéases a été évaluée en inoculant les isolats bactériens dans un milieu de gélose nutritive modifié, contenant 1 % de lait écrémé. Après 3 jours d'incubation à 30°C, l'apparition d'une zone claire autour des colonies indique la présence d'une activité protéolytique (Smibert et Krieg, 1994). L'activité ACC-désaminase des isolats bactériens a été déterminée en mesurant le niveau de cétobutyrate produite par l'hydrolyse enzymatique de l'ACC, selon la procédure décrite par Honma et Shimomuia (1978). La présence d'une activité cellulase chez les isolats étudié a été déterminée en utilisant un milieu de gélose à la carboxyméthylcellulose (0,5 $g.L^{-1}$ de KH_2PO_4, 0,25 $g.L^{-1}$ de $MgSO_4.7H_2O$, 2 $g.L^{-1}$ de sel

disodique de CMC et 15 g.L^{-1} de gélose). La présence de halos autour des colonies indique une production de cellulase (Gupta et al., 2012). La production de pectinase par les isolats bactériens a été déterminée en utilisant un milieu de gélose M9 modifié (10 g. L^{-1} de pectine, 2 g. L^{-1} de glucose, plus 1,2 g. L^{-1} d'extrait de levure), comme décrit par Cattelan et al (1999). La production de lipase a été évaluée dans le milieu LB-agar modifié (complété par 10 g. L^{-1} de Tween20 et 2 g. L^{-1} de $CaCl_2$) (Smibert et Krieg, 1994).

VIII. Etude de l'antagonisme bactérien et formulation des consortiums bactériens BCs

Pour sélectionner un consortium compatible, le test d'antagonisme bactérien entre les isolats performants sélectionnés a été réalisé en préparant des boites de gélose LB et en striant un isolat de manière linéaire, tandis que la ligne des isolats à tester était tracée perpendiculairement à celle-ci, puis les boites ont été incubées pendant 24-48 h à 37°C. La croissance des deux isolats à l'intersection est considérée comme des isolats biocompatibles. Après ce test, cinq consortiums bactériens ont été construits et utilisés pour le reste de l'étude.

IX. Identification moléculaire des isolats sélectionnés

L'approche de l'identification moléculaire a été faite pour identifier les isolats bactériens par l'analyse du gène ribosomique 16S (ADNr 16s). Dans un premier temps, ce gène a été amplifié par réaction PCR en utilisant les amorces fD1 (50AGAGTTTGATCCTGGCT-CAG30) et RS16 (50TACGGCTACCTTGTTACGACTT30) (Weisburg et al., 1991). Une colonie purifiée et fraîche de chaque isolat bactérien a été ajoutée au tube de réaction (4 µL de tampon Taq (5%), 1,2 µL de $MgCl_2$ (25 mM), 0,4 µL de dNTP (1 mM), 0,5 µL de fD1 (10 µM), 0,5 µL de RS16 (10 µM), 0,16 µL de Taq polymérase (5 $U.L^{-1}$) (MyTaq™ ADN polymérase) et 13,84 µL de H_2O ultra-pure). Ensuite, la réaction PCR a été effectuée dans le thermocycleur. Après avoir été migrés sur un gel d'agarose à 1.5 % et visualisés sous une lumière UV de courte longueur d'onde au bromure d'éthidium, les produits de la PCR ont été séquencés en utilisant le kit de séquençage ; BigDye ™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit. Les pourcentages de similarité ont été détectés en utilisant la fonction GenBank BLAST sur le site électronique du National Biotechnology Information Center (NCBI). L'arbre phylogénétique des souches bactériennes identifiées a été créée en utilisant la méthode Neighbor-Joining (Saitou et Nei, 1987) dans le programme MEGA X (Kumar et al., 2018).

X. Solubilisation de la boue de lavage de phosphate BLP en condition de microcosme

Les consortiums sélectionnés ont été testés pour leur effet sur la solubilisation des boues de lavage de phosphate en condition de microcosme. Deux types de microcosmes ont été préparés : avec des boues lavées et des boues non lavées. Le lavage des boues consiste à l'élimination de la fraction soluble du phosphate. Des échantillons de 100 g de boues ont été placés dans des erlenmeyers individuels et inoculés avec 10 mL de cellules bactériennes (10^8 UFC.mL^{-1}). Les cellules ont été centrifugées et lavées puis mises en suspension dans de l'eau distillée stérile avant d'être inoculées. Les boues inoculées ont été incubées à 30 °C et analysées pour le pH et le P d'Olsen après 5, 10, 15, 20, 25 et 30 jours d'incubation (Wang et al., 2016). 10 mL d'eau distillée ont été ajoutés à l'échantillon non inoculé (témoin). Les expériences ont été réalisées en trois exemplaires.

XI. Test agronomique : Etude de l'effet de l'amendement de la boue de lavage de phosphate et du phosphocompost enrichies avec les consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées

Les tests agronomiques ont été réalisés dans sous serre pour tester la capacité des consortiums formulés à stimuler la croissance de plantes. L'effet de l'amendement de la boue de lavage sur la croissance des plantes a été également testé. Premièrement, la boue de lavage de phosphate a été utilisée seule comme amendement enrichi avec les consortiums bactériens. Un phosphocompost PC, formulé à base de la boue de lavage de phosphate et des déchets de légumes et de fruits (Haouas et al., 2020), a été ensuite utilisé comme amendement enrichi avec les consortiums bactériens.

Un sol pauvre en phosphate soluble (10 ppm) a été utilisé comme témoin négatif des tests agronomique, et a servi pour préparer les différentes proportions de la boue de lavage de P et du phosphocompost.
Les caractéristiques minéralogiques de la boue de lavage de phosphate, du phosphocompost et du sol pauvre en phosphate soluble sont présentées dans le tableau 5.

Dans ces tests agronomiques trois modèles de plantes ont été utilisés : le haricot *Phaseolus vulgaris)*, le maïs (*Zea mays)* et la tomate *(Solanum lycopersicum*).

Tableau 5 : Traitements réalisés pour l'expérience de l'effet de la BLP enrichie avec les CBs sur la croissance des plantes étudiées.

Plantes	Proportions de la BLP	Traitements (Inoculations)
Phaseolus vulgaris (Haricot) / *Zea Mays* (Maïs) / *Solanum lycopersicum* (Tomate)	0 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	10 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	20 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	30 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	40 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	50 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	60 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	70 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	80 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	90 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3
	100 %	Solution physiologique 0.9%
		Consortium bactérien 1 CB1
		Consortium bactérien 2 CB2
		Consortium bactérien 3 CB3

1. Effet de la boue de lavage de phosphate BLP enrichie avec les consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées

1.1. Substrats utilisés

Dans cette expérience, la boue de lavage de phosphate a été utilisée comme substrat principal de croissance, avec différents pourcentage (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 et 100 %).

Un sol pauvre en phosphate soluble (10 ppm) a été utilisé pour préparer les différents pourcentages de boue de lavage de P et a servi comme témoin négatif, alors qu'un sol agricole riche en phosphate soluble (80 ppm) a été utilisé comme témoin positif de l'expérience.

Tableau 6 : Minéralogie du phosphocompost, de la boue de lavage de phosphate et du sol pauvre étudiés.

Propriétés	**Phosphocompost**	**Boue de lavage de phosphate**	**Sol pauvre en P soluble**
pH	8.4±0.11	7.05±0.21	8.17±0.12
Phosphate total (%)	7.2±1.25	20±0.9	3.86±0.45
Phosphate d'Olsen (ppm)	410 ±2.82	47.5±0.42	10±0.5
Potassium total (%)	2.21±0.85	1.25 ±0.9	0.45 ±0.75
Potassium soluble (ppm)	100±2.14	24 ±1.24	3.25 ±0.5
Ca soluble (%)	0.25±0.1	1.8±0.08	7.25±1.2
Na soluble (%)	0.03±0.01	0.22±0.025	0.54±0.14
Fe soluble (%)	0.06±0.014	0.15±0.03	0.12±0.09
Al soluble (%)	0.02±0.001	0.38±0.031	0.24±0.08

± : erreur standard

1.2. Inoculation

Les consortiums bactériens (BC1, BC2 et BC3) ont été préparés à partir des cultures bactériennes dans leur phase exponentielle, avec une densité équivalente à 10^8 CFU.mL^{-1}. Les semis ont été inoculés trois fois avec 10 mL de la suspension bactérienne. La première

fois au moment de la transplantation, la deuxième après 15 jours de la transplantation et la troisième fois après 30 jours de la transplantation. 10 millilitres de solution saline physiologique ont été ajoutés aux témoins négatifs (non inoculés).

1.3. Dispositif expérimental

Des expériences ont été menées pour étudier l'effet des consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées (*Phaseolus vulgaris* (haricot), *Zea Mays* (maïs) et *Solanum lycopersicum* (tomate)) avec différents pourcentages de boue de lavage de phosphate comme substrat de culture. Les graines des plantes ont été désinfectées en surface et mises à germer. Après la germination, les plantules ont été transférées dans des pots en plastique contenant 3 kilogrammes de substrat. Des substrats de différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 et 100 %) de la boue de lavage de phosphate (pH 7,05, Olsen-P 47,5 ppm) ont été préparés en utilisant un sol pauvre en phosphate (pH 8,17, Olsen-P 10 ppm) pour le mélange. Les expériences ont été réalisées avec dix répétitions. Pour l'inoculation, les consortiums bactériens (BC1, BC2 et BC3) ont été préparés à partir de cultures bactériennes dans leur phase exponentielle, avec une densité équivalente à 10^8 CFU.mL^{-1}.

Les semis ont été inoculés avec 10 mL de la suspension bactérienne selon les traitements présentés dans le tableau 6. 10 millilitres de solution saline physiologique ont été ajoutés aux témoins négatifs (non inoculés). Les pots ont été déposé en bloc aléatoire et maintenus serre (photopériode de 16 h, plage de température de 28 à 32 °C et d'une humidité de 40 à 48%). Ils ont été également arrosés quotidiennement. Les plantes ont été récoltées après 75 jours.

1.4. Etude des paramètres de croissance des plantes

La cinétique de la hauteur des plantes a été étudiée. La hauteur des plantes a été mesurée tous les trois jours durant le temps de croissance des plantes. Au bout de 90 jours, les plantes ont été récoltées et les racines ont été lavées soigneusement à l'eau du robinet. Ensuite, la hauteur des plantes, le nombre de feuilles, le nombre de fruits, ainsi que la biomasse des parties aériennes et des racines a été mesurée. La biomasse sèche des plantes a été déterminée après séchage dans un four, à 50°C, pendant 72 h.

2. Effet du phosphocompost enrichi avec le meilleur consortium bactérien sur la croissance des plantes étudiées

2. 1. Substrats utilisés

Le phosphocompost utilisé dans cette étude a été élaboré dans le cadre du même projet APPHOS, par l'équipe de Beni Mellal. Il est composé de 20% de la boue de phosphate et 80% de la matière organique des déchets de légumes et de fruits (Haouas et al., 2020).

Le sol pauvre a été utilisé pour la préparation des proportions souhaitées, ainsi qu'en tant que témoin négatif de l'expérience.

2. 2. Inoculation

Le meilleur consortium bactérien, en termes de promotion de la croissance végétale, et qui ne contient pas des isolats pathogènes, a été retenu et utilisé pour l'inoculation des plantes dans cette expérience. L'inoculum a été préparé à partir des cultures bactériennes, les isolats composant ce consortium, avec une densité équivalente à 10^8 CFU.mL^{-1}. Les semis ont été inoculés avec 10 mL de la suspension bactérienne au moment de la transplantation et30 jours après. 10 mL de solution saline physiologique ont été ajoutés aux témoins négatifs (non inoculés).

Tableau 7 : Traitements réalisés pour l'expérience de l'effet du phosphocompost enrichi avec le consortium bactérien sur la croissance des plantes étudiées.

Contrôle 1 (DS)	100% sol pauvre.
Contrôle 2 (C2)	100% sol pauvre amendé avec NPK (14/28/14) à 50 mg/Kg après 20 jours de la transplantation.
Contrôle 3 (C3)	Phosphocompost (5%) + sol pauvre (95%)
Contrôle 4 (C4)	Boue de lavage de phosphate (5%) + sol pauvre (95%).
Traitement 1 (T1)	Phosphocompost (5%) + sol pauvre (95%) + 10 mL de l'inoculum bactérien (BC3) (10^8 CFU/mL) au moment d la transplantation et 30jours après.
Traitement 2 (T2)	Boue de lavage de phosphate (5%) + sol pauvre (95%) + 10 mL de l'inoculum bactérien (BC3) (10^8 CFU/mL) au moment d la transplantation et 30jours après.

2. 3. Dispositif expérimental

Sur la base de sa teneur élevée en matière organique et en phosphate, le phosphocompost a été testé pour sa capacité à améliorer la croissance de *Phaseolus vulgaris* (haricot), *Zea Mays* (maïs) et *Solanum lycopersicum* (tomate) dans un sol déficient en phosphate soluble (10 ppm), avec et sans inoculation par le consortium bactérien. Pour cela, des pots en plastique contenant 3 kilogrammes de substrat ont fait l'objet des traitements mentionnés dans le tableau 6.

2. 4. Etude des paramètres de croissance des plantes

Après 90 jours de culture sous serre, les plantes ont été récoltées et la partie racinaire a été lavée soigneusement à l'eau de robinet. Ensuite, la hauteur de la plante, le nombre de feuilles, le nombre de fruits, ainsi que la biomasse des parties aérienne et des racinaires a été mesurée. La biomasse sèche des plantes a été déterminée après séchage dans un four à 50 °C pendant 72 h. Ensuite, les tissus séchés au four ont été broyés, digérés et utilisés pour déterminer la teneur des plantes en phosphate.

XII. Analyse biochimique des plantes et des sols étudiés

1. Analyse de l'absorption du P et K dans les plantes

La biomasse sèche des plantes a été finement broyée, et 0,3 g de chaque tissu (racine et parties aériennes) a été digérée selon la méthode décrite par Novozamsky et al. (1983). Les échantillons digérés ont été utilisés pour déterminer l'absorption totale de P et K, par spectroscopie d'émission atomique à plasma inductif (ICP-AES).

2. pH, phosphate d'Olsen soluble et potassium dans le sol

Le pH, le phosphate et le potassium disponibles ont été mesurés dans les sols de la rhizosphère de tous les traitements et témoins selon la méthode décrite par Olsen et al. (1954).

3. Activités phosphatases dans le sol

Pour déterminer l'activité de la phosphatase alcaline et acide dans le sol, nous avons utilisé 0,05 M de p-NPP, selon la méthode colorimétrique décrite par Acosta-Martínez et al. (2011), dans laquelle 1 mL de solution 0,05 M de p-NPP et 4 mL du tampon pH 11 ou du

tampon pH 4. 8, pour les phosphatases alcalines ou acides, respectivement, ont été ajoutés à 1 g de terre dans une bouteille, qui a été bouchée et incubée à 37°C, pendant 1 h. Après incubation, 1 mL de $CaC1_2$ 0,5 M et 4 mL de NaOH 0,5 M ont été ajoutés aux deux gammes de pH, puis les bouteilles ont été secouées et filtrées. Le p-nitrophénol (PNP) dans le filtrat a été déterminé à l'aide d'un spectrophotomètre, à une longueur d'onde de 400 nm, et l'activité enzymatique a été exprimée en PNP (mmol/g/h). Chaque traitement a été répété trois fois, et des témoins de blanc de substrat et de blanc de sol ont également été inclus.

XIII. Analyses statistiques

L'analyse statistique a été effectuée à l'aide du logiciel Manitab18. Les différences significatives entre les moyennes ont été déterminées à l'aide de l'ANOVA avec le test de Tukey (niveau de signification de 5 %). Les coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés pour étudier la corrélation entre la concentration du phosphate solubilisé et le pH.

Résultats et discussions

I. Isolement des bactéries solubilisatrices de phosphate

Les isolats bactériens isolés à partir de la rhizosphère des plantes prélevées des bassins de stockage de la boue de lavage de phosphate, ayant présenté un halo de solubilisation sur le milieu d'isolement NBRIP, sont présentés dans la figure 1 selon leurs indices de solubilisation du phosphate tricalcique.

En se basant sur l'apparition des halos de solubilisation de phosphate et de l'aspect morphologique des colonies (taille, forme, couleur, contour...), 529 isolats ont été sélectionnés. Ces isolats présentant des halos de solubilisation autour de ces colonies, ont été repiqués sur milieu NBRIP-agar. La conservation du pouvoir de solubilisation du phosphate est un critère essentiel dont il faut tenir compte pour le choix d'un organisme solubilisateur de phosphate. Ainsi, la capacité à solubiliser le phosphate inorganique tricalcique, sur milieu NBRIP solide doit être confirmée après, au moins, trois repiquages (Battini et al., 2015). Cette capacité a été évaluée par l'indice de solubilisation du phosphate tricalcique (ISP).

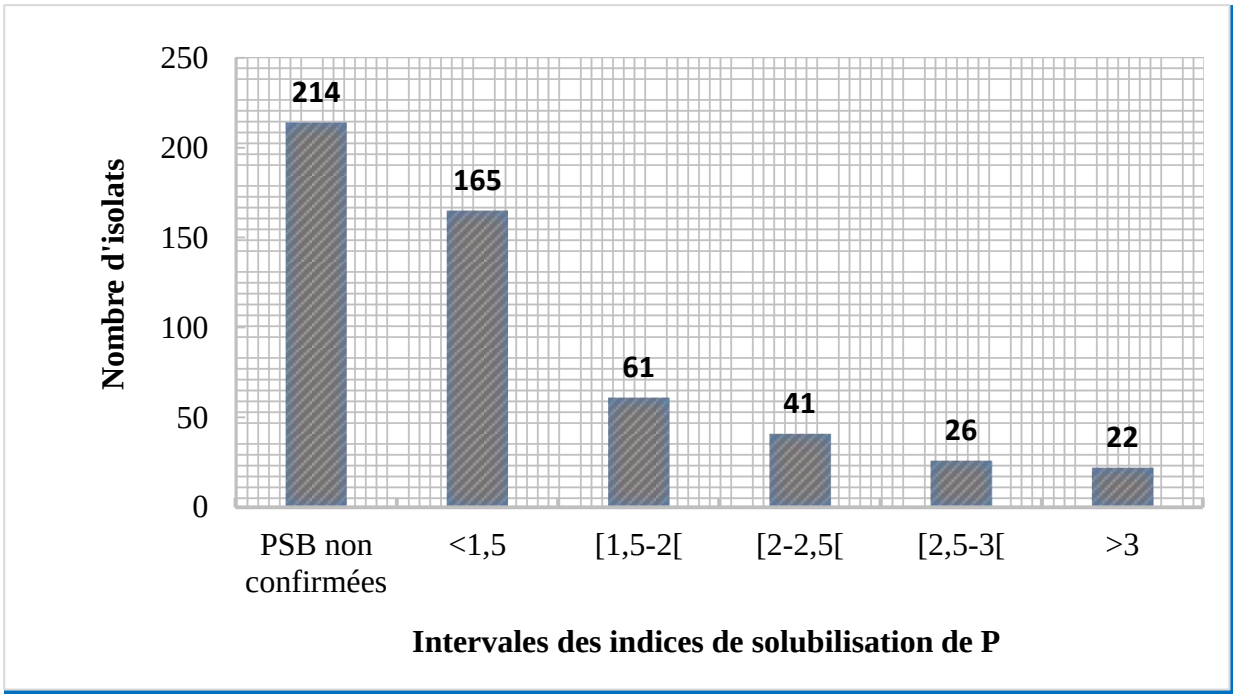

Figure 5 : Répartition des isolats bactériens étudiés selon leurs indices de solubilisation du phosphate tricalcique dans le milieu NBRIP-agar.

En se basant sur l'indice de solubilisation du P tricalcique (ISP) dans le milieu NBRIP solide, 335 bactéries ont été confirmés comme étant solubilisatrices de phosphate (parmi les

529 isolats repiqués au début). L'indice de solubilisation du P (ISP) des différents isolats varie entre 0.45 et 3.71, notons que plus de 150 isolats ayant un ISP supérieur à 1.5, y compris 29 qui ont un ISP supérieur à 3.

Par ailleurs, la capacité des isolats bactériens à solubiliser le phosphate dans le milieu liquide a été mesurée. Les concentrations du phosphate solubilisé, dans le milieu NBRIP liquide, varient entre 29.5 et 128 mg/L. 150 isolats ont des valeurs supérieures à 50 mg/L, y compris 18 qui ont des valeurs du P solubilisé supérieurs à 100 mg/L (figure 5).

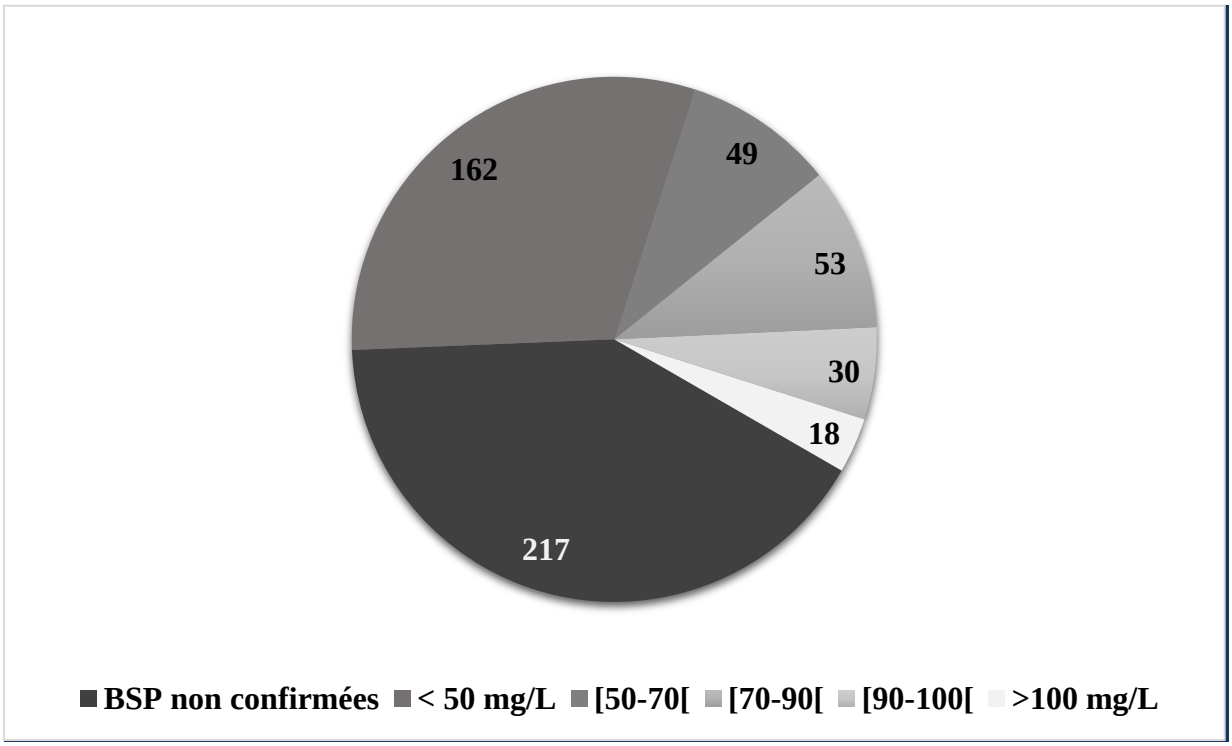

Figure 6 : Répartition des isolats bactériens étudiés selon la concentration du phosphate tricalcique solubilisé dans le milieu NBRIP liquide.

Les 150 isolats ayant un ISP supérieur à 1.5 et une valeur du P solubilisé supérieure à 50 mg/L ont été retenus pour la suite de l'expérimentation ; ils ont été notés de BS1 à BS150.
D'après nos résultats le pouvoir de solubilisation des isolats sur milieu solide n'est pas le même que celui sur milieu liquide. En effet plusieurs recherches ont montré que le pouvoir de solubilisation du P d'un isolat dans le milieu solide n'est pas nécessairement le même que dans le milieu liquide (Battini et al., 2015 ; Tao et al., 2008). D'où l'importance de tester cette capacité des isolats à la fois sur les deux milieux solide et liquide.
Le biotope étudié s'est avéré riche en bactéries solubilisatrice de phosphate. De nombreuses études se sont intéressées à l'isolement des BSP à partir de la rhizosphère des sols agricoles

(Chandra, Askari, and Kumari 2018; Yildirim et al. 2016). Cependant, les mécanismes de solubilisation des BSP peuvent être inhibés par le P disponible existant dans les sols agricoles. De ce fait, le choix d'un biotope pauvre en P disponible, comme les boues phosphatées, pourrait être une approche intéressante pour l'isolement des BSP.

A notre connaissance, nos recherches sont les premiers rapportant l'isolement de BSP à partir des plantes prélevées dans les boues de lavage de phosphate. Ce biotope marocain est caractérisé par sa faible teneur en phosphate disponible et sa forte teneur en P inorganique insoluble (Hakkou et al., 2016).

Il a été remarqué également que, la solubilisation du P dans le milieu liquide a été accompagnée par un abaissement du pH du milieu. Il est généralement admis que la production d'acides organiques conduit à l'abaissement du pH, qui est le principal facteur du mécanisme de la mobilisation des phosphates minéraux (Manzoor et al., 2016). Toutefois nous n'avons pas observé de corrélations significatives entre la solubilisation du P et la diminution du pH.

Dans cette étude, une corrélation négative c'est apparu entre les deux paramètres (-0,181). Or cette corrélation n'est plus significative car la p-values (=0,453) a été supérieur au seuil de signification (alpha=0,05).

Plusieurs études ont rapporté également une corrélation négative non significative entre les deux paramètres (arcandet al. 2013 ; Xiao et al. 2013).

Tableau 8 : Corrélation (Pearson) entre le pH et la solubilisation du phosphate inorganique au seuil de signification (alpha=0,05).

Variables	P solubilisé	pH
P solubilisé	1	r=-0,181 (p=0.453)
pH		1

L'acidification ne semble pas être le seul mécanisme de solubilisation du P. Plusieurs études ont rapporté également une corrélation négative non significative entre les deux paramètres.

Plusieurs genres de bactéries sont reconnu pour être capables de solubiliser les phosphates via plusieurs mécanismes de solubilisation. (Chung et al, 2005 ; Gulati et al., 2010). Certes, le principal mécanisme par lequel les composés phosphatés insolubles sont mobilisés est la production d'acides organiques, accompagnée d'une acidification du milieu. Les acides

organiques et inorganiques convertissent le phosphate tricalcique en phosphates di et mono basiques menant à une meilleure disponibilité de l'élément de phosphate pour la plante. Le type d'acide organique produit et leurs quantités diffèrent selon les bactéries. L'acide gluconique et l'acide 2-cétogluconique semblent être les agents les plus fréquents de la solubilisation des phosphates minéraux (Song et al., 2008). D'autres acides organiques, tels que l'acide acétique, citrique, lactique, propionique, glycolique, oxalique, malonique, succinique, fumarique, tartrique, etc. ont également été identifiés parmi les solubilisateurs de phosphate (Ahmed et Shahab, 2011).

À la vue de leurs potentialités, les bactéries solubilisatrices du phosphate ont un rôle majeur dans l'acquisition du phosphore aux plantes. En effet, ce genre de bactéries peut tirer parti des réserves en phosphate présentes dans le sol, en grande parties indisponibles, pour les rendre assimilable pour les plantes (khan et al., 20019). De ce fait, ce groupe de bactéries a gagné une position avantageuse dans le domaine des recherches agricoles dans les dernières années, et ceci pour mieux comprendre son rôle dans la rhizosphère et son mécanisme d'actions, mais également pour exploiter sa potentialité naturelle dans le domaine agricole (Pelai et al., 2020).

II. Solubilisation de la BLP et de la roche phosphatées RP dans le milieu solide et liquide

La capacité des isolats bactériens à solubiliser la boue de lavage de phosphate et la roche phosphatée est une activité déterminante dans la sélection des isolats bactériens performants pouvant être utilisé dans une approche impliquant la boue de lavage de phosphate. La majorité des isolats (147) a montré une capacité à solubiliser la boue et la roche phosphatées sur les deux milieux, solide et liquide. Cependant, les indices de solubilisation et les concentrations du P solubilisés ont été plus faibles ($P< 0.05$) que ceux enregistrés pour le P tricalcique (figure 7 et 8).

Ainsi, Les isolats bactériens ont libéré beaucoup plus du P à partir de la boue de phosphate qu'à partir de la roche phosphatée. Ceci peut être expliqué par le fait que la roche phosphatée contient des formes de phosphate beaucoup plus complexes à solubiliser que celles contenues dans la boue. Ainsi le phosphate libéré à partir de la roche et la boue de phosphate devait être plus faible que celui libéré du phosphate tricalcique. En effet, Gulati et al (2010) ont rapporté que la concentration de P libérée par les BSP à partir du phosphate tricalcique est beaucoup plus élevée que celle libérée à partir d'une roche phosphatée. Il a

également été montré que les BSP libèrent plus de P solubilisé à partir du phosphate de calcium (CaHPO4) qu'à partir du phosphate tricalcique (Ca3 (PO4) 2), et qu'à partir de la roche phosphatée (Ben Farhat et al., 2014).

Ainsi, plus la forme du phosphate est complexe, moins du P solubilisé serait libéré par les bactéries solubilisatrices de phosphate.

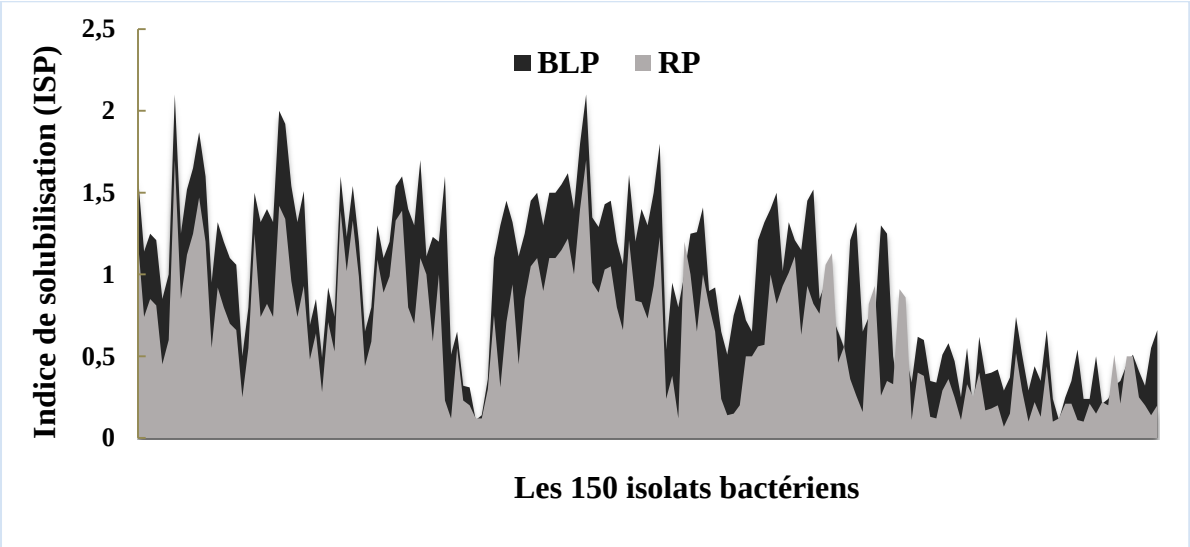

Figure 7 : Indices de solubilisation de la boue de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) des isolats bactériens étudiés dans le milieu le NBRIP-agar modifié.

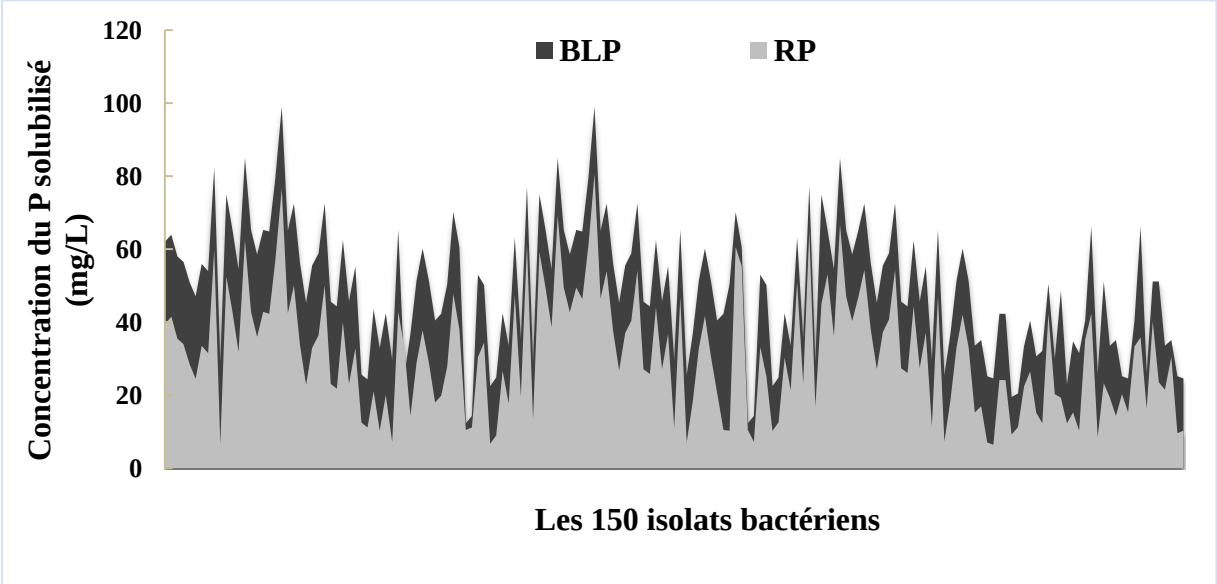

Figure 8 : Concentrations du P solubilisé (mg/L), à partir de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP), des isolats bactériens étudiés dans le milieu NBRIP liquide modifié.

Pour la BLP, les indices de solubilisation et les concentrations du phosphate solubilisé varient respectivement de 0.11 à 2.43 et de 12.65 mg/L à 99.65mg/L ; tandis que, pour la roche phosphatée, ils varient entre 0.1 à 1.77 et de 7.5 mg/L à 80.5 mg/L, respectivement (tableau 1). Les meilleur indices de solubilisation et les meilleures valeurs de concentrations du phosphate solubilisé de la BLP et de la RP ont été enregistrés pour l'isolat BS55. Cet isolat BSP a été également le plus performant dans la solubilisation du phosphate tricalcique, à la fois dans le milieu solide et liquide.

Ainsi, la solubilisation du P dans le milieu liquide a été toujours accompagnée par un abaissement de pH du milieu, aussi bien pour la boue de lavage que pour la roche phosphatée. Dans le milieu liquide, une proportionnalité négative non significative entre les concentrations du phosphate solubilisé et les valeurs de pH. Aussi bien pour la boue de lavage que pour la roche phosphatée (Tableau 9).

Tableau 9 : Matrice de corrélation (Pearson) entre le pH et la concentration de la solubilisation du phosphate à partir de la BLP et la RP, au seuil de signification alpha=0,05.

Variables	pH	BLP solubilisée	RP solubilisé
pH	1	-1.25 (p=0.14)	-0,194(p=0.35)
BLP solubilisée		1	-
RP solubilisé			1

Des corrélations négatives, non significatives ont été observées entre le pH et les concentrations de solubilisation du phosphate à partir de la boue de lavage de phosphate et la roche phosphatée (r = -1.25, p =0.14> 0,05 ; r = -1.194, p=0.35> 0,05) respectivement.

La solubilisation de la roche phosphatée par voie microbienne a été largement rapportée dans les temps derniers (Manzoor et al., 2016 ; Taktek et al., 2015). Cependant, les essais sur la boue de lavage de phosphate n'ont pas été étudiés, bien que ce dérivé phosphaté soit riche en phosphate minéral insoluble (Loutou et al., 2014).

III. Traits favorisants la croissance des plantes (PGP)

150 bactéries solubilisatrices de phosphate (dont l'indice de solubilisation est supérieur à 1.5 et la concentration du P solubilisée est supérieur à 50 mg. L^{-1}), ont été retenues pour la suite de l'expérimentation. Ces dernières ont été testées pour leurs capacités à présenter des traits

favorisants la croissance des plantes PGP comme la solubilisation du potassium, la production de l'AIA, des sidérophores, du cyanure d'hydrogène, de l'ammoniac et la fixation de l'azote atmosphérique.

Sur les cent cinquante isolats retenus, 122 ont été capables de solubiliser le potassium dans le milieu Alexandrov solide et liquide. Tandis que, 119 ont été producteurs d'AIA, 85 producteurs de sidérophores, 53 producteurs du cyanure d'hydrogène, 89 producteurs d'ammoniac et 37 isolats bactériens ont été capables de fixer l'azote atmosphérique.

La solubilisation du potassium a été varié entre 7 et 45,3 mg. L^{-1}, avec la plus grande valeur (45,3 mg. L^{-1}) enregistrée pour l'isolats BS55. Cette valeur est plus grande que celle obtenu dans une étude réalisée par Bagyalakshmi et al, (2017), où le meilleur isolat a solubilisé le potassium dans les mêmes conditions avec 41.94 mg. L^{-1}. D'autre part, Parmar et Sindhu (2018) ont rapporté que la plus grande valeur du potassium libéré était de 50.3 par l'isolat HMP27.

Les capacités de solubilisation du phosphate et du potassium peuvent coexister dans le même isolat. De plus, le même isolat peut renfermer plusieurs trait PGP à la fois (Nath et al., 2017).

Une large gamme de bactéries à savoir Pseudomonas, Burkholderia, Acidothiobacillus, Bacillus, Klebsiella et Rhizobium se sont avérés capable de libérer une forme accessible de potassium à partir des minéraux potassiques insoluble tels que les micas, les feldspaths, la muscovite et les orthoses dans les sols (Liu et al. 2006 ; Wang et al. 2015 ; Qureshi et al., 2017).

Tandis que les concentrations de l'acide indole acétique produit par les isolats étudiés a varié entre 3.2 et 44.58 mg. L^{-1}. La plus grande valeur a été enregistrée également pour l'isolat BS55. Plusieurs recherches rapportent, l'étude de la production de l'AIA comme étant un trait PGP principal, pour cribler les meilleurs isolats BSP/PGPR (Kang et al., 2014 ; Kumar et al., 2014 ; Saha et al., 2016a, b)

Les autres traits PGP étudiés sont également d'une grande importance dans le choix des isolats potentiellement destinés à la bio-inoculation. La fixation de l'azote atmosphérique, la production des sidérophores, de l'ammoniac, du cyanure d'hydrogène sont des caractères principaux dans la promotion de la croissance des plantes (Prassard et al., 2019). Certains traits PGP sont également impliqués indirectement dans la solubilisation du phosphate.

Notamment, l'acide indole acétique AIA (Remans et al., 2008 ; Patten et Glick, 2002), les sidérophores (Crowley, 2007), le cyanure d'hydrogène (Rijavec et Lapanje, 20016) ainsi que le H_2S et le CO_2 (Sharma et al., 2013).

En fait, Les traits PGP ont un rôle important dans l'amélioration de la disponibilité des nutriments pour les plantes et donc l'amélioration de la croissance végétale (Santiago de Freitas et al., 2007 ; Kumar et al., 2016a, b). Normalement, le trait de la solubilisation du phosphate fait partie des traits PGP. En plus, il est considéré comme un trait principal des PGPR. Ce groupe de bactéries, via ces multiples traits, peuvent améliorer la croissance des plantes par différents mécanismes directs et indirects (Gupta et al., 2002). Ils stimulent la croissance des plantes à travers plusieurs processus à savoir, la mobilisation des nutriments dans les sol comme le phosphate et le potassium, la production de nombreux régulateurs de croissance végétale, la protection des plantes contre les phytopathogènes, l'amélioration de la qualité de la structure du sol et la bioremédiation des sols pollués en séquestrant les métaux lourds et d'autres composés toxiques (Ahemad, 2012 ; Ahemad et Malik, 2011 ; Hayat et al., 2010 ; Rajkumar et al., 2010). L'utilisation des BSP/PGPR pour une agriculture durable a vraiment augmenté dans le monde entier, notamment, à partir du 21ème siècle. En plus des études de l'utilisation des PGPR dans l'agriculture comme bioinoculants, plusieurs recherches sont menées sur la compréhension de la diversité, la dynamique et de l'importance de la communauté des PGPR. Des études ont été également menées sur l'interaction entre les PGPR le sol et la plante (Gray et Smith, 2005 ; Nogueira da Silva et al., 2006 ; Figueiredo et al., 2008 ; Fernando deAraujo, 2008).

En fait, l'importance des PGPR nous ont orienté à bâtir notre travail autour de leur trais PGP. Dans ce travail, la partie des traits PGP ont été considérés comme une étape fondamentale de criblage et de sélection des isolats PSB/PGPR performants, pour l'utilisation ultérieure comme bioinoculants.

Tableau 10 : Solubilisation du phosphate tricalcique, de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) et d'autres traits PGP des isolats bactériens étudiés.

Isolats	IS $(Ca_3(PO)_2$	PS $(Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS1	2.46±0.22	87±2.5	1.77±0.1	65.1±3.3	1.14±0.3	50.1±3.2	0.61±0.2	30±0.5	11.9±1.7	-	+	-	+	+	+
BS2	3.06±0.12	101±3.4	2.24±0.31	60.1±2.3	1.4±0.1	51.1±2.4	0.81±0.1	33.1±1.5	19.1±1.4	+	+	+	+	+	+
BS3	1.76±0.1	81±1.5	1.11±0.13	62.7±3.3	0.52±0.2	43.1±3.1	0	3.8±1	9.1±1.6	-	-	-	-	+	-
BS4	2.05±0.1	71±3.5	1.62±0.1	63.1±3.3	1.21±0.1	54.1±1.8	0.31±0.1	14.9±2.7	9.1±1.1	-	+	-	+	+	+
BS5	1.91±0.1	68±3.1	1.44±0.17	51.2±2.7	1.01±0.2	33.1±2.4	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS6	2.24±0.3	84±2.4	1.82±0.14	70.1±4.3	1.21±0.3	58.1±1.2	0.7±0.11	34.2±1.9	4.7±2.2	-	+	+	+	+	+
BS7	2.11±0.17	77±1.1	1.79±0.2	51.8±1.7	1.23±0.2	30.8±2.5	0.61±0.1	21.2±1.4	13.2±1.9	-	+	-	-	+	+
BS8	2.47±0.2	71.5±4.5	1.83±0.2	57.1±1.3	0.75±0.1	38.8±3.1	0.51±0.2	31.1±2.5	15.2±0.4	-	-	+	+	+	+
BS9	2.83±0.1	98±0.9	1.84±0.11	76.4±1.8	1.47±0.1	59.2±1.8	0.6±0.05	21.8±2.4	13.4±1.5	-	+	+	+	+	+
BS10	1.55±0.1	69.5±3.3	1.03±0.1	53.2±1.2	0.63±0.2	38.7±2.7	0	0	3.7±0.9	-	-	-	+	+	-
BS11	3.04 ±0.1	101.5±0.48	1.99±0.07	74.1±1.1	1.4±0.21	63.4±1	1.15±0.2	34.31±1.9	34.5±0.56	+	+	+	+	+	+
BS12	1.52±0.28	51±3.1	1.11±0.1	42.8±2.4	0.61±0.2	31.9±3.9	0	0	17.1±2.1	-	-	-	-	+	+
BS13	2.07±0.11	79.9±2	1.05±0.2	58.7±2.7	0.77±0.1	42.4±2.9	0.87±0.1	19.8±1.5	10.7±0.8	-	-	-	-	+	+
BS14	2.09±0.2	58.8±1.4	1.7±0.1	50.9±2.2	1.06±0.1	35.8±1.2	1±0.05	35.6±2.8	14.3±1	-	-	-	+	+	+
BS15	1.55±0.2	62±5.1	1±0.2	44.4±2.8	0.57±0.1	37.7±3.2	0	0	0	-	-	-	-	+	-
BS16	3.1 ±0.2	102.5±0.8	1.95±0.29	82.1±1.1	1.5±0.21	74.4±1	1.05±0.2	30.31±1.9	21.5±0.16	+	+	+	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$)	PS ($Ca_3(PO)_2$) ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS17	1.77±0.2	69.5±2.5	1.25±0.12	55.32±2	0.81±0.2	42.3±1.9	0.35±0.1	26.5±1.5	0	-	-	-	-	+	+
BS18	3.2 ±0.1	106±2.8	1.57±0.31	85.7±3.3	1.2±0.21	73.3±1.6	1.61±0.2	39.9±1	27.4±2.8	+	+	+	+	+	+
BS19	3.01± 0.1	98.1±3.7	1.91±0.2	70.8±1.2	1.5±0.2	59.8±3.6	0.79±0.1	24.4±1	10.2±2.1	+	+	+	+	+	+
BS20	2.11±0.21	76.2±2	1.5±0.1	55.7±2.4	0.81±0.1	40.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS21	2.21±0.1	84±2.12	1.71±0.2	68.5±3.2	1.15±0.1	47.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	-	-	+	+	+
BS22	1.68±0.1	67±1.1	1.04±0.1	52.4±3.4	0.67±0.1	49.3±2.7	0	0	4.1±1.8	-	-	-	-	+	+
BS23	3.4 ±0.2	111.5±0.8	1.85±0.29	81.7±2.1	1.35±0.21	67.4±2.1	1.2±0.14	41.41±0.9	29.5±0.76	+	+	+	+	+	+
BS24	1.83±0.21	64.4±4.1	1.51±0.1	54.1±3.1	0.89±0.1	34.5±1.4	0.79±0.4	24.8±2.1	5.7±0.2	-	-	-	-	+	+
BS25	2.01±0.21	78.8±1.2	1.67±0.1	68.7±2.1	1.05±0.2	53.2±3.1	1.1±0.05	39.9±2.6	12.6±1.3	+	-	-	-	+	+
BS26	3.19±0.41	103.5±0.8	1.75±0.29	74.1±1.7	1.34±0.1	59.9±1.7	1.4±0.4	38.72±0.7	22.8±0.46	+	+	+	+	+	+
BS27	1.62±0.11	65.2±1.8	1.11±0.11	51.6±2.1	0.76±0.23	42.5±3.1	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS28	2±0.12	88.2±1.2	1.77±0.2	65.6±3.2	1.15±0.1	47.1±1.1	1.1±0.05	36.6±1.4	18.8±1.2	-	+	-	+	+	+
BS29	1.69±0.11	61.9±2.4	1.5±0.1	55.7±2.4	0.81±0.1	42.3±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	4.8±0.1	-	-	-	-	+	-
BS30	2.93±0.1	96±1.2	2.16±0.2	73.5±3.2	1.85±0.1	55.4±1.1	1.1±0.05	38.2±1.6	11.7±1.2	+	-	+	+	+	+
BS31	1.86±0.1	67±1.8	1.04±0.1	52.4±3.4	0.87±0.1	40.3±2.5	0	4±2.1	0	-	-	-	+	+	+
BS32	3.01 ±0.3	120±4.1	1.77±0.25	81.4±2.1	1.4±0.1	75.1±0.8	1.9±0.15	44.3±3.2	25.5±2.4	+	+	+	+	+	+
BS33	2.44±0.21	79.5±2.5	1.56±0.1	55.7±2.4	0.81±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS $(Ca_3(PO)_2$	PS $(Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS34	2.36±0.1	88.5±3.1	1.64±0.1	64.4±3.4	0.97±0.1	49.3±1.7	0.81±0.2	19.4±2.1	11.1±1.7	-	-	+	+	+	+
BS35	3.04±0.06	105.5±0.28	1.75±0.09	75.2±2.1	1.3±0.1	61.54±1	1.05±0.06	33.21±0.9	22.5±0.66	+	+	+	+	+	+
BS36	1.98±0.1	67.5±1.2	1.46±0.2	53.5±3.2	1±0.1	25.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	12.7±1.2	-	-	-	-	+	+
BS37	3±0.1	97±1.1	1.74±0.1	71.4±2.8	1.07±0.1	59.1±2.2	0.61±0.2	19±2.1	19.1±1.1	+	-	+	+	+	+
BS38	1.84±0.11	69.5±2.8	1.15±0.1	52.7±2.4	0.51±0.1	38.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS39	2.62± 0.1	91.7±3.6	1.6.01±0.1	72.1±3.2	1.1±0.2	48.8±2.6	0.59±0.2	19.4±2.6	9.8±1.5	-	-	+	+	+	+
BS40	3.1±0.3	104±2.1	2.31±0.1	71.25±2.1	1.89±0.2	55.1±2.7	1±0.01	24.1±1.1	19.4±0.9	+	+	+	+	+	+
BS41	2.7± 0.1	98.±1.4	1.71±0.4	71.7±4.2	1.25±0.3	58.7±3.7	0.59±0.2	18.4±1.6	12.5±1.2	-	-	+	+	+	+
BS42	1.61±0.11	68.2±2	1.05±0.1	50.7±2.4	0.71±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	+
BS43	2.23± 0.1	85.1±3.7	1.71±0.2	71.7±2.4	1.1±0.2	47.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	+	-	+	+	+
BS44	2.04±0.11	74.2±2.4	1.65±0.1	51.7±2.4	0.83±0.1	36.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS45	2.15±0.1	87.5±1.2	1.79±0.2	65.5±3.2	1.14±0.1	45.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	-	-	+	+	+
BS46	1.67± 0.1	66.1±2.7	1.11±0.2	42.5±2.7	0.71±0.2	28.8±2.6	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS47	1.85±0.11	61.2±2.7	1.4±0.1	52.7±2.4	0.81±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS48	2.53±0.1	92.1±4.2	1.76±0.2	67.5±3.2	1.35±0.1	47.4±1.1	1±0.05	33.4±1.7	14.7±1.2	-	+	+	+	+	+
BS49	2.26±0.1	77.5±2	1.44±0.1	62.4±4.4	0.97±0.1	45.3±2.7	0.81±0.2	19.4±2.1	20.1±1.5	-	-	-	+	+	+
BS50	3.04 ±0.7	100±1.1	1.77±0.15	71.2±3.3	0.9±0.07	62.3±1.8	1.1±0.05	40.2±2.4	30±2	+	+	+	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$	PS ($Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS51	2.22±0.13	71.9±4.7	1.85±0.2	58.7±2.1	1.21±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	10.8±0.1	-	+	-	+	+	+
BS52	1.56±0.11	69.2±2.5	1.15±0.1	52.7±2.5	0.71±0.1	37.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	-
BS53	2.22± 0.1	90.5±3.8	1.91±0.2	73.7±4.2	1.17±0.2	49.2±2.6	0.6±0.2	37.5±1.4	17.5±2.5	-	-	-	-	+	+
BS54	1.75±0.11	55.2±1.5	1.25±0.1	45.7±2.4	0.75±0.1	30.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	+	-	-	+	+
BS55	3.99±0.05	124.4±0.3	2.43±0.1	110.1±1.1	2.11±0.2	99.1±1.5	1.21±0.25	45.3±0.84	44.58±0.1	+	+	+	+	+	+
BS56	1.52± 0.1	58.1±2.4	0.95±0.2	37.7±4.2	0.34±0.2	28.8±2.6	0	0	0	-	-	-	-	+	-
BS57	2.41±0.11	73.4±2.5	1.58±0.1	59.7±3.4	1.01±0.2	41.5±1.4	0.49±0.4	14.8±1.5	10.8±0.1	-	-	-	+	+	+
BS58	1.62± 0.1	60.1±3.1	1.11±0.1	48.7±3.2	1.1±0.2	31.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	7.2±1.3	-	-	-	-	+	+
BS59	2.16±0.11	91.2±4	2±0.2	65.8±2.4	1.09±0.1	49.5±2.3	0.48±0.3	21.7±1.2	20.1±1.8	-	+	-	+	+	+
BS60	1.51± 0.1	68.1±2.8	1.01±0.2	49.7±1.2	0.25±0.2	21.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	3.6±1.3	-	+	-	-	-	-
BS61	2±0.15	75.2±3.5	1.5±0.1	55.1±1.8	0.91±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	+	+	+
BS62	2.55± 0.1	93.1±2.7	1.84±0.2	71.7±4.2	1.2±0.2	58.2±1.6	0.41±0.2	18.4±1.2	3.2±1.3	-	-	+	+	+	+
BS63	1.88±0.31	65.8±2.5	1.45±0.1	49.7±2.7	0.75±0.1	35.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	4.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS64	2.17±0.1	87.1±1.2	1.76±0.2	69.5±3.2	1.16±0.1	48.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	+	-	+	+	+
BS65	2.72± 0.1	91.1±1.5	2.11±0.2	73.1±4.2	1.55±0.2	58.4±4.1	0.25±0.2	4.4±1.6	10.2±1.3	-	+	+	+	+	+
BS66	1.55±0.11	67.2±2	1.02±0.1	51.7±3.1	0.61±0.1	32.5±2.4	0	0	0	-	+	-	-	+	+
BS67	2.08±0.1	67.5±1.2	1.66±0.2	46.8±2.8	0.5±0.1	32.4±1.4	1.2±0.05	38.4±1.7	13.5±3.2	-	+	-	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$)	PS ($Ca_3(PO)_2$) ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS68	3.08±0.17	98.32±0.5	2.12±0.7	84.5±1.4	1.83±0.2	67±1.4	1.35±0.03	33±1.14	21.24±2	+	+	+	+	+	+
BS69	2.87± 0.1	90.1±3.7	1.91±0.1	71.7±4.2	1.31±0.1	49.8±2.6	0.49±0.1	20.4±1.6	17.2±2.1	+	+	+	+	+	+
BS70	3.71±0.07	118.32±0.5	2.22±0.7	87.4±1.4	2±0.1	64±1.3	1.15±0.05	43±1.24	31.74±1	+	+	+	+	+	+
BS71	1.77±0.11	59.4.2±2	1.2±0.1	43.7±2.4	0.61±0.1	25.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	+	+	+	+
BS72	2.22±0.11	69.2±2.4	1.59±0.1	55.7±2.4	0.81±0.1	41.5±2.4	0	0	15.5±0.1	-	+	+	-	+	+
BS73	1.82± 0.1	58.1±2.3	0.95±0.2	40.7±1.5	0.25±0.2	30.3±3.2	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	-	-	-	+	+
BS74	1.81±0.24	61.2±1.5	0.9±0.1	45.7±2.7	0.31±0.1	28.5±2.5	0.49±0.4	14.8±1.5	13.7±1.1	-	-	-	-	+	+
BS75	2.29± 0.1	68.1±4.5	1.71±0.2	51.8±3.2	1.01±0.2	38.4±1.5	0.39±0.2	17.4±1.6	19.2±1.3	-	+	-	+	+	+
BS76	2.81±0.11	91.2±2.1	2.15±0.1	57.7±2.4	0.91±0.1	46.8±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	5.2±1.1	-	+	+	+	+	+
BS77	1.63±0.17	55.5±1.2	1.09±0.1	42.5±3.2	0.45±0.1	25.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	0	-	-	-	-	+	+
BS78	2.32± 0.21	69.1±2	1.61±0.2	53.7±5.1	1±0.1	39.8±2.5	0.39±0.2	17.4±1.6	6.2±1.3	-	+	+	+	+	+
BS79	1.61±0.23	70.2±2	0.85±0.1	53.7±2.8	0.31±0.1	41.5±2.1	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	+
BS80	3.1±0.27	92.12±2.1	2.27±0.2	81.5±1.1	1.91±0.1	57±2.8	1.07±0.03	30±1.4	22.4±1.1	+	+	+	+	+	+
BS81	1.76±0.15	59.5±2.5	1.15±0.1	42.7±1.8	0.66±0.1	31.5±2.5	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	+
BS82	2.44± 0.21	69.1±3.7	1.51±0.2	62.7±4.2	1.12±0.2	43.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±2.4	-	+	-	+	+	+
BS83	2.61±0.11	94.5±4	2.04±0.2	60.8±3.3	0.99±0.1	48.5±1.4	0.51±0.02	18.1±1.1	0	-	+	+	+	+	+
BS84	3.43 ±0.14	102.4±2.7	1.97±0.2	74.1±2.1	1.33±0.1	61.13±1.5	1.05±0.1	34.1±1.8	28.1±1.2	+	+	+	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$)	PS ($Ca_3(PO)_2$) ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS85	3.21 ±0.1	105.1±0.4	1.85±0.79	83.4±2.1	1.24±0.2	68.2±1.2	1.3±0.5	41.2±0.5	26.4±0.61	+	+	+	+	+	+
BS86	2.93± 0.1	90.1±2.7	1.91±0.2	77.7±4.2	1.15±0.2	68.8±2.6	0.61±0.2	27.7±1.6	11.8±1.2	+	+	+	+	+	+
BS87	2.31±0.21	71.2±2	1.75±0.1	58.7±3.3	1.11±0.2	42.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	+	-	-	+	+
BS88	2.48± 0.3	86.1±2.7	2±0.2	69.8±3.5	1.1±0.2	49.8±2.1	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	+	-	+	+	+
BS89	2±0.11	69±2.1	1.57±0.1	52.7±2.4	0.83±0.2	40.8±3.7	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	+	-	-	+	+
BS90	1.63±0.1	57.8±1.2	1±0.2	46.5±3.2	0.65±0.1	35.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	0	-	-	-	-	+	+
BS91	3.12± 0.1	99.1±4.7	1.97±0.21	72.1±3.2	1.61±0.2	48.4±1.9	0.49±0.2	19.8±1.6	10.8±1.1	+	+	-	-	+	+
BS92	2.77±0.11	90.3±1.5	1.59±0.2	55.7±2.4	0.88±0.1	48.5±2.1	0.42±0.4	15.8±1.5	0	-	+	+	-	+	+
BS93	1.73±0.12	66.6±3.2	1.06±0.2	48.5±3.2	0.55±0.1	33.4±5.1	0	0	0	-	+	-	+	+	+
BS94	2.36±0.1	81.5±3.5	1.74±0.1	64.4±3.5	0.97±0.2	45.3±1.7	0.81±0.2	19.4±2.1	10.1±1.9	+	+	-	-	+	+
BS95	2.42± 0.15	84.1±2.7	1.61±0.2	69.7±1.2	1.3±0.14	45.8±2.5	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.4	-	+	-	-	+	+
BS96	3±0.7	99.92±2.5	2.35±0.21	68.5±1.1	1.51±0.1	47±3.1	1.17±0.05	32±1.8	18.4±2.1	+	+	+	+	+	+
BS97	2.13±0.31	80±1.5	1.77±0.2	68.5±3.6	1.13±0.1	45.4±1.3	1.2±0.05	38.4±1.7	16.7±1.4	-	+	-	+	+	+
BS98	1.69±0.1	67±1.8	0.9±0.1	41.4±3.4	0.47±0.1	29.3±2.7	0	0	1.9±1.5	-	-	-	-	+	-
BS99	2.41±0.24	72.8±4	1.65±0.1	57.7±2.4	0.83±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.5±0.1	-	+	-	+	+	+
BS100	2.63±0.1	91.4±2.2	2.06±0.2	69.9±4.2	1.45±0.1	44.6±1.6	1.08±0.05	48.1±1.8	12.1±1.2	+	+	+	+	+	+
BS101	2.66±0.1	90.7±1.1	1.04±0.1	68.4±2.1	0.86±0.1	47.4±2.4	0.74±0.1	58.4±2.1	9.8±0.9	+	+	+	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$)	PS ($Ca_3(PO)_2$) ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS102	3.01±0.31	95.1±4.1	2.17±0.1	71.1±2.1	1.21±0.1	67±3.8	0.97±0.13	31±0.4	18.4±2.3	+	+	+	+	+	+
BS103	2.64±0.1	97±4.2	1.96±0.1	76.5±2.5	1.35±0.2	57.4±1.8	0	0	14.1±1.3	+	+	+	+	+	+
BS104	1.96±0.23	63.5±1.1	1.04±0.1	46.4±2.7	0.57±0.1	29.3±1.7	0.81±0.2	19.4±2.1	0	-	-	-	+	+	+
BS105	3.1 ±0.07	104.9±2.4	1.55±0.1	79.8±1.2	1.05±0.1	68.2±1.5	1.05±0.3	37.31±1.1	22.7±0.4	+	+	+	+	+	+
BS106	3.07±0.26	112.2±1.8	1.45±0.3	71.2±4.2	1.15±0.2	56.25±2	1.25±0.1	38.11±1.9	29.8±0.6	+	+	+	+	+	+
BS107	2.08±0.1	87.5±1.2	1.66±0.2	63.5±3.2	1.05±0.1	47.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	+	-	-	+	+
BS108	1.62±0.1	57.7±3.3	1.04±0.1	41.4±3.4	0.77±0.1	30.3±2.5	0	0	1.5±1.8	-	-	-	-	+	+
BS109	2.11±0.21	71.5±2.1	1.55±0.1	57.7±2.4	0.88±0.1	41.5±2.3	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS110	3.31±0.03	104.4±0.71	2.02±0.03	80.1±2	1.81±0.1	67.8±2.1	0.95±0.03	30.25±1.2	29.84±0.9	+	+	+	+	+	+
BS111	2.26±0.31	74.1±2.21	1.04±0.1	61.4±3.4	0.84±0.1	49.3±2.6	0.81±0.2	19.4±2.1	10.1±1.5	-	+	-	+	+	+
BS112	2.18±0.2	78.4±5.1	1.64±0.1	60.4±4.7	0.75±0.1	49.3±2.1	0.81±0.2	19.4±2.1	10.9±2.8	-	+	-	+	+	+
BS113	1.51±0.1	52.2±3.7	0.5±0.1	24.25±2.4	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-
BS114	3.1 ±0.2	101.9±0.5	1.45±0.9	81.1±0.9	1±0.1	52.1±2.2	1.5±0.1	42.1±0.7	21.3±1.6	+	+	+	+	+	+
BS115	1.53±0.1	56±1.2	0	0	0	0	0.24±0.05	18.4±1.7	0	-	-	-	-	+	+
BS116	1.65±0.1	59.5±1.5	0.51±0.1	31.4±3.4	0.2±0.1	0	0.81±0.2	19.4±2.1	0	-	-	-	-	+	+
BS117	1.88±0.11	64.3±2.7	1.1±0.2	45.7±2.4	0.61±0.1	20.5±2.7	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS118	2.73±0.1	95.7±1.2	1.8±0.2	69.4±50.2	1.18±0.1	48.4±2.7	0.61±0.05	31.4±1.7	13.5±2.3	-	+	+	+	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$	PS ($Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS119	1.84±0.11	61.2±1.8	1.1±0.1	45.7±2.4	0.61±0.1	22.5±2.5	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	-	-	-	+	+
BS120	2.81± 0.1	98.1±3.1	2.21±0.2	71.7±4.2	1.74±0.2	48.8±2.6	0.39±0.2	14.7±1.4	11.8±1.7	+	+	+	+	+	+
BS121	2.71±0.11	91.4±1.5	1.5±0.1	55.7±2.4	0.81±0.1	40.5±2.4	0.49±0.4	13.8±1.4	12.8±0.1	-	+	-	+	+	+
BS122	2.62± 0.1	96.1±1.7	1.86±0.2	77.7±4.2	1.2±0.2	51.8±2.7	0	0	0	-	+	-	+	+	+
BS123	1.59±0.17	58.5±3.5	0.65±0.2	36.7±2.4	0.21±0.1	18.5±2.6	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	-
BS124	2.13±0.18	87.5±1.2	1.73±0.2	67.5±2.2	1.05±0.1	35.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	+	-	-	+	+
BS125	2.23± 0.23	88.1±2.9	1.61±0.2	63.7±4.2	0.89±0.2	41.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	+	-	-	+	+
BS126	2.51±0.11	91.8±2	1.9±0.1	75.7±3.4	1.21±0.1	49.5±2.8	0.55±0.1	15.8±1.5	9.7±1.2	-	+	-	-	+	+
BS127	2.64± 0.1	93.3±2.7	1.94±0.2	72.7±2.7	1.42±0.2	58.8±2.4	0.79±0.2	26.7±2.7	10.2±1.9	-	+	-	+	+	+
BS128	1.64±0.27	60.3±2	0.85±0.1	41.7±2.4	0.41±0.1	30.5±2.4	0	0	0	-	+	+	-	-	+
BS129	1.52± 0.14	58.1±2.7	0.91±0.2	44.7±3.2	0.51±0.2	28.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	0	-	-	-	-	+	+
BS130	2.55±0.11	91.2±6	1.77±0.2	71.2±1.4	1.01±0.1	54.8±1.2	0.69±0.2	19.8±1.1	0	-	+	-	-	+	+
BS131	3.1± 0.1	87.9±2.2	2.51±0.4	72.7±2.7	1.99±0.2	62.8±2.6	0.74±0.2	26.4±1.6	14.2±2.3	+	+	-	+	+	+
BS132	1.87±0.31	61.5±2.5	1.2±0.1	45.7±2.3	0.61±0.1	33.5±2.4	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS133	2.52± 0.1	90.1±2.7	1.51±0.2	70.7±4.2	1.1±0.2	48.8±2.6	0	0	11.2±1.3	-	-	+	+	+	+
BS134	1.67±0.11	67.2±3.1	1.18±0.1	42.7±2.8	0.8±0.21	25.5±2.1	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS135	2.26± 0.4	89.1±2.9	1.51±0.2	71.7±3.2	0.91±0.2	48.7±1.6	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	+	-	-	+	+
BS136	2.83±0.11	86.2±1	1.87±0.1	65.7±2.4	1.1±0.1	41.5±2.4	0.49±0.4	15.8±1.5	11.8±0.1	+	+	-	+	+	+
BS137	1.64±0.24	67.7±1.8	1.06±0.2	38.5±3.2	0.65±0.1	15.4±1.1	0	0	13.7±1.2	-	-	-	-	+	+
BS138	2.53± 0.1	88.1±2.7	1.51±0.2	70.7±4.2	1.1±0.2	48.8±2.6	0.39±0.2	17.4±1.6	11.2±1.3	-	+	-	+	+	+
BS139	1.8±0.11	69.1±2	1.1±0.1	50.7±2.3	0.41±0.1	17.5±2.9	0	0	12.8±0.1	-	-	-	-	+	+
BS140	2.51±0.1	89.1±2.2	1.76±0.2	66.5±3.2	1.25±0.1	45.4±1.1	1.2±0.05	38.4±1.7	13.7±1.2	-	+	+	+	+	+
BS141	2.16±0.2	77.3±4.2	1.44±0.1	60.4±5.2	0.79±0.1	43.3±2.7	0	0	5.1±1.8	-	-	+	-	+	+

Tableau 1 : (Suite).

Isolats	IS ($Ca_3(PO)_2$	PS ($Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS142	2.21± 0.21	85.7±3.6	1.59±0.2	72.8±3.5	1.14±0.2	38.8±2.6	0	0	1.2±1.3	-	+	-	+	+	+
BS143	2.59±0.11	77.5±2.4	1.66±0.1	57.7±2.4	0.91±0.1	43.5±3.4	0.79±0.4	18.7±1.3	10.8±0.1	-	+	+	+	+	+
BS144	2± 0.24	68.1±2.1	1.41±0.2	41.2±3.2	0.65±0.2	28.8±2.1	0	0	0	-	-	-	-	+	+
BS145	1.71±0.32	71.7±3.3	1.16±0.2	54.8±1.5	0.8±0.12	42.5±2.3	0.49±0.4	14.8±1.5	0	-	+	-	+	+	+
BS146	2.55±0.1	79±1.8	1.76±0.2	61.5±3.2	1.05±0.2	41.4±1.7	0.55±0.1	25.4±1.2	8.8±0.8	-	+	-	+	+	+
BS147	2.85± 0.1	81.7±1.5	1.81±0.2	64.4±3.2	1.21±0.2	44.5±2.5	0	0	11.2±1.3	+	+	+	+	+	+
BS148	2.31±0.21	72.8±2.1	1.58±0.1	57.7±1.3	0.83±0.21	38.5±4.4	0.49±0.4	14.8±1.5	12.8±0.1	-	+	-	+	+	+
BS149	1.53±0.2	53.5±1.7	0.73±0.2	31.5±3.5	0.25±0.13	18.5±2.1	0	0	13.7±1.2	-	-	-	-	-	-
BS150	2.36±0.22	79.3±3.4	0.94±0.1	60.5±3.8	0.37±0.2	43.3±1.3	0.81±0.2	19.4±2.1	0	-	+	-	+	+	+

IS ($Ca_3(PO)_2$: Indices de solubilisation du phosphate tricalcique en milieu NBRIP-agar **; PS ($Ca_3(PO)_2$) :** Concentrations du phosphate tricalcique solubilisé en milieu NBRIP liquide , **IS (BLP) :** Indices de solubilisation de la boue de lavage de phosphate en milieu NBRIP-agar modifié ; **PS (BLP) :** Concentrations du phosphate solubilisé à partir de la boue de lavage d phosphate, en milieu NBRIP liquide modifié **; IS (RP) :** Indices de solubilisation de la roche phosphatée en milieu NBRIP-agar modifié **; PS (RP) :** Concentrations du phosphate solubilisé à partir de la roche phosphatée, en milieu NBRIP liquide modifié **; RSK :** Rapports de solubilisation du potassium en milieu Alexandrov agar**; KS :** Concentrations du potassium solubilisé en milieu Alexandrov liquide **; AIA :** Concentrations de l'AIA produite **; ACC :** Concentrations de l'ACC désaminase produite**; N2 :** Fixation de l'azote atmosphérique**; Sid :** Production des Sidérophores**; HCN :** Production du cyanure d'hydrogène **; NH3 :** Production de l'ammoniac **; CO2 :** Production du dioxyde de carbone **; H2S :** Production du sulfate d'hydrogène **; (+) :** Production **; (-) :** Pas de production **; (±) :** l'erreur standard.

Par ailleurs, l'étude des traits favorisant la croissance des plantes, chez les isolats BSP étudiés, nous a permis de sélectionner les meilleurs isolats présentant les différents traits PGP étudiés (figure 5). La figure 5 présente la répartition des 150 isolat BSP étudiés selon les différents traits PGP étudiés, tout en mentionnant le nombre des isolats qui renferment tous les traits PGP étudiés à la fois.

Deux traits PGP, ou plus, peuvent coexister dans le même isolat bactérien. Par exemple, les capacités de solubilisation du phosphate et du potassium ont été enregistré dans une mémé souche bactérienne (Nath et al., 2017). De plus, dans l'étude de Bagyalakshmi et al, (2017), plusieurs isolats bactériens ont été capable de présenter plusieurs traits PGP à la fois, comme la solubilisation du phosphate, du potassium, la production des phytostimulateurs et la production des sidérophores.

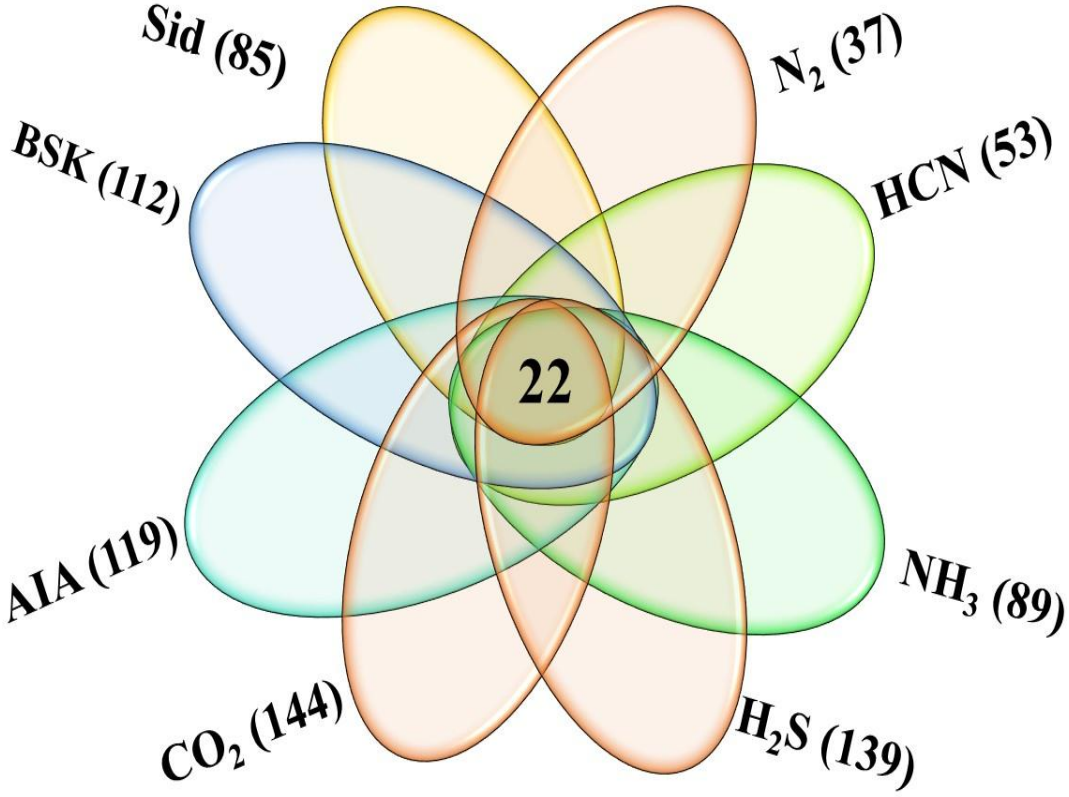

Figure 9 : Répartition des isolats BSP étudiés selon les traits PGP étudiés.

En fait, posséder plusieurs traits PGP, à la fois, présente un atout intéressant pour l'isolat étudié. Dans ce travail, les 22 isolats bactériens présentant l'ensemble des traits PGPR étudiés ont été retenus comme étant des candidats potentiels pour continuer le processus de sélection des consortiums bactériens et leur utilisation dans les tests agronomiques. Ces 22

isolat sont présenté dans le tableau 2 avec leurs différents traits favorisant la croissance des plantes.

Tableau 11 : Solubilisation du phosphate tricalcique, de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP) et d'autres traits PGP des 22 isolats bactériens sélectionnés.

Isolats	IS $(Ca_3(PO)_2$	PS $(Ca_3(PO)_2$ ($mg.L^{-1}$)	IS (BLP)	PS (BLP) ($mg.L^{-1}$)	IS (RP)	PS (RP) ($mg.L^{-1}$)	RSK	KS ($mg.L^{-1}$)	AIA ($mg.L^{-1}$)	N_2	Sid	HCN	NH_3	CO_2	H_2S
BS18	3.2 ±0.1	106±2.8	1.57±0.31	85.7±3.3	1.2±0.21	73.3±1.6	1.61±0.2	39.9±1	27.4±2.8	+	+	+	+	+	+
BS32	3.01 ±0.3	120±4.1	1.77±0.25	81.4±2.1	1.4±0.1	75.1±0.8	1.9±0.15	44.3±3.2	25.5±2.4	+	+	+	+	+	+
BS50	3.04 ±0.7	100±1.1	1.77±0.15	71.2±3.3	0.9±0.07	62.3±1.8	1.1±0.05	40.2±2.4	30±2	+	+	+	+	+	+
BS84	3.43±0.14	102.4±2.7	1.97±0.2	74.1±2.1	1.33±0.1	61.13±1.5	1.05±0.1	34.1±1.8	28.1±1.2	+	+	+	+	+	+
BS105	3.1 ±0.07	104.9±2.4	1.55±0.1	79.8±1.2	1.05±0.1	68.2±1.5	1.05±0.3	37.31±1.1	22.7±0.4	+	+	+	+	+	+
BS106	3.07±0.26	112.2±1.8	1.45±0.3	71.2±4.2	1.15±0.2	56.25±2	1.25±0.1	38.11±1.9	29.8±0.6	+	+	+	+	+	+
BS11	3.04 ±0.1	101.5±0.8	1.99±0.7	74.1±1.1	1.4±0.21	63.4±1	1.15±0.2	34.31±1.9	34.5±0.56	+	+	+	+	+	+
BS16	3.1 ±0.2	102.5±0.8	1.95±0.9	82.1±1.1	1.5±0.21	74.4±1	1.05±0.2	30.31±1.9	21.5±0.16	+	+	+	+	+	+
BS23	3.4 ±0.2	111.5±0.8	1.85±0.9	81.7±2.1	1.35±0.21	67.4±2.1	1.2±0.14	41.41±0.9	29.5±0.76	+	+	+	+	+	+
BS26	3.19±0.41	103.5±0.8	1.75±0.9	74.1±1.7	1.34±0.1	59.9±1.7	1.4±0.4	38.72±0.7	22.8±0.46	+	+	+	+	+	+
BS85	3.21 ±0.1	105.1±0.4	1.85±0.9	83.4±2.1	1.24±0.2	68.2±1.2	1.3±0.5	41.2±0.5	26.4±0.61	+	+	+	+	+	+
BS114	3.1 ±0.2	101.9±0.5	1.45±0.9	81.1±0.9	1±0.1	52.1±2.2	1.5±0.1	42.1±0.7	21.3±1.6	+	+	+	+	+	+
BS35	3.04±0.06	105.5±0.8	1.75±0.9	75.2±2.1	1.3±0.1	61.54±1	1.05±0.06	33.21±0.9	22.5±0.66	+	+	+	+	+	+
BS55	3.99±0.05	124.4±0.3	2.43±0.1	110.1±1.1	2.11±0.2	99.1±1.5	1.21±0.25	45.3±0.84	44.58±0.1	+	+	+	+	+	+
BS70	3.71±0.07	118.32±05	2.22±0.7	87.4±1.4	2±0.1	64±1.3	1.15±0.05	43±1.24	31.74±1	+	+	+	+	+	+
BS110	3.31±0.03	104.4±0.71	2.02±0.03	80.1±2	1.81±0.1	67.8±2.1	0.95±0.03	30.25±1.2	29.84±0.9	+	+	+	+	+	+
BS2	3.06±0.12	101±3.4	2.24±0.31	60.1±2.3	1.4±0.1	51.1±2.4	0.81±0.1	33.1±1.5	19.1±1.4	+	+	+	+	+	+
BS40	3.1±0.3	104±2.1	2.31±0.1	71.25±2.1	1.89±0.2	55.1±2.7	1±0.01	24.1±1.1	19.4±0.9	+	+	+	+	+	+
BS68	3.08±0.17	98.32±0.5	2.12±0.7	84.5±1.4	1.83±0.2	67±1.4	1.35±0.03	33±1.14	21.24±2	+	+	+	+	+	+
BS80	3.1±0.27	92.12±2.1	2.27±0.2	81.5±1.1	1.91±0.1	57±2.8	1.07±0.03	30±1.4	22.4±1.1	+	+	+	+	+	+
BS96	3±0.7	99.92±2.5	2.35±0.21	68.5±1.1	1.51±0.1	47±3.1	1.17±0.05	32±1.8	18.4±2.1	+	+	+	+	+	+
BS102	3.01±0.31	95.1±4.1	2.17±0.1	71.1±2.1	1.21±0.1	67±3.8	0.97±0.13	31±0.4	18.4±2.3	+	+	+	+	+	+

IV. Solubilisation de certaines formes de phosphate

Pour confirmer leurs capacités à solubiliser le phosphate inorganique, les isolats BSP sélectionnés ont été testés pour leur aptitude à libérer le phosphate à partir de différentes formes de phosphate, à savoir ; le phosphate monocalcique, dicalcique et tricalcique ainsi que l'hydroxyapatite. Que ce soit en milieu solide ou liquide, les bactéries étudiées ont été capables de mobiliser le phosphate inorganique à partir de toutes les formes étudiées (Figure 6). L'isolat BS55 a montré les plus grands indices de solubilisation de P et les concentrations les plus élevées du P solubilisé pour toutes les formes de phosphate étudiées.

Pour tous les isolats BSP étudiés, les indices de solubilisation de P et les concentrations de phosphate libérées étaient beaucoup plus importantes pour le phosphate monocalcique que pour les formes dicalcique, tricalcique et l'hydroxyapatite respectivement (Figure 6). Ainsi, Ces dernières libèrent beaucoup plus de phosphate que la boue de lavage de phosphate et la roche phosphatée, respectivement. Cela confirme que plus la forme de phosphate est complexe moins de phosphate sera libéré et vice versa. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Ben Farhat et al, (2014) où leur isolats BSP ont libérés plus de phosphate à partir du phosphate monocalcique qu'à partir du phosphate tricalcique et de la roche phosphatée respectivement.

Ceci peut être expliqué par le fait que la roche phosphatée contient des formes de phosphate beaucoup plus complexes à solubiliser que celles contenues dans la boue de lavage de phosphate ou dans les autres formes de phosphate étudiées. Ainsi le phosphate libéré à partir de la roche et la boue de lavage de phosphate devait être plus faible que celui libéré de l'hydroxyapatite, du phosphate tricalcique, du phosphate dicalcique et du phosphate monocalcique respectivement (Gulati et al., 2010).

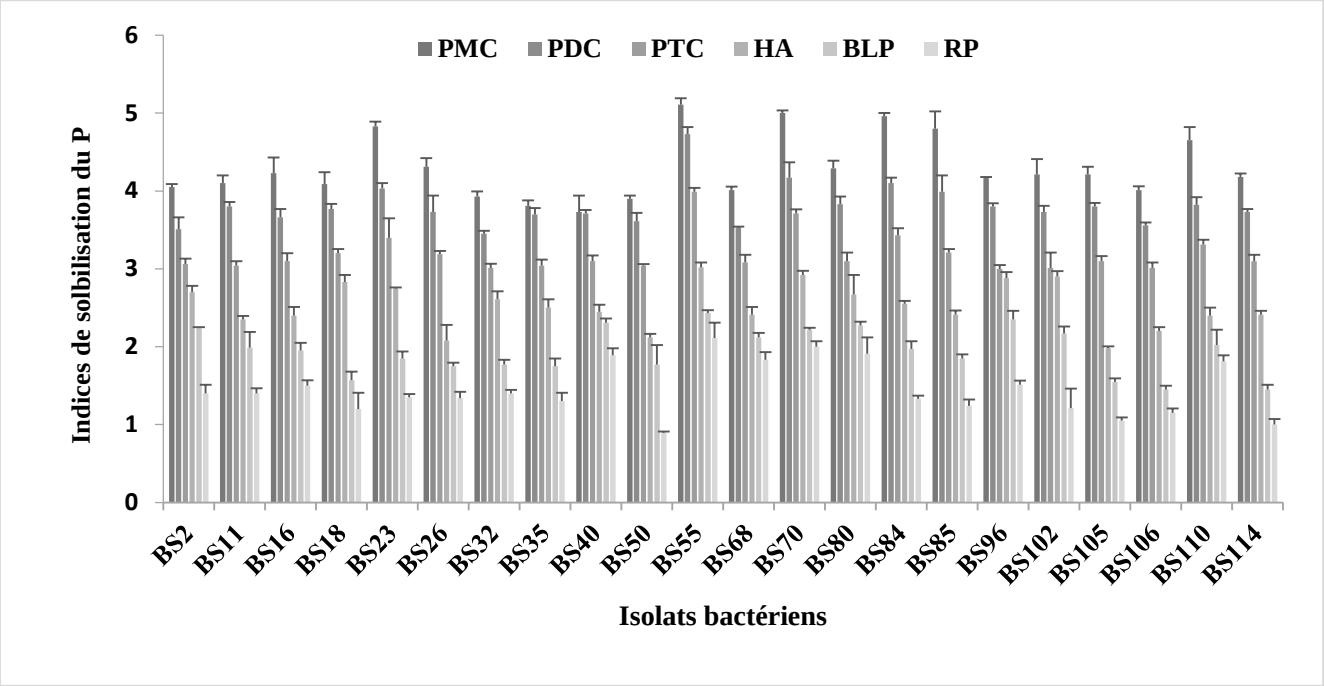

Figure 10 : Indices de solubilisation de phosphate inorganique, à partir de différentes formes de P, dans le milieu NBRIP agar modifié par les isolats BSP étudiés. P**MC :** Phosphate monocalcique **; PDC :** Phosphate dicalcique **; PTC :** Phosphate tricalcique **; HA :** Hydroxyapatite **; BLP :** Boue de lavage de phosphate **; RP :** Roche phosphatée.

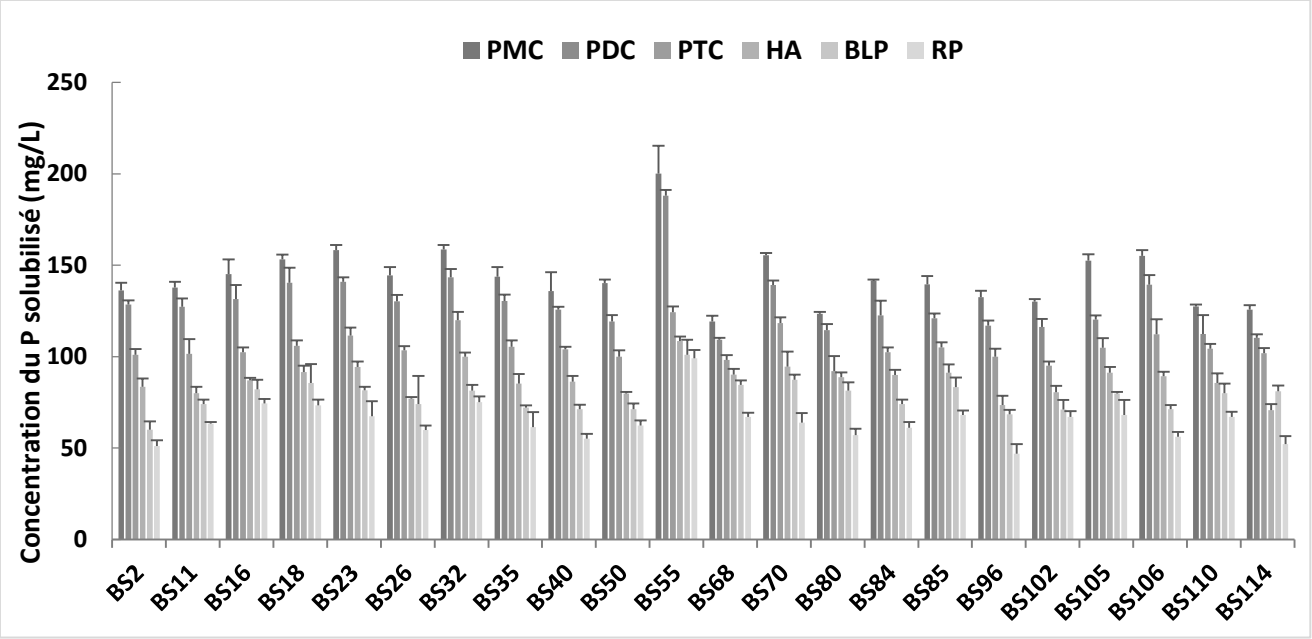

Figure 11 : Solubilisation du P inorganique (mg. L^{-1}), à partir de différentes formes de P, dans le milieu NBRIP liquide modifié par les isolats BSP étudiés. **PMC :** Phosphate

monocalcique **; PDC :** Phosphate dicalcique **; PTC :** Phosphate tricalcique **; HA :** Hydroxyapatite **; BLP :** Boue de lavage de phosphate **; RP :** Roche phosphatée.

Selon la littérature, l'abaissement du pH est le principal facteur impliqué dans le mécanisme de solubilisation du phosphate inorganique (Wei et al, 2018 ; Arcand et Schneider 2006). Une corrélation directe entre la diminution du pH et l'augmentation du phosphate disponible a été rapportée par Liu et al. (2012). Dans cette étude, pour toutes les formes étudiées, la libération de phosphate a été toujours accompagnée par un abaissement du pH du milieu de culture. Ce qui soutient le fait que la solubilisation du phosphate est due à la sécrétion des acides organiques qui diminuent le pH (Meena et al., 2017). Cependant dans la présente étude, une corrélation négative non significative a été remarquée entre les concentrations du P solubilisé à partir des différentes formes de phosphate étudiées et les valeurs de pH (Tableau 8). Ce qui montre qu'il y a d'autres facteurs responsables de la libération du phosphate en plus de la production d'acide organique.

En plus, plusieurs études ont montré que le degré de solubilisation n'est pas toujours proportionnel à la diminution du pH (Goldstein, 1986). Donc, d'autres facteurs sont impliqués dans le mécanisme de solubilisation du P minéral. Les bactéries BSP étudiées sont dotées de certaines caractéristiques des PGPR notamment, la production d'AIA, de Sidérophores, de cyanure d'hydrogène, ainsi que la production de H_2S et de CO_2. En effet, tous ces traits peuvent être responsables de la solubilisation du P inorganique, et de son assimilation par les plantes. En produisant de l'IAA, les BSP améliorent indirectement l'acquisition de P par les plantes, ce qui leur permet d'explorer de vastes étendues de sol et d'assimiler plus de P et de nombreux autres nutriments (Rifat et al., 2010 ; Richardson et al., 2009). L'isolat BS55 a montré une plus grande efficacité en termes de solubilisation du P aussi pour le phosphate tricalcique que pour les autres formes de phosphate étudiées. Il a également produit plus d'AIA que les autres isolats, ce qui signifie que l'AIA serait impliqué dans la solubilisation du P.

Le cyanure d'hydrogène (HCN) est un métabolite secondaire volatil produit par une large gamme de micro-organismes (Siddiqui, 2006). Il a été largement reconnu comme un agent de bio-contrôle contre les phytopathogènes. Cependant, les travaux rapportés par Rijavec et Lapanje (2016) ont montré que cet élément est aussi indirectement impliqué dans la promotion de la croissance des plantes en améliorant l'acquisition des nutriments minéraux par les plantes, principalement le phosphate. En effet, les bactéries productrices de HCN ont été rapportées dans de nombreuses études pour leur implication dans la mobilisation des

minéraux des roches qu'elles constituent (Wongfun et al., 2014 ; Lapanje et al., 2012 ; Frey et al., 2010).

Certaines bactéries produisent du H_2S qui réagit avec le phosphate ferrique donnant ainsi du sulfate ferreux avec libération concomitante de phosphate sous sa forme soluble (Sharma et al., 2013). Le CO_2 libéré lors de la respiration microbienne est dissous dans l'eau pour donner l'acide carbonique qui participe à la solubilisation du Pi en abaissant le pH dans la rhizosphère (Sharma et al., 2013).

Tous ces facteurs mentionnés sont impliqués dans le mécanisme de solubilisation du P inorganique ; par conséquent, les bactéries possédant ces facteurs présentent une réelle solution pour la solubilisation des formes minérales de phosphate, en plus de leurs capacités promotrices de croissance des plantes.

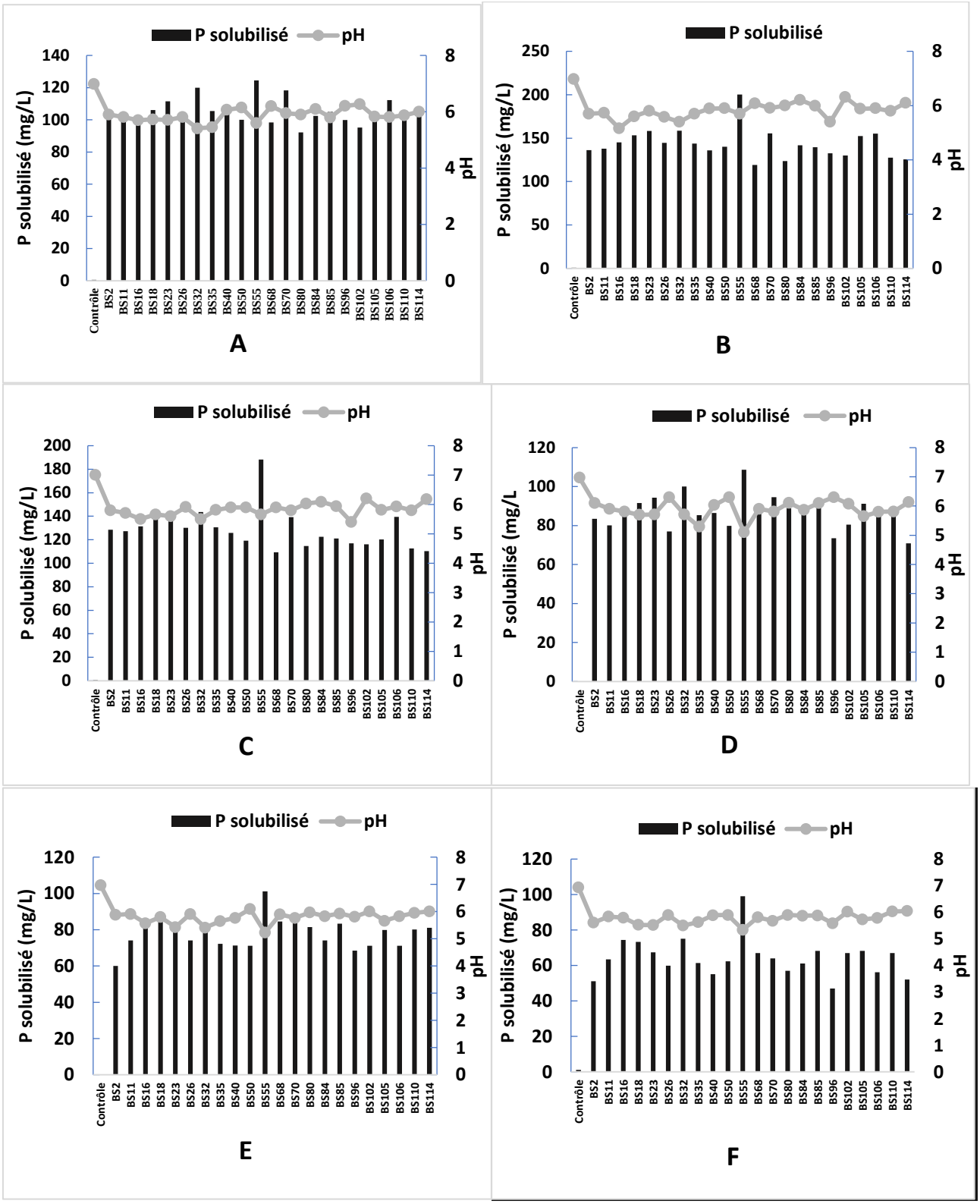

Figure 12 : pH et concentrations du P solubilisé (mg/L) à partir du phosphate monocalcique (A), dicalcique (B), tricalcique (C), de l'hydroxyapatite (D), de la BLP (E) et de la RP (F) dans le milieu NBRIP liquide modifié.

Tableau 8 : Corrélation entre les concentrations de phosphate solubilisé à partir de différentes formes de phosphate étudiées (PMC, PDC, PTC, HA, BLP, et RP) et les valeurs de pH associées à chaque cas. **r :** coefficient de corrélation de Person ; **p :** p-value.

	PMC solubilisé	**PDC solubilisé**	**PTC solubilisé**	**HA solubilisé**	**BLP solubilisé**	**RP solubilisé**
pH	r=-1.25	r=-0.98	r=-0.181	r=-1.17	r=-1.25	r=-0.194
	p=0.27	p=0.19	p=0.453	p=0.33	p=0.14	p=0.35

V. Solubilisation du phosphate organique (activités phosphatases)

L'activité phosphatase permet la solubilisation du phosphate organique via la dégradation des composés organiques phosphatés. Les bactéries ayant cette activité seront capables d'augmenter la disponibilité du phosphate aux plantes.

Nos résultats ont montré que parmi les 22 isolats BSP retenus, 19 ont été producteurs de la phosphatase acide, tandis que, 17 ont été producteurs de la phosphatase alcaline. La production de la phosphatase a varié de 1.5 à 7.24 unités de phosphatase acide / µmol de PNP / 10 minutes à 37 °C à pH 4,8. Tandis que pour la phosphatase alcaline les valeurs ont varié de 1.2 à 6.75 unités de phosphatase alcaline / µmol de PNP / 10 minutes à 37 °C à pH 10.5. Les meilleures valeurs de production de la phosphatase acide et alcaline ont été enregistré pour les isolats BS55 et BS70 respectivement. Dans cette étude, les isolats bactériens ont produit de faibles quantités de phosphatase acide et alcaline, moins que celles produites dans l'étude rapportée par Pereira et Castro, (2014). Ceci peut être expliqué par le fait que les isolats BSP étudié ont été isolés à partir d'un biotope riche en phosphate inorganique et pauvre en celui organique. En fait, La synthèse de ces phosphatases est stimulée lorsque le niveau de P inorganique dans le milieu de croissance est limitant (Dick et al., 2011). Il est connu que les phosphatasses acides et alcalines sont responsables de la solubilisation du phosphate organique, notamment la phytate (Richardson, 2001). Certes, les activités phosphatases peuvent également influencer la solubilisation du phosphate inorganique. Elles participent à l'abaissement du pH du milieu de culture par l'action déphosphorylante et la production des acides (Achal et al., 2007). Ainsi la solubilisation du phosphate inorganique et la minéralisation du phosphate organique peuvent coexister dans la même souche bactérienne (Tao et al., 2008), ce qui est le cas dans cette étude.

VI. Activités hydrolytiques

Tableau 12 : Activités hydrolytiques des isolats BSP sélectionnés

Isolats	Phosphatase acide	Phosphatase alcaline	ACC desaminase	Protéase	Cellulase	Pectinase	Lipase
BS2	2.32±0.2	0	0.95±0.12	+	+	+	-
BS11	2.65±0.6	2.35±0.5	1.25±0.1	-	-	-	-
BS16	3.5±0.1	3.12±0.12	2.5±0.25	+	-	-	-
BS18	4.5±0.21	4.05±0.8	4.2±0.62	-	+	+	-
BS23	0	2.89±0.5	0	-	-	-	+
BS26	3.1±0.9	1.2±0.3	0	-	+	+	-
BS32	4.1±0.3	4.21±0.6	3.19±0.5	++	+	+	+
BS35	5.32±0.47	2.12±0.23	3.12±0.24	++	+	-	+
BS40	1.5±0.4	0	0	-	-	-	-
BS50	3.5±1	3.6±0.75	5.12±0.24	+	-	-	-
BS55	7.24±0.14	5.25±0.22	5.45±0.35	++	+++	++	+
BS68	1.2±0.2	0	0	-	-	-	-
BS70	4.21±0.35	6.75±0.11	4.65±0.21	+	++	++	+
BS80	2.5±0.81	2±0.33	1.33±0.15	+	-	+	-
BS84	3.4±1.3	4.5±0.2	1.85±0.25	+	-	+	+
BS85	3.1±1.2	0.5±0.05	0	-	-	-	-
BS96	0	0	0	+	++	-	-
BS102	2.5±0.6	0	2.31±1	-	+	-	-
BS105	4.66±0.5	4.5±.55	1.5±0.4	+	-	+	+
BS106	5.5±1.2	4.5±075	2±0.25	+	-	-	-
BS110	3.25±0.7	4.25±0.25	1.99±0.17	+	++	+	-
BS114	0	1.66±0.33	0	+	+	+	+

L'activité phosphatase a été exprimée en unités de phosphatase acide ou alcaline / µmol de PNP / 10 minutes à 37 °C (à pH 4,8 ou pH 10,5 pour la phosphatase acide ou alcaline respectivement). L'activité de l'ACC désaminase a été exprimée en µmolα-ketobutyrate / mg de protéine / h. **(+++) :** production élevée **(++) :** production modérée **(+) :** production faible **(-) :** pas de production, **(±)** : erreur standard.

En plus des activités phosphatases acides et alcalines, la majorité des BSP sélectionnées ont été capables de présenter les différentes activités enzymatiques étudiées. 15 isolats BSP ont été capable de produire l'ACC désaminase. Tandis que 14 isolats ont été producteurs de la protéase. Ainsi, les activités de la cellulase, la pectinase et la lipase a été détectée chez 10, 11 et 8 isolats BSP, respectivement.

Les activités phosphatases améliorent la croissance des plantes via l'augmentation de l'acquisition du P en hydrolysant des phytates et des phospholipides (Lu et al. 2019). D'autre

part, la capacité à produire, des enzymes tel que l'ACC désaminase, la cellulase, la protéase, la pectinase et la lipase chez les bactéries étudiées augmenterait la croissance des paramètres, par l'hydrolyse des différents polymères existants dans le sol. Et donc, augmenter l'acquisition des nutriments par les plantes (Liu et Wang 2018 ; Zhou et al. 2018 ; Zhu et al. 2012).

VII. Antagonisme bactérien et sélection des consortiums bactériens

Ce test de la biocompatibilité (tableau 13) a permis d'établir trois consortiums bactériens : (BC1, BC2 et BC3) dont leurs compositions sont présentées dans le tableau 14. Le consortium BC1 a été composé des isolats BS18, BS32, BS50, BS84, BS105 et BS106. Le consortium BC2 a été composé des isolats BS11, BS16, BS23, BS26, BS85 et BS114. Tandis que le consortium BC3 a été composé des isolats BS35, BS55, BS70 et BS110.

L'antagonisme bactérien est un critère essentiel dans la sélection des consortiums bactériens. Il s'agit de rassembler les isolats biocompatibles dans le même consortium. Ainsi, les consortiums doivent être constitués de bactéries ne présentant pas un effet inhibiteur les unes vis-à-vis les autres. En fait, l'utilisation des consortiums bactériens pour la promotion des plantes a commencé à avoir une grande importance par rapport à l'utilisation des isolats individuels. L'association de deux bactéries BSP/PGPR ou plus permet une meilleure amélioration de la croissance des plantes que d'une seule bactérie (Gómez-Godínez et al., 2019). L'inoculation avec une seule souche présente les inconvénients de ne pouvoir remplir qu'une seule fonction ou de fonction limitées, et d'avoir un faible capacité d'adaptation à l'environnement complexe (Akhtar et al. 2013). Par contre, le consortium bactérien peut compenser ces inconvénients dans certaines mesures. L'utilisation du consortium bactérien, avec plusieurs isolats bactériens, permet de présenter une multitude de fonctions et de trait favorisant la croissance des plantes, tout en assurant une synergie positive entre les isolats composants du consortium. Récemment, Gómez-Godínez et al. (2019) confirment que le consortium de PGPR avait un effet bénéfique plus important sur les plants de maïs par rapport à l'inoculation avec des bactéries individuelles.

Tableau 13 : Antagonisme bactériens des isolats BSP sélectionnés.

Isolats cibles	Isolats testés																						
		BS2	BS11	BS16	BS18	BS23	BS26	BS32	BS35	BS40	BS50	BS55	BS68	BS70	BS80	BS84	BS85	BS96	BS102	BS105	BS106	BS110	BS114
	BS2		-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
	BS11	-		-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-		-	+	-	-	-
	BS16	-	-		-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
	BS18	+	-	-		-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	BS23	+	-	-	-		-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-
	BS26	-	-	-	-	-		-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	BS32	-	+	-	-	-	-		-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
	BS35	+	-	+	+	-	-	-		-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-
	BS40	-	+	-	-	-	-	-	-		-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
	BS50	-	-	-	-	+	-	-	+	-		-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
	BS55	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-		-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
	BS68	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-		+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
	BS70	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+		-	-	-	+	-	-	-	-	+
	BS80	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-		+	-	-	-	-	-	-	-
	BS84	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+		+	-	-	-	-	-	+
	BS85	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+		-	+	-	-	+	-
	BS96	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-		-	-	-	-	-
	BS102	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-		-	-	+	-
	BS105	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	+	+
	BS106	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-
	BS110	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-		-
	BS114	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	

(+) : Présence d'inhibition ; (-) : Absence d'inhibition.

VIII. Identification des bactéries performantes

Les bactéries composantes de chaque consortium bactérien établi ont été identifiées par approche moléculaire. Les résultats de l'identification, avec les pourcentages de similitude, sont présentés dans le tableau 14 selon les différents consortiums bactériens étudiés.

Les isolats du consortium BC1 (BS18, BS32, BS50, BS84, BS105 et BS106) ont été identifiés comme *Staphylococcus sciuri strain* ISB2, *Enterococcus pernyi strain* UASB_L4, *Alcaligenes sp.* CIFE_HT30, *Myroides odoratus strain* HAMBI 1923, *Alcaligenes faecalis strain* B16 et *Alcaligenes sp*. HT18-MRL, avec les pourcentages de similitudes 97 %, 97 %, 98 %, 98 %, 100 % et 99 %, respectivement. Tandis que les isolats du consortium BC2 (BS11, BS16, BS23, BS26, BS85 et BS114) ont été identifiés comme *Comamonas sp.* 3-17(2010), *Rhizobium Melilotistrain* H1, *Rhizobium sp. strain*, *Acinetobacter baumannii strain* 32j, *Flavobacterium sp. Strain* Brt-N et *Serratia marcescens strain* tA7, avec les

pourcentages de similitude 97 %, 98 %, 98 %, 97 %, 97 % et 98 %, respectivement. Ainsi, les isolats du consortium BC3 (BS35, BS55, BS70 et BS110) ont été identifiés comme *Pseudomonas sp. strain* DN 13-01, *Sphingobacterium suaedae strain* T47, *Bacillus pimilus strain* X22 et *Bacillus cereus strain* 263AG5', avec les pourcentage de similitudes 99 %, 99 %, 100 % et 99 %, respectivement (tableau 14).

Tableau 14 : Identification moléculaire des isolats bactériens sélectionnés selon les trois meilleurs consortiums établis.

Consortium bactérien	**Code d'isolats**	**Souche bactérienne**	**Pourcentage de similitude**
Consortium bactérien 1 (BC1)	BS18	*Staphylococcus*	97 %
	BS32	*Enterococcus*	97 %
	BS50	*Alcaligenes* sp.	98 %
	BS84	*Myroides odoratus*	98 %
	BS105	*Alcaligenes faecalis*	100 %
	BS106	*Alcaligenes* sp.	99 %
Consortium bactérien 2 (BC2)	BS11	*Comamonas*	97 %
	BS16	*Rhizobium Melilotistrain*	98 %
	BS23	*Rhizobium* sp.	98 %
	BS26	*Acinetobacter*	97 %
	BS85	*Flavobacterium*	97 %
	BS114	*Serratia marcescens*	98 %
Consortium bactérien 3 (BC3)	BS35	*Pseudomonas sp. strain DN 13-01*	99 %
	BS55	*Sphingobacterium suaedae strain T47*	99 %
	BS70	*Bacillus pimilus strain X22*	100 %
	BS110	*Bacillus cereus strain 263AG5'*	99 %

Les bactéries solubilisatrices de phosphate est un groupe de bactérie ubiquitaire. Plusieurs genres bactériens comme Pseudomonas, Bacillus, Azotobacter, Acinetobacter, Serratia et Rhizobium sont connus pour leur capacité de solubilisation de phosphate (Jones et Oburger,

2011). Par ailleurs, les genres Pseudomonas et Bacillus sont les plus cités dans la littérature (Motssim billah et al, 2019 ; Prassard et al., 2019 ; Behera et al., 2014).

IX. Solubilisation de la boue de lavage de phosphate BLP en condition de microcosme.

Dans ce test, nous avons étudié la capacité des trois consortiums élaborés à solubiliser la boue de lavage de phosphate en condition de microcosme. Il s'est avéré que les trois consortiums bactériens étudiés ont été capable de mobiliser le phosphate à partir de la BLP en condition de microcosme, notamment le consortium BC3 qui a augmenté le P d'Olsen (phosphate soluble) beaucoup plus que les deux autres consortiums ($p < 0.05$). Ceci a été remarqué aussi pour la BLP non lavée que pour la BLP lavée. Pour la boue de lavage de phosphate non lavée, le p d'Olsen était de 47.8 ppm. Tandis que pour la boue de lavage de phosphate lavée, dont la fraction soluble a été éliminée par lavage, le p d'Olsen était de 5.85 ppm. Au bout de 30 jours d'incubation, les consortiums BC1, BC2 et BC3 bactériens ont augmenté le p d'Olsen à 71.33, 70.54 et 79.5 ppm, pour le cas de la BLP non lavée, respectivement. Tandis que pour la BLP lavée, le p d'Olsen a été augmenté à 53.2, 49.3 et 61.9 ppm, respectivement. L'augmentation du p d'Olsen (phosphate soluble) a été accompagnée par un abaissement de pH. Ainsi, une corrélation négative significative a été enregistrée ($r=-0.54$, p-value= 0.031 pour la BLP non lavée ; $r=-0.61$, p-value=0.027 pour la BLP lavée). Ceci confirme que la diminution du pH est impliquée fortement dans la solubilisation du phosphate.

La capacité des BSP à solubiliser le P inorganique est connue depuis longtemps (Nautiyal, 1999). Plusieurs études ont rapporté que les BSP sont capables de mobiliser le P soluble de plusieurs formes de phosphate minéral (Arcand et Schneider, 2006 ; Kucey et al., 1989). Certaines études ont également été menées sur la dissolution microbienne des phosphates naturels (Jones et Oburger, 2011 ; Vassilev et Vassileva, 2003 ; Welch et al., 2002). Cependant l'utilisation des BSP pour solubiliser la boue de lavage de phosphate n'été jamais rapporté.

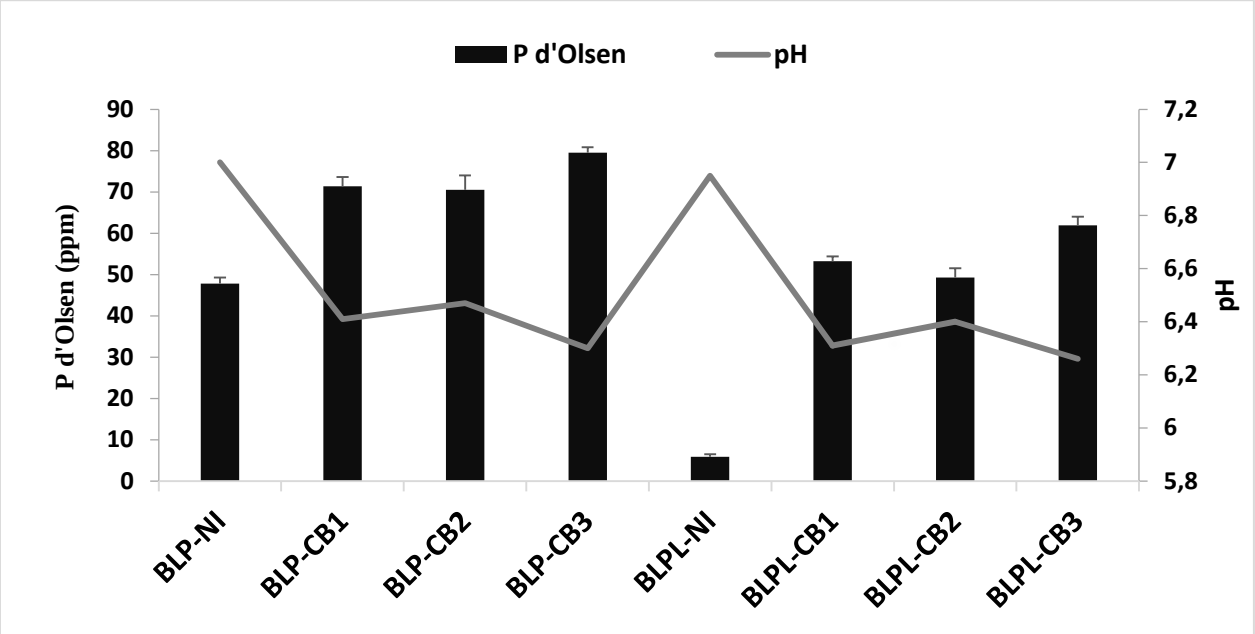

Figure 13 : Effet des consortiums bactériens sur la solubilisation de la BLP en condition de microcosme. **BLP-NI :** BLP non inoculée **; BLP-CB1 :** BLP inoculée avec le consortium bactérien 1 **; BLP-CB2 :** BLP inoculée avec le consortium bactérien 2 **; BLP-CB3 :** BLP inoculée avec le consortium bactérien 3 **; BLPL-NI : ; BLPL-CB1 :** BLP lavée et inoculée avec le consortium bactérien 1 **; BLPL-CB2 :** BLP lavée et inoculée avec le consortium bactérien 2 **; BLPL-CB3 :** BLP lavée et inoculée avec le consortium bactérien 3.

X. Test agronomique : Etude de l'effet de l'amendement de la boue de lavage de phosphate BLP et du phosphocompost PC enrichies avec les consortiums bactériens sur la croissance des plantes étudiées

1. Effet de la BLP et de l'inoculation par les consortiums bactériens sur la croissance des plantes

Dans ce test nous avons visé l'utilisation de la BLP en tant qu'amendement direct aux plantes, aussi seule que combinée avec l'inoculation par les consortiums bactériens étudiés.

Les résultats de ce test ont montré que l'amendement de la boue de lavage de phosphate a augmenté la croissance des trois plantes étudiées. Son application à 20% a donné les meilleurs rendements pour le haricot et la tomate, tandis que pour le maïs, la proportion optimale était de 40%. L'amélioration de la croissance en termes de taille des plantes, du poids aérien fraiche et sec, du poids racinaire et du nombre de feuilles a été significative ($p < 0.05$) (Figure 14, 15et 16).

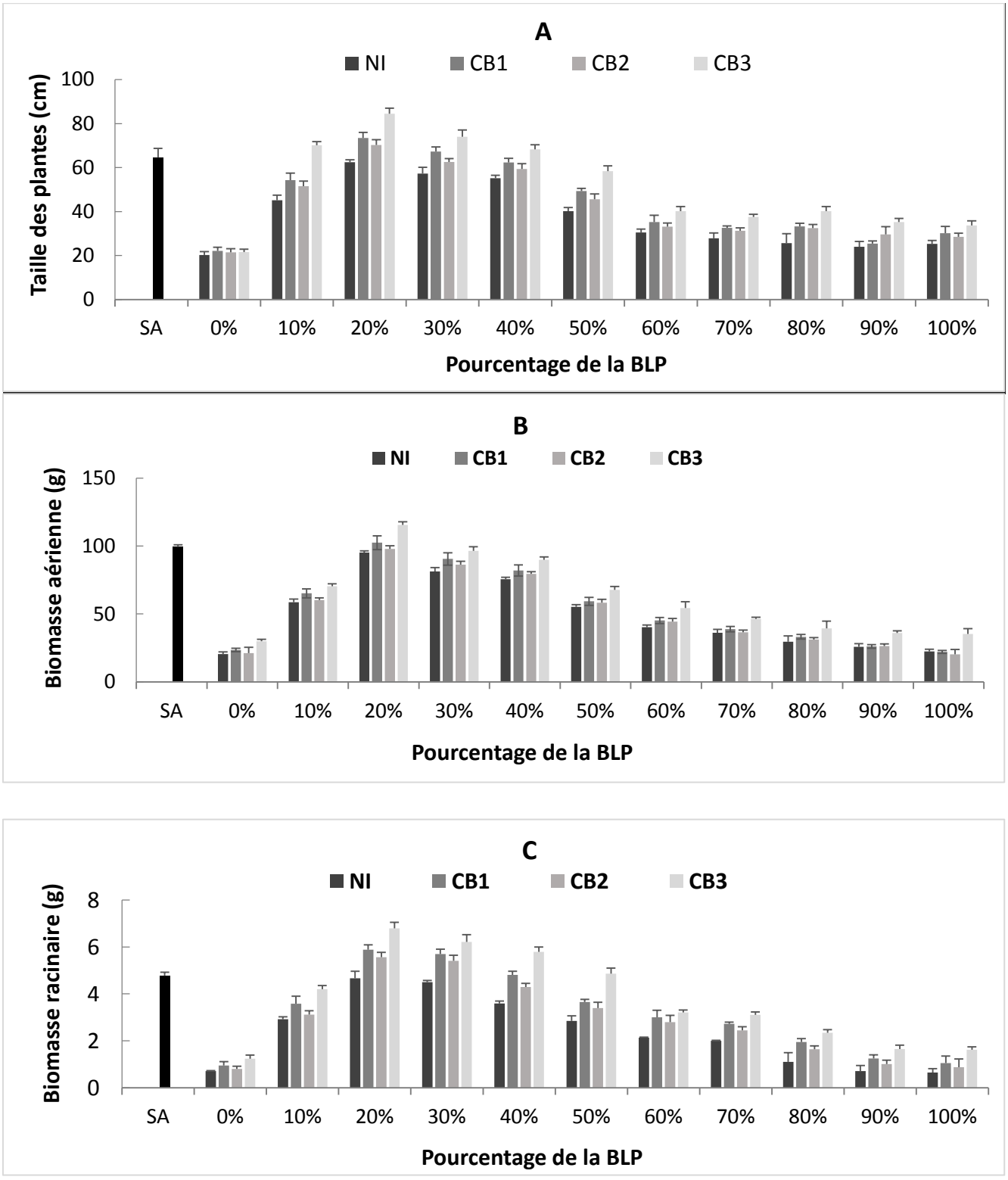

Figure 14 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance de l'haricot, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80,90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et de la biomasse racinaire (C). **CB :** consortium bactérien **; NI :** non inoculé **; SA :** sol agricole.

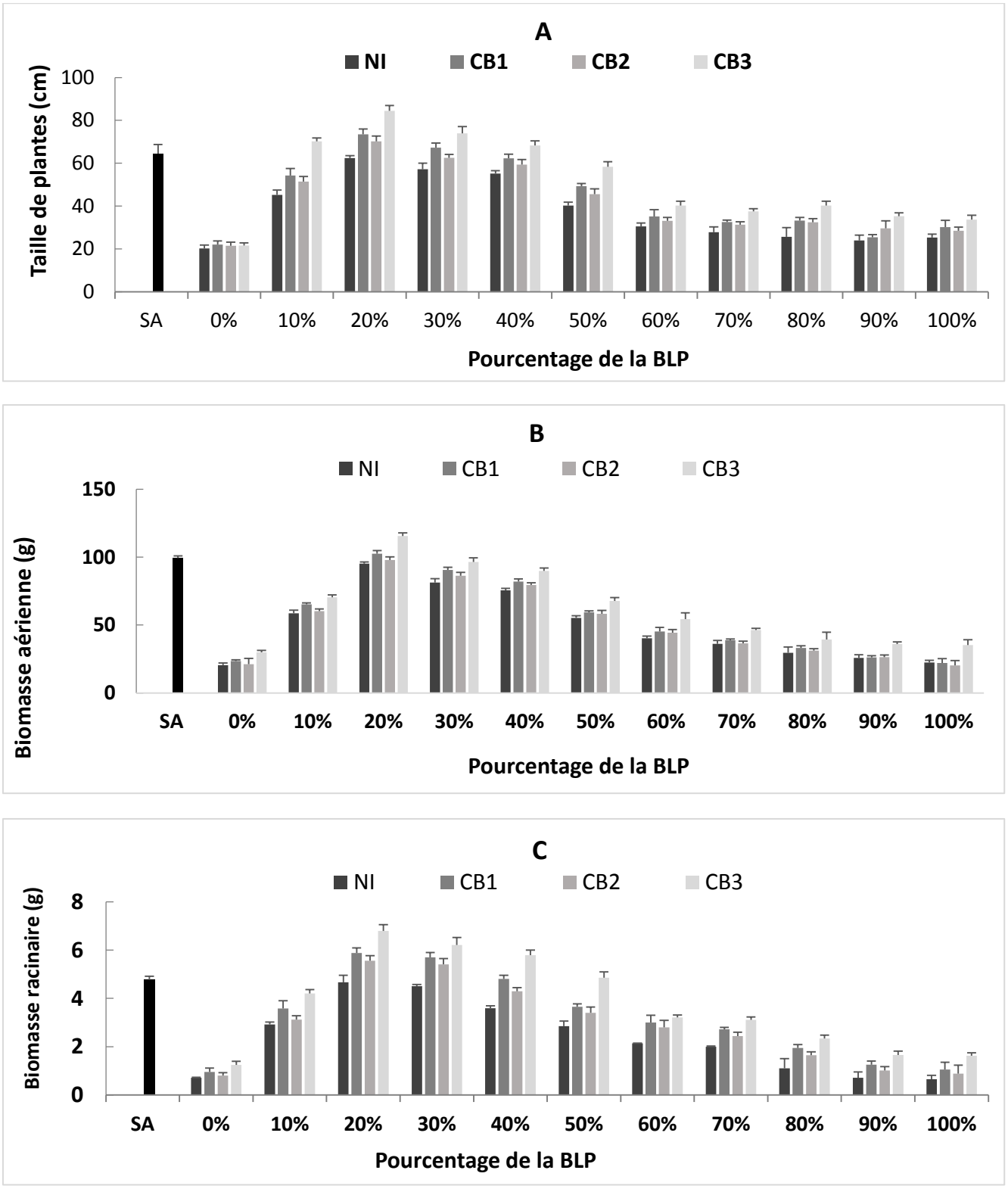

Figure 15 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance du maïs, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80,90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et de la biomasse racinaire (C). **CB** : consortium bactérien ; **NI** : non inoculé ; **SA** : sol agricole.

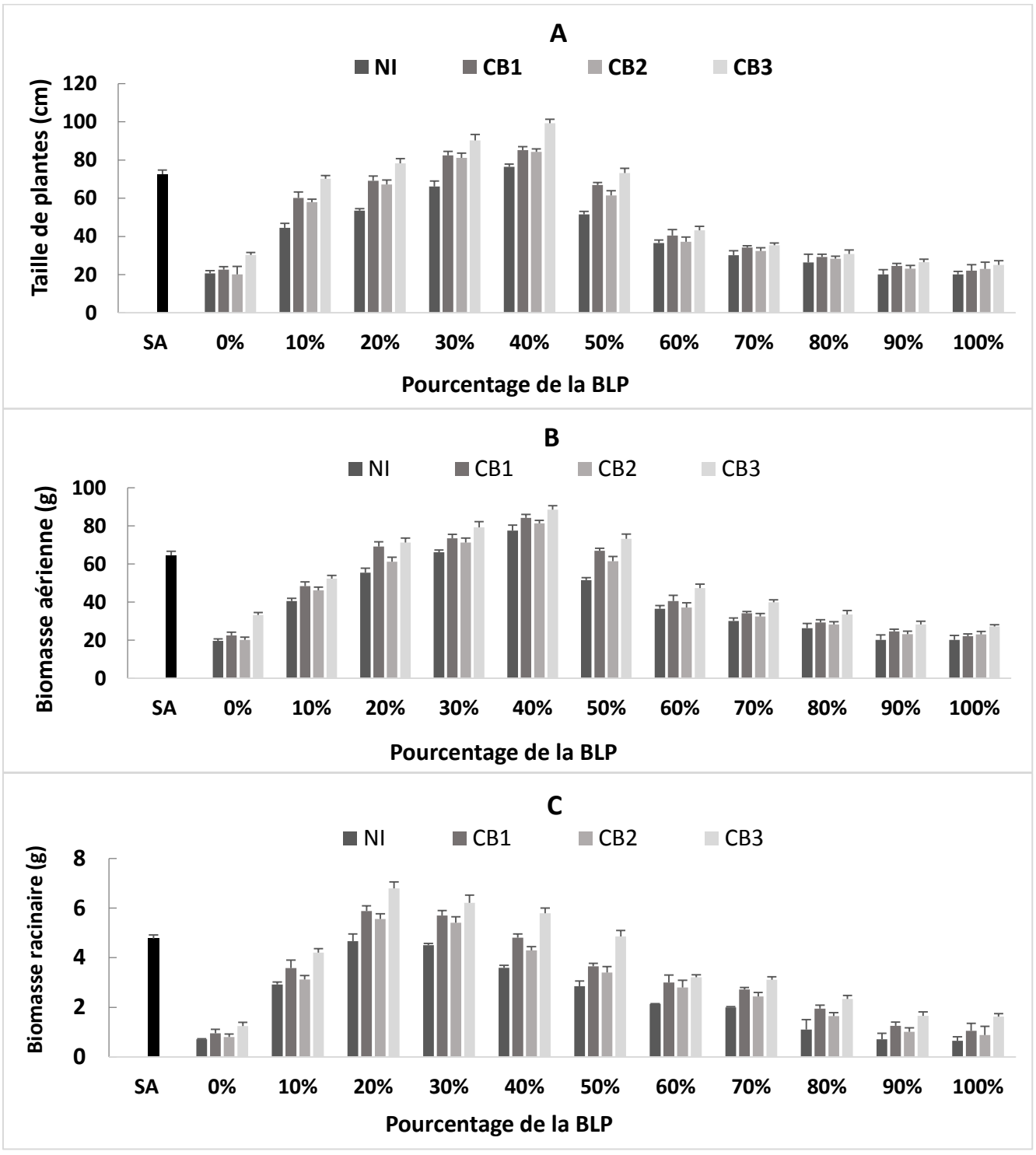

Figure 16 : Effet des consortiums bactériens BC1, BC2 et BC3 sur la croissance de la tomate, cultivé dans la boue de phosphate à différents pourcentages (0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80,90 et 100%), en termes de la taille des plantes (A), de la biomasse aérienne fraiche (B) et de la biomasse racinaire (C). **CB** : consortium bactérien ; **NI** : non inoculé ; **SA** : sol agricole.

Par ailleurs, l'inoculation des plantes par les consortiums bactériens a amélioré davantage la croissance des plantes, quelques soit la proportion de la boue de lavage de phosphate utilisée. Les combinaisons ayant donné les meilleurs rendements ont été BLP à 20 % plus BC3 pour le haricot et la tomate et BLP à 40 % à 40% plus CB3 pour le maïs.

2. Effet du phosphocompost et de l'inoculation par le consortium bactérien sur la croissance des plantes

2. 1. Effet du phosphocompost

L'application de phosphocompost comme engrais sur un sol pauvre en phosphate a considérablement augmenté la croissance des trois modèles de plantes étudiés, par rapport à un sol pauvre non amendé ($p<0.05$). L'application de phosphocompost, a permis d'augmenter la croissance des haricots de 194%, 283%, 388%, 318%, 380% et 304%, respectivement en termes de hauteur de la plante, de nombre de feuilles, de nombre de fruits, de biomasse des pousses, de biomasse des racines et de biomasse des pousses sèches. Le phosphocompost a augmenté la croissance du maïs de 208 %, 216 %, 250 %, 235 %, 376 % et 388 %, et des plantes de tomate de 179 %, 208 %, 233 %, 364 %, 301 % et 351 %, ce qui est similaire aux effets des engrais NPK classiques (Tableau 15).

L'application directe des boues phosphatées à 5 % a également permis d'augmenter la croissance des plantes par rapport à un sol pauvre ($p < 0.05$), mais elle a été moins efficace que l'application du phosphocompost. La boue de lavage de phosphate a augmenté la croissance des plantes de haricots de 126 %, 124 %, 145 %, 128 %, 123 % et 124 %, celle du maïs de 125 %, 122 %, 118 %, 148 %, 116 % et 145 %, et celle des tomates de 132 %, 148 %, 348 %, 150 %, 118 % et 154 %, respectivement en termes de hauteur des plantes, du nombre de feuilles, du nombre de fruits, de la biomasse aérienne fraiche et sèches et de la biomasse des racines (Tableau 15).

L'utilisation des engrais biologiques sont entrains de gagner leur place dans le domaine de l'agriculture moderne (Mehdi 2010). En fait, Les fumiers et composts organiques sont une bonne source de P disponible pour les plantes (Nathan et Rhonda 2007).

Il existe de nombreuses fumures organiques comme le fumier de ferme (FYM), les résidus végétaux, le fumier de volaille, les déchets organiques (boues d'épuration, boues d'épuration, déchets biogènes, déchets de fruits et légumes, déchets de papier, etc.) qui sont ajoutés au sol pour fournir des nutriments nutritifs aux plantes. La dégradation des sols peut être améliorée par l'ajout de matière organique par le biais de fumures organiques (Zayed et Motaal 2005).

Ainsi, plusieurs études rapportent l'augmentation de la disponibilité du phosphate et d'autres nutriments suite à l'application des composts organiques (Gichangi et al. 2006 ; Schefe et al. 2008 ; Takeda et al. 2009).

Ahmad et al. (2007) ont rapporté que le recyclage des déchets organiques dans le compostage peut être utile pour une meilleure production agricole, pour plusieurs raisons. Le compost est un produit très facile à manipuler, qui ne nécessite pas une industrie complexe, et qui n'a pas de mauvaise odeur (Cooperband, 2002). Ainsi, Les composts ont une haute disponibilité des nutriments qui apporte suffisamment de matière organique dans le sol avec la libération lente de nutriments essentiels comme l'azote et le P aux plantes (Sullivan, 2002). P aux plantes (Sullivan et al. 2002). Dans des conditions optimales, les bactéries, les champignons, les actinomycètes et les protozoaires du sol colonisent la matière organique et initient le processus de compostage. De plus, Les matières organiques compostées ne sont pas seulement une source de macro et micro nutriments, mais elles améliorent également les caractéristiques du sol comme l'aération, la capacité de rétention de l'eau, la densité apparente, l'agrégation, etc (Jilani et al. 2007).

L'idée d'enrichir les composts avec une source de phosphate a été rapporté dans plusieurs études. La source de phosphate souvent utilisée est la roche de phosphate. Cependant la boue de lavage de phosphate n'a pas été rapporté jusqu'à maintenant. La disponibilité du phosphate des composts peut être augmentée avec l'ajout de différents amendements comme le phosphate naturel (Ahmad et al., 2009). De nombreux scientifiques ont signalé une augmentation de la disponibilité du P suite à des amendements de phosphate naturel. Au cours du processus de décomposition des matières organiques, les activités microbiennes sont accélérées, ce qui a pour effet de solubiliser le phosphate lié à la matière organique et du phosphate naturel ajouté (Gaind et al. 2014).

Il a été rapporté par Meena et Biswas (2014) que le compost enrichi (5 t ha1) en combinaison avec 50% d'engrais inorganiques a montré une augmentation du P solide, du P de fer (Fe), du P d'aluminium (Al), du Ca-P, du P occlus, du K soluble dans l'eau, K échangeable et K non échangeable par rapport aux parcelles non fertilisées dans un champ de blé et de soja. Zayed et Motaal (2005) ont enregistré une plus grande absorption de P par les plants de niébé avec l'application de compost enrichi avec la roche phosphatée, par rapport à la dose recommandée d'engrais superphosphaté. Alam et al. (2005) ont rapporté que la combinaison de déchets de volaille filtrés (PW) et de phosphate di-calcique (DCP) comme (DCP) est la meilleure combinaison pour améliorer l'efficacité de l'utilisation du P et le rendement du blé sous serre.

Tableau 15 : Effet du phosphocompost, enrichi avec le consortium bactérien CB3, sur la croissance de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays et Solanum Lycopersicum*, en termes de la hauteur de plantes (cm), le nombre de feuilles, le nombre de fruits, la biomasse aérienne fraiche (g) et sèche (g) et la biomasse racinaire (g).

Plantes	Traitements	Paramètres de croissance des plantes					
		Taille de plante (cm)	**Nombres de feuilles**	**Nombre de fruits**	**Biomasse aérienne fraiche (g)**	**Biomasse racinaire (g)**	**Biomasse aérienne sèche (g)**
Phaseolus Vulgaris	**C1**	40± 1.1f	8.83±0.85e	0	23.3±4.25e	0.75±0.1e	2.4±0.54d
	C2	76.5±0.6c	24.89±1.1b	4±0.3c	73.5±5.5b	2.7±0.12b	7.07±0.66b
	C3	77.96±1.1b	25.05±1.25b	3.88±0.54c	74.12±4.25b	2.85±0.21b	7.3±0.24b
	C4	61.58±3.21e	20.25±0.9d	2.67±0.25d	57.5±2.95d	2.32±0.11dc	5.91±1.25c
	T1	90.9±2.58a	28.7±1.25a	6.33±0.45a	82.02±3.51a	3.05±0.08a	8.3±1.2a
	T2	75.1±0.7d	22.5±0.5c	4.21±1.32b	66.5±2.5c	2.51±0.14c	6.7±0.25c
Zea Mays	**C1**	42.67±2.5f	7.57±1.1e	0	25.45±6.2e	1.05±0.14d	2.32±1.2f
	C2	85.83±1.85c	16±0.9b	2.5±0.15b	89.24±2.32b	3.75±0.5bc	7.99±0.25c
	C3	88.57±1.25b	16.71±1.04b	2.5±0.1b	92.5±5.25b	3.95±0.33b	9±0.65b
	C4	71.07±3.12e	13.67±0.8d	2.11±0.25dc	62.45±2.8d	3.41±0.1c	6.21±0.5^{e}
	T1	109.67±3.54a	19.67±0.5a	4±00a	105.24±3.25a	4.58±0.25a	10.6±0.5a
	T2	81.47± 2.12d	14.67±0.23c	2.25±0.2c	72.25±4.25c	3.65±0.13bc	7.3±0.45d
Solanum Lycopersicum	**C1**	38.14±2.5e	8.33±0.21e	0	33.12±6.32e	2.03±0.2f	3.5±0.2f
	C2	70.57±0.58b	17.67±0.25b	1± 00c	118.25±5.24b	6.85±0.24b	10.1±0.5c
	C3	68.38±1.5c	17.33±0.58b	2.33±0.05b	120.5±3.5b	6.12±0.23c	12.3±0.4b
	C4	51.67±2.4e	11.67±0.12d	0.67±0.05	80.15±3.25dc	5.18±0.35e	7.98±1.1^{e}
	T1	79.43±2.32a	20.67± 0.84a	3.33±0.1a	140.54± 5.3a	8.12±0.85a	14.5±1.2a
	T2	58.95±2.1d	13.33±1.4c	2±0.5d	88.29± 8.5c	6.05±1cd	9±0.9d

Les valeurs avec des lettres différentes, dans la même colonne, sont significativement différentes (niveau de signification α=0,05). **C1 :** contrôle 1 **:** sol déficient **(DS) ; C2 :** Contrôle 2 **:** Sol déficient + NPK **(DS+NPK) ; C3 :** Contrôle 3 **:** Sol déficient + Phosphocompost **(DS+PC) ; C4 :** Contrôle 4 **:** Sol déficient + Boue de phosphate **(DS+PS) ; T1 :** Traitement 1 **:** Sol déficient + Phosphocompost + BC **(DS+PC+BC) ; T2 :** Traitement 2 **:** Sol déficient + Boues de phosphate + BC **(DS+PS+BC).**

2. 5. **Effets du consortium bactérien**

L'inoculation par le consortium bactérien a considérablement augmenté les paramètres de croissance des plantes, lorsqu'elle est combinée soit avec le phosphocompost (DS+PC+BC) soit avec les boues de phosphate (DS+PS+BC), par rapport aux autres amendements non inoculées (DS+PC) et (DS+PS). Toutefois, l'application de phosphocompost enrichi avec le consortium bactérien (DS+PC+BC) a été le meilleur traitement, entraînant les meilleurs rendements de croissance, en augmentant significativement ($p<0.05$) les paramètres de croissance par rapport au sol pauvre (DS) non amendé, de 227 %, 268 %, 633 %, 352 %, 406 % et 345 % pour les haricots, de 275 %, 253 %, 400 %, 414 %, 436 % et 456 % pour le maïs, et de 208 %, 248 %, 333 %, 424 %, 400 % et 414 % pour les tomates, en termes, respectivement de hauteur, de nombre de feuilles, de nombre de fruits, de biomasse des pousses, de biomasse des racines et de biomasse des pousses sèches (Tableau 15).

2. 6. **P disponibles dans le sol et absorption de P par les plantes**

Les valeurs de P disponibles dans le sol variaient de 2,5 à 74,36 mg/kg. Les valeurs les plus élevées ont été enregistrées pour les traitements inoculés avec le consortium bactérien, en particulier le traitement DS+PC+BC, tandis que les valeurs les plus faibles ont été signalées pour le contrôle, sol pauvre seulement (DS) (Figure 11, 12). De même, les valeurs les plus élevées pour l'absorption de P et les phosphatases acides et alcalines du sol ont également été enregistrées pour le traitement DS+PC+BC, tandis que les valeurs les plus faibles de ces paramètres ont été enregistrées dans le contrôle, sol pauvre (Figure 13). Nous avons également remarqué que les valeurs de pH des sols traités avec le consortium inoculé ont diminué, en particulier pour le traitement DS+PC+BC, quelle que soit la plante étudiée.

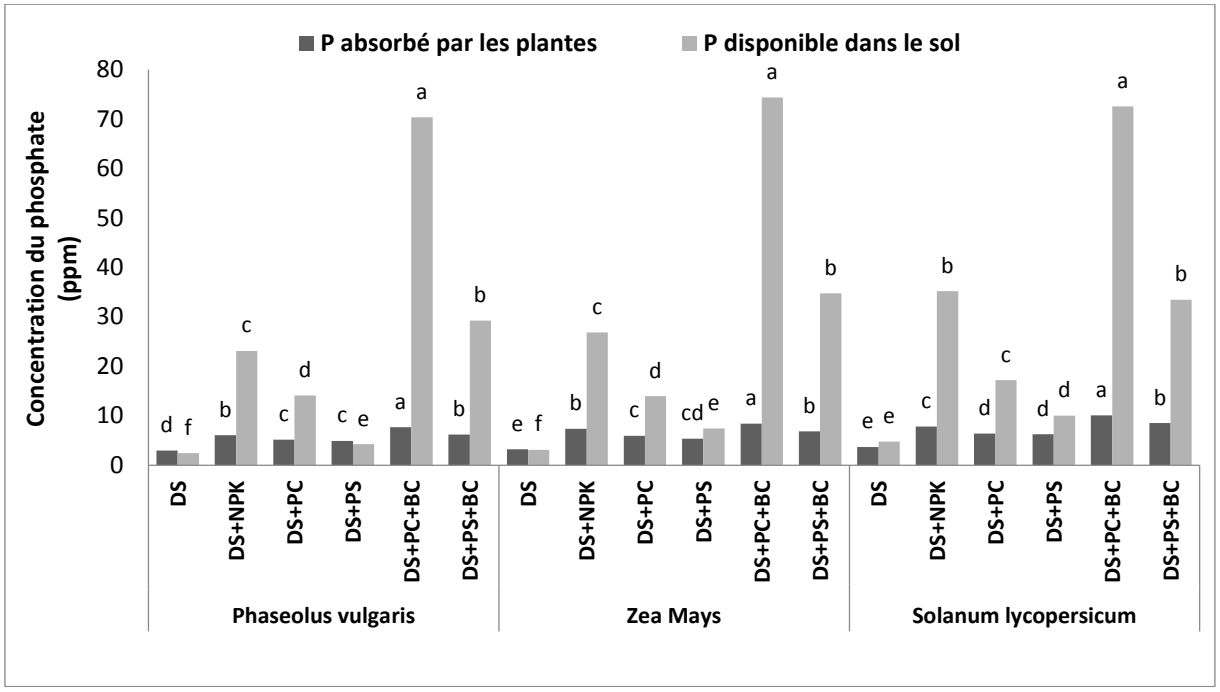

Figure 17 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur la teneur en P dans les parties aériennes des plantes et la teneur en P disponible dans le sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays et Solanum Lycopersicum*, en comparaison avec les témoins étudiés.

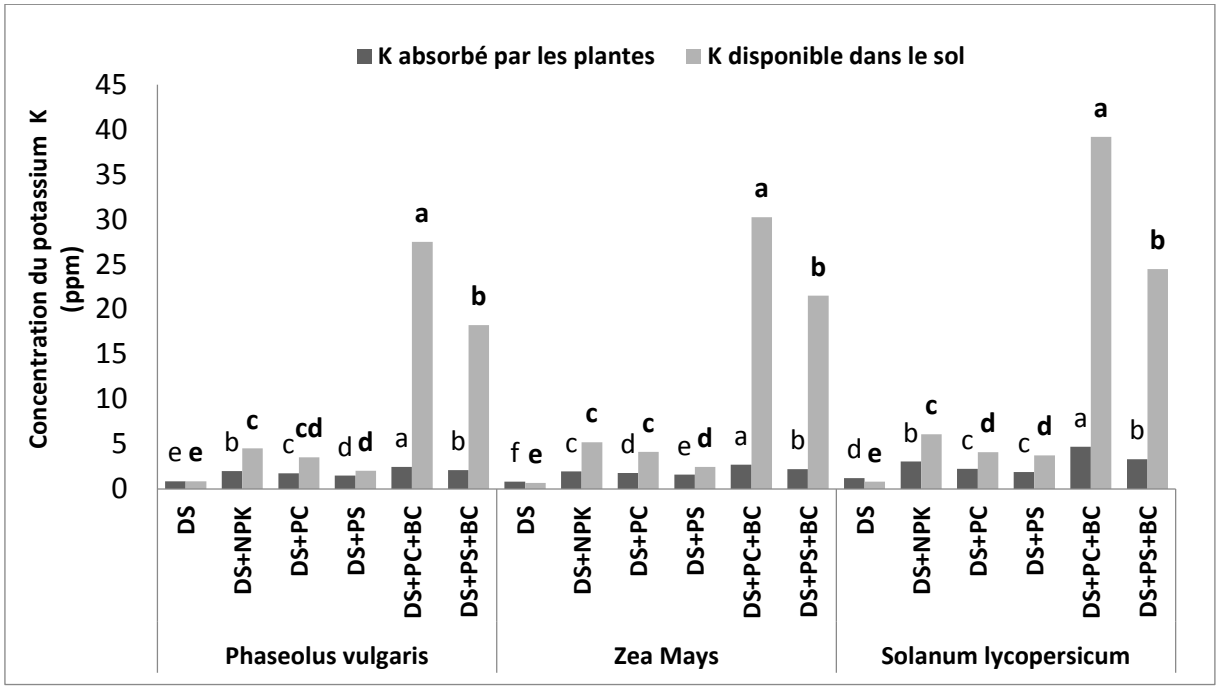

Figure 18 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur la teneur en potassium K dans les parties aériennes des plantes et la teneur en potassium disponible dans le sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays et Solanum Lycopersicum*, en comparaison avec les témoins étudiés.

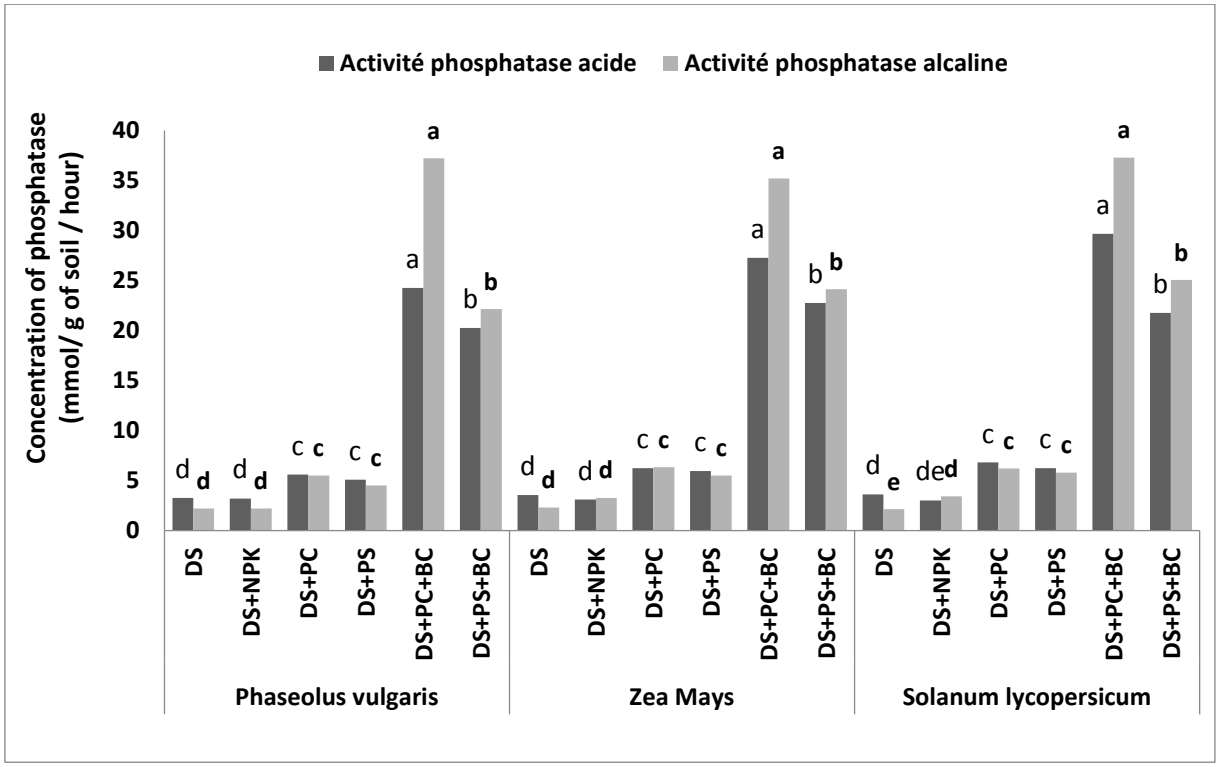

Figure 19 : Effet du consortium bactérien BC3 étudié sur les activités phosphatases acides et alcalines du sol de *Phaseolus Vulgaris, Zea Mays* et de *Solanum Lycopersicum*, en comparaison avec les témoins étudiés.

Les biofertilisants contenant des micro-organismes bénéfiques sont capables d'améliorer la croissance des plantes en augmentant la disponibilité des éléments nutritifs des plantes et en améliorant la productivité du sol (Orhan et al. 2006). Saharan et Nehra (2011) ont rapporté que les inoculants PGPR favorisent la croissance des plantes par au moins un des mécanismes suivants un mécanisme : l'amélioration de l'acquisition des nutriments (Biofertilisants), la suppression des maladies des plantes (Bioprotectants), ou la production de phytohormones (Biostimulants). L'application de biofertilisants est devenue une pratique de production indispensable pour améliorer l'acquisition des nutriments (Anjum et al. 2007 ; Zahir et al. 2004 ; Zaidi et Mohammad, 2006).

Mustafa et al. (2006) ont rapporté une augmentation de la croissance et du rendement de l'orge après l'inoculation des semences par des PGPR (*Bacillus licheniformis, Paenibacillus polymyx, Pseudomonas putida, et Bacillus sp.*).

Tableau 16 : Teneur en micronutriments (Fe, Ca, Na, Al et Mg) des échantillons de plantes de différents traitements étudiés ($mg.L^{-1}$). Sol déficient (DS), Sol déficient + NPK (DS+NPK), Sol déficient + Phosphocompost (DS+PC), Sol déficient + Boue de phosphate (DS+PS), Sol déficient + Phosphocompost + BC (DS+PC+BC), Sol déficient + Boues de phosphate + BC (DS+PS+BC).

Plante	Elément	Traitements					
		DS	DS+NPK	DS+PS	DS+PC	DS+PS+BSP	DS+PC+BSP
Phaseolus Vulgaris	Fe	0.77±0.1d	0.87±0.08d	14.32±0.11c	65.25±1.4b	31.02±0.9c	77.32±2.14a
	Ca	0.41±0.05e	0.48±0.1e	2.32±1.1d	10.35±1.2c	6.35±1.25b	17.65±1.05a
	Na	0.75±0.02d	1.25±0.3c	1.95±0.66c	3.25±1.5b	4.32±0.5b	7.5±0.5a
	Al	0.02±0.001f	0.045±0.009e	0.1±0.015d	0.69±0.1b	0.25±0.05c	1.12±0.2a
	Mg	0.1±0.01f	0.14±0.01e	0.12±0.01d	0.45±0.05b	0.21±0.01c	0.47±0.07a
Zea Mays	Fe	0.64±0.1e	0.57±0.1e	11.21±0.9d	35.25±2.4b	19.02±1.4c	61.32±4.5a
	Ca	0.38±0.08d	0.27±0.075d	1.92±0.2c	8.15±0.74b	7.35±1.21b	13.65±1.4a
	Na	0.66±0.15e	1.15±0.45d	2.12±0.053c	4.11±0.65b	3.53±0.75b	6.15±0.5a
	Al	0.04±0.005e	0.045±0.01e	0.1±0.02d	0.69±0.1b	0.25±0.04c	1.12±0.11a
	Mg	0.115±0.04c	0.18±0.05c	0.32±0.04b	0.55±0.2a	0.188±0.03c	0.57±0.1a
Solanum Lycopersicum	Fe	0.35±0.05e	0.37±0.1e	12.85±1.5d	47.75±3.12b	24.45±2.5c	65.32±2.65a
	Ca	0.31±0.1e	0.41±0.07e	2.92±0.45d	10.3±0.85b	8.35±0.3c	23.65±2.4a
	Na	0.51±0.2f	2.00±0.5d	1.12±0.25e	5.21±0.54b	4.12±0.1c	10.52±1.25a
	Al	0.034±0.01e	0.05±0.02e	0.12±0.03d	0.48±0.055b	0.27±0.02c	2.12±0.06a
	Mg	0.158±0.08d	0.28±0.1d	0.29±0.04c	0.74±0.1a	0.23±0.1b	0.87±0.1a

Au cours de ces dernières années, différentes souches de PGPR ont été testées sur différentes cultures et dans différentes conditions. Les PGPR appliquées appartenant à différents genres étaient capables d'augmenter la solubilisation du phosphate et la croissance de différentes cultures. Dans deux études de terrain différentes sur le blé, il a été observé que les applications des bactéries BSP (Pseudomonas sp et Bacillus sp) ont augmenté l'accumulation de nutriments, le poids sec et le rendement (Afzal et al. 2005 ; Chen et al. 2006). De même, la bio-inoculation de *Bacillus megaterium* solubilisant le P et *Planococcus rifietoensis* a augmenté la productivité du blé à la fois en pots et en champ (Erman et al. 2010 ; Rajput et al. 2013).

Des espèces de PGPR incluant *Serratia marcescens, Pseudomonas putida, Azotobacter coroocoocum, Azospirillum brasilens* et *Bacillus lentus* ont augmenté la croissance du maïs *(Zea Mais)* sous serre ainsi que dans des expériences au champ (Gholami et al. 2009 ; Hameeda et al. 2008 ; Leggett et al. 2015 ; Pandey et al. 2006 ; Yazdani et al. 2009).

XI. Principales caractéristiques du consortium bactérien sélectionné en termes de solubilisations des phosphates et des traits PGPR

Les isolats BSP du consortium BC (BS35, BS55, BS70 et BS110) ont été identifiés comme *Pseudomonas sp. strain* DN 13-01, *Sphingobacterium suaedae strain* T47, *Bacillus pimilus strain* X22 et *Bacillus cereus strain* 263AG5', avec les pourcentage de similitudes 99 %, 99 %, 100 % et 99 %, respectivement. Les bactéries du genre Pseudomonas et Bacillus sont très connues de leur pouvoir de solubilisation de phosphate ainsi que leur effet promoteur de la croissance des plantes. Ces deux genres sont rapportés dans plusieurs études comme des bioinoculants pour améliorer le rendement agricole (Kumaravel et al., 2018 ; Kumari et al., 2016 ; Indiragandhi et al., 2008). D'autre part, le genre Sphingobacterium notamment, l'espèce *Sphingobacterium suaedae strain* T47 n'a jamais été rapporté dans de telles études.

Tableau 17 : Caractéristiques des isolats du consortium sélectionné en matière de solubilisation de la boue de lavage de phosphate (BLP) et de la roche phosphatée (RP).

Isolats	**Indice de solubilisation**			**Concentration du P solubilisé (mg. L^{-1})**		
	$Ca_3(PO)_2$	**BLP**	**RP**	**$Ca_3(PO)_2$**	**BLP**	**RP**
BS35	3.04 ±0.06d	1.75±0.09d	1.3±0.1d	105.5±0.28d	75.2±2.1d	61.54±1d
BS55	3.99±0.05a	2.43±0.1a	2.11±0.2a	124.4±0.3a	110.1±1.1a	99.1±1.5a
BS70	3.71±0.07b	2.22±0.7b	2±0.1b	118.32±0.5b	87.4±1.4b	64±1.3b
BS110	3.31±0.03c	2.02±0.03c	1.81±0.1c	104.4±0.71c	80.1±2c	67.8±2.1c

BLP : boues de lavage de phosphate, **RP :** Roche phosphatée

Tableau 18 : Indice de solubilisation de différentes formes de phosphates des isolats du consortium bactérien sélectionné.

Isolats bactériens	Indice de solubilisation de phosphate (ISP)			
	PMC	**PDC**	**PTC**	**HA**
BS35	3.39±0.04d	3.25±0.05d	3.04 ±0.06d	2.14 ± 0.03c
BS55	4.31±0.1a	4.17±0.035a	3.99 ±0.045a	3.62±0.06a
BS70	4.07±0.07b	3.89±0.05b	3.71 ±0.07b	2.56 ±0.06b
BS110	3.64±0.07c	3.45±0.04c	3.31±0.033c	2.12±0.025c

L'isolat BS55 a montré une plus grande efficacité en termes de solubilisation du phosphate aussi de la BLP et la RP que des différentes formes de phosphates étudiées. Il a également produit plus de l'AIA que les autres isolats, ce qui signifie que l'AIA peut être impliqué dans la solubilisation du phosphate (Remans et al., 2008). Ainsi, les quatre BSP ont été tous producteurs de sidérophores, du cyanure d'hydrogène du dioxyde de carbone et de sulfure d'hydrogène. Ces derniers traits PGP sont également impliqué indirectement dans le mécanisme de solubilisation de phosphate (Perrig et al., 2007 ; Patten et Glick, 2002 ; Crowley, 2007 ; Rijavec et Lapanje, 2016 ; Sharma et al., 2013). Tous ces facteurs mentionnés sont impliqués dans le mécanisme de solubilisation du P inorganique ; par conséquent, les bactéries possédant ces facteurs présentent une réelle solution pour la réutilisation de la BLP par la mobilisation du phosphate inorganique qu'elles contiennent. Ce qui a été prouvé dans les essais agronomiques où le consortium bactérien a pu mobiliser le phosphate inorganique contenu dans la BLP. Par conséquent, la croissance des plantes a été améliorée via l'augmentation de l'acquisition du phosphate.

Tableau 19 : Activités hydrolytiques des isolats du consortium bactérien sélectionné.

Isolats bactérien	Phosphatase acide	Phosphatase alcaline	ACC désaminase	Protéase	Cellulase	Pectinase	Lipase
BS35	5.32±0.47b	2.12±0.23d	3.12±0.24c	++	+	-	+

BS55	7.24±0.14a	6.25±0.22a	5.45±0.35a	++	+++	++	+
BS70	4.21±0.35bc	5.25±0.11b	4.65±0.21b	+	++	++	+
BS110	3.25±0.7d	4.25±0.25c	1.99±0.17d	+	++	+	-

+ : Production - : Pas de production

Tableau 19 : Traits PGPR des différents isolats du consortium bactérien sélectionné.

Isolats bactérien	**RSK**	**KS ($mg.L^{-1}$)**	**Production**						**Fixation de N_2**
			AIA ($mg.L^{-1}$)	**Sid**	**HCN**	**NH_3**	**CO_2**	**H_2S**	
BS35	1.05±0.06	33.21±0.9	22.5±0.66	+	+	+	+	+	+
BS55	1.21±0.25	45.3±0.84	44.58±0.1	+	+	+	+	+	+
BS70	1.15±0.05	43±1.24	31.74±1,0	+	+	+	+	+	+
BS110	0.95±0.03	30.25±1.2	29.84±0.9	+	+	+	+	+	+

RSK : Rapports de solubilisation du potassium en milieu Alexandrov agar ; **KS :** Concentrations du potassium solubilisé en milieu Alexandrov liquide ; + : Production - : Pas de production.

Les résultats de ces travaux de recherche ont vérifié que la rhizosphère des plantes vivant dans les bassins de la BLP est un biotope idéal pour l'isolement des BSP, Ainsi que l'utilisation de la BLP comme amendement enrichi avec les BSP a donné un meilleur rendement de la croissance des plantes et finalement, la formulation d'un phosphocompost à base de la BLP et des BSP semble être une approche intéressante pour améliorer les rendements agricoles et pour valoriser la boue de phosphate elle-même.

Conclusions et perspectives

Conclusion générale et perspectives

Le problème de stockage de la boue de lavage de phosphate (BLP) présente un défi majeur pour l'opérateur de l'industrie phosphaté au Maroc. En tant que microbiologistes, nous avons essayé de remédier à ce problème à travers les travaux de recherches menés dans le cadre de cette thèse.

A cet effet, les bactéries solubilisatrices de phosphate (BSP) ont été proposé comme solution biologique pour valoriser la boue de lavage de phosphate. Ceci à travers la formulation d'un phosphocompost, à base de la boue de lavage de phosphate (20%) et des déchets ménagers (80%), enrichi d'un consortium bactérien, à base des BSP.

Pour ce faire, l'isolement des BSP a été effectué à partir de la rhizosphère des plantes poussées sur les bassins de stockage de la boue de lavage de phosphate. Ce biotope s'est avéré idéal pour l'isolement des BSP, vu sa teneur en phosphate inorganique.

Les trait favorisant la croissance des plantes (PGP) ont été utilisé pour cribler les meilleurs isolats de BSP. En plus de leur capacité à solubiliser le P tricalcique, les BSP isolées à partir du biotope étudié ont été capables de solubiliser la BLP et la roche phosphatée ainsi que le phosphate organique, tout en présentant des traits favorisant la croissance des plantes.

Le test de l'antagonisme bactérien (biocompatibilité) a été utilisé pour construire des consortiums bactériens, composés de bactéries sans aucun effet inhibiteur les une vis à vis les autres.

L'amélioration de la croissance de l'haricot et de la tomate par la BLP a été maximale à la proportion de 20%. Tandis que pour le maïs la concentration optimale a été de 40%.

Dans le cas d'amendement direct de la BLP au sol pauvre en phosphate soluble, les consortiums bactériens élaborés ont été capables de promouvoir la croissance des trois plantes étudiées (*Phaseolus vulgaris* (haricot), *Zea Mays* (maïs) et *Solanum lycopersicum* (tomate)), notamment, le consortium BC3 qui a donné le meilleur rendement.

Ainsi, l'application du phosphocompost a augmenté significativement les paramètres de croissance étudiés, par rapport aux témoins.

La combinaison entre le phosphocompost étudié et le consortium BC3 élaboré a permis de donner les meilleurs rendements de croissance des différentes plantes étudiées. L'effet du consortium bactérien BC3 a été très remarquable par rapport aux traitement non inoculé. Le phosphocompost enrichi avec le BC3 a augmenté la croissance des plantes avec 227%, 268%, 633 %, 352%, 406% et 345% pour le haricot, de 275%, 253%, 400%, 414%, 436% et 456% pour le maïs, et avec 208%, 248%, 333%, 424%, 400% et 414% pour les tomates, en termes

de la hauteur, du nombre de feuilles, du nombre de fruits, de la biomasse aérienne, de la biomasse racinaire et de la biomasse aérienne sèches, respectivement. Le consortium bactérien étudié avait également un effet positif sur le phosphate disponible dans le sol et dans les plantes. Ainsi que sur les activités phosphatases acide et alcaline dans le sol par rapport aux plantes non inoculées.

L'utilisation de la boue de lavage de phosphate en tant qu'amendement, directe ou formulée dans un phosphocompost, aux plantes s'avère une approche très intéressante pour la promotion des rendements agricoles, particulièrement, lorsqu'elle est enrichie avec des inocula de BSP/PGPR.

La combinaison entre un phosphocompost (à base de la BLP) et des inocula PSB/PGPR pourrait être une très bonne solution aussi pour l'exploitation et le recyclage de la BLP que pour l'amélioration de la croissance des plantes et l'amélioration des qualités des sols pauvres en nutriments.

Bien que ce travail ait atteint ses objectifs tracés au début, il ouvre de multiples perspectives :

- Cette approche a été testé sur des plantes, uniquement sous serre, il serait important alors de tester cette approche sur champs pour confirmer son potentiel.
- Divers facteurs environnementaux peuvent affecter la croissance des bactéries du consortium bactérien inoculé ou leurs effets sur les plantes. Par conséquent, il est également nécessaire de prendre en compte les changements et les facteurs environnementaux, y compris le climat, les caractéristiques physicochimiques du sol et la composition et l'activité de la flore microbienne indigène du sol afin d'améliorer encore les utilisations potentielles du consortium formulé proposé.
- Il est nécessaire également de suivre l'évolutions des bactéries inoculées, par des approches moléculaires, pour être sûr de leur devenir et leur effet dans la suspension du sol.
- Il serait aussi important d'élaborer une formulation appropriée du consortiums bactériens et adopter une méthode efficace d'inoculation en prenant en considération le type de plante et de sol, à inoculer, ainsi que les facteurs environnementaux liés aux plantes et aux sols.
- Approfondir les études sur les mécanismes de solubilisation de phosphate et de la promotion de croissance des plantes serait un atout, pour mieux comprendre le

mécanisme d'action de ces bactéries. Et donc, bien choisir des bactéries plus potentielles.

- Il serait aussi important d'élargir la cartographie d'isolement et par conséquent, augmenter les chances d'avoir des isolats BSP beaucoup plus performants.

Références bibliographiques

A

Aarab S, Ollero F J, Megías M, Laglaoui A, Bakkali M, Arakrak A 2013. Isolation and Identification of Potential Phosphate Solubilizing Bacteria from the Rhizosphere of *Lupinus hirsutus* L. in the north of Morocco. Moroccan Journal of Biology, N 10.

Abaid-Ullah M, Hassan MN, Jamil M, Brader G, Shah MKN, Sessitsch A, Hafeez FY, 2015. Plant growth promoting rhizobacteria: an alternate way to improve yield and quality of wheat (Triticum aestivum). Int J Agric Biol 17:51–60.

Abbasi, M.K., Musa, N., Manzoor, M., 2015. Phosphorus release capacity of soluble Pfertilizers and insoluble rock phosphate in response to phosphate solubilisingbacteria and poultry manure and their effect on plant growth promotion and Putilization efficiency of chilli (Capsicum annuum L.). Biogeosci. Discuss. 12,1839–1873.

Abbasi, M K, & Manzoor, M. 2018. Biosolubilization of phosphorus from rock phosphate and other P fertilizers in response to phosphate solubilizing bacteria and poultry manure in a silt loam calcareous soil. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 181(3), 345–356. doi:10.1002/jpln.201800012.

Abouzeid A Z M 2008. Physical and thermal treatment of phosphate ores — an overview. Int. J. Miner. Process. 85(4), 59–84.

Achal, V., Savant, V. V., & Reddy, M. S. 2007. Phosphate solubilization by a wild type strain and UV-induced mutants of Aspergillus tubingensis. Soil Biology and Biochemistry, 39(2), 695–699. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.09.003.

Acosta-Martínez, V., M. A. Tabatabai, R.P. Dick. 2011. Phosphorus Cycle Enzymes.Methods of Soil Enzymology.

Agarwal, P., P. C. Singh,V.Chaudhry, P. A. Shirke, D. Chakrabarty, A. Farooqui, C. S. Nautiyal, A. P. Sane, and V. A. Sane. 2019. PGPR-induced OsASR6 improves plant growth and yield by altering root auxin sensitivity and the xylem structure in transgenic Arabidopsis thaliana. J. Plant Physiol. 240, 153010. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2019.153010.

Afzal A, Ashraf M, Asad SA, Farooq M. 2005. Effect of phosphate solubilizing microorganisms on phosphorus uptake, yield and yield traits of wheat (Triticum aestivum L.) in rainfed area. Int J Agric Biol 7: 207–209.

Munees Ahemad 2012. Implications of bacterial resistance against heavy metals in bioremediation: a review. IOABJ ; Vol. 3; Issue 3; 2012: 39–46. ISSN: 0976-3104.

Ahemad, M., Malik, A., 2011. Bioaccumulation of heavy metals by zinc resistant bacteria isolated from agricultural soils irrigated with wastewater. Bacteriol. J. 2, 12–21.

Ahmad R, Khalid A, Arshad M, Zahir ZA, Mahmood T. 2008a. Effect of composted organic waste enriched with N and L-tryptophan on soil and maize. Agron Sustainable Agric 28:299–305.

Ahmad Z, Honna T, Yamamoto S, Faridullah, Irshad M, El-Hassan WHA. 2009. Effect of chloride and sulfate salinity on micronutrients release and uptake from different composts applied on total phosphorus basis. Comm Soil Sci Plant Anal 40:1566–1589.

Ahmad R, Jilani G, Arshad M, Zahir ZA, Khalid A. 2007. Bio-conversion of organic wastes for their recycling in agriculture: an overview of perspectives and prospects. Ann Microbiol 57:471–479.

Akhtar, Mohd Sayeed, Birtaut Chali, and Tanweer Azam 2013. Bioremediation of Arsenic and Lead by Plants and Microbes from Contaminated Soil. Research in Plant Sciences 1.3 68-73.

Akintokun, A.K., Akande, G.A., Akintokun, P.O.,2007. Solubilization of insoluble phosphate by organic acid-producing fungi isolated from Nigerian soil. Int J Soil Sci. 4, 301–307.

Alam S, Khalil S, Ayub N, Rashid M (2002). In vitro solubilization of inorganic phosphate by phosphate solubilizing microorganism (PSM) from maize rhizosphere. Int. J. Agric. Biol. 4:454-458.

Alam SM, Shah SA, Ali S, Iqbal MM. 2005. Yield and phosphorus uptake by crops as influenced by chemical fertilizer and integrated use of industrial by-products. Songklanakarin J Sci Tech 27:9–16.

Alia, Afzal A, Khokhar SN, Jabeen B, Asad SA. 2013. Phosphate solubilizing bacteria associated with vegetables roots in different ecologies. Pak J Bot 45: 535--544.

Anjum MA, Sajjad MR, Akhtar N, Qureshi N, Iqbal MA, Jami A, Hasan M. 2007. Response of cotton to plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) inoculation under different levels of nitrogen. Agri Res 45:135–143.

Araùjo AES, Baldani VLD, Galisa PS, Pereira JA, Baldani JI. 2013. Response of traditional upland rice varieties to inoculation with selected diazotrophic bacteria isolated from rice cropped at the Northeast region of Brazil. App Soil Ecol 64:49–55.

Arcand, M.M., Schneider, K.D.,2006. Plant- and microbial-based mechanisms to improve the agronomic effectiveness of phosphate rock: a review. An. Acad. Bras.Ciencias. 78, 791-807.

Ariza et al., 2013

Attia M, Ahme MA, El-sonbaty M 2009. Use of biotechnologies to incrrease growth, productivity and fruit quality of maghrabi banana under different rates of phosphorus. World of journal of agricultral sciences. 5 (2) : 211-220.

Ayilara, M., Olanrewaju, O., Babalola, O., & Odeyemi, O. (2020). Waste Management through Composting: Challenges and Potentials. Sustainability, 12(11), 4456. doi:10.3390/su12114456.

B

Bahadur, I., Maurya, B.R., Meena, V.S., Saha, M., Kumar, A., Aeron, A., 2017. Mineral release dynamics of tricalcium phosphate and waste muscovite by mineral-solubilizing Rhizobacteria isolated from Indo-Gangetic Plain of India. Geomicrobiol. J. 34 (5), 454_466.

Bakhshandeh, E., Pirdashti, H., Lendeh, K.S., 2017. Phosphate and potassium-solubilizing bacteria effect on the growth of rice. Ecological Engineering 103, 164_169.

Balasubramanian Bagyalakshmi, Ponnusamy Ponmuruganb, Angusamy Balamurugan Potassium solubilization, plant growth promoting substances by potassium solubilizing bacteria (KSB) from southern Indian Tea plantation soil. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology 12 (2017) 116–124.

Bakker AW, Schipper P. 1987. Microbial cyanide production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and Pseudomonas spp.-mediated plant growth-stimulation. Soil biology and biochemistry 19 : 451-457

Bangar, K.C., Yadav, K.S., Mishra, M.M., 1985. Transformation of rock phosphate during composting and the effect of humic acid. Plant Soil 85, 259–266.

Bar-Yosef B, Rogers RD, Wolfram JH, Richman E 1999. Pseudomonas cepacia-mediated rock phosphate solubilization in kaolinite and montmorillonite suspensions. Soil Sci Soc Am J 63:1703–1708.

Basak, B.B., Sarkar, B., Biswas, D.R., Sarkar, S., Sanderson, P., Naidu, R., 2017. Biointervention of naturally occurring silicate minerals for alternative source of potassium: challenges and opportunities. Adv. Agron. 141, 115_145.

Battini, F, Cristani, C, Giovannetti,M, Agnolucci, M, 2015. Multifunctionality and diversity of culturable bacterial communities strictly associated with spores of the plant beneficial symbiont Rhizophagus intraradices. Microbiological Research, Department of Agriculture, Food and Environment, University of Pisa, Via del Borghetto 80, 56124 Pisa, Italy.

Behera B.C., Singdevsachan S.K., Mishra R.R., Dutta S.K., Thatoi H. N., 2013. Diversity, Mechanism and Biotechnology of Phosphate Solubilising Microorganism in Mangrove-A Review, Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, bcab. 09.008 http://dx.doi.org/10.1016/j.

Bellenger JP, Wichard T, Kustka AB. Kraepiel AML 2008. Uptake of molybdenum and vanadium by a nitrogen-fixing soil bacterium using siderophores. nature geoscience; doi:10.1038/ngeo161.

Ben Farhat, Mounira, Salma, Taktek, HichemChouayekh, 2014. Encapsulation in alginate enhanced the plant growth promoting activities of two phosphate solubilizing bacteria isolated from the phosphate mine of Gafsa. Net. J. Agric. Sci. 2 (4), 131–139.

Bharadwaj, D.P., Lundquist, P.O., Alström, S.,2008b. Arbuscular mycorrhizal funga spore-associated bacteria affect mycorrhizal colonization, plant growth and potato pathogens, Soil Biol. Biochem; 40, 2494–2501.

Burd, G.I., Dixon, D.G., Glick, B.R., 2000. Plant growth promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants. Can. J. Microbiol. 46, 237–245.

C

Castro, H.E., Gómez, M.I., 2010. Fertilidad de suelos y fertilizantes. In: Burbano, H., Silva, F. (Eds.), Ciencia del Suelo. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Bogotá, pp. 217–303.

Cattelan, A.J., Hartel, P.G., Fuhrmann, J.J., 1999. Screening for plant growth- promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. Soil Sci. Soc. Am. J. 63, 1670–1678.

Cellier, A., Francou, C., Houot, S., Ballini, C., Gauquelin, T., Baldy, V., 2012. Use of urban composts for the regeneration of a burnt Mediterranean soil: a laboratory approach. J. Environ. Manage. 95, S238–S244.

Cerda, A., Artola, A., Font, X., Barrena, R., Gea, T., Sánchez, A., 2018. Composting of food wastes: status and challenges. Bioresour. Technol. 248, 57–67. https://doi. org/10.1016/j.biortech.2017.06.133.

Rock Chabot, Hani Antoun, and Michel P. Cescas 1993. Stimulation de la croissance du maïs et de la laitue romaine par des microorganismes dissolvant le phosphore inorganique. Canadian Journal of Microbiology. https://doi.org/10.1139/m93-142.

Mathurot Chaiharn et Saisamorn Lumyong 2008. Phosphate solubilization potential and stress tolerance of rhizobacteria from rice soil in Northern Thailand. World Journal of Microbiology and Biotechnology 25(2):305-314. DOI: 10.1007/s11274-008-9892-2.

Che´rel, I., Lefoulon, C., Boeglin, M., Sentenac, H., 2013. Molecular mechanisms involved in plant adaptation to low K1 availability. J. Exp. Bot. 65 (3), 833_848.

Chandra RP, Bura R, Mabee WE, Berlin A, Pan X, & Saddler, JN 2007. (n.d.). Substrate Pretreatment: The Key to Effective Enzymatic Hydrolysis of Lignocellulosics. Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology, 67–93. doi:10.1007/10__064.

Chandra, S., Askari, K., & Kumari, M. (2018). Optimization of indole acetic acid production by isolated bacteria from Stevia rebaudiana rhizosphere and its effects on plant growth.

Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 16(2), 581–586. doi:10.1016/j.jgeb.2018.09.001.

Chen, Z., Ma, S., Liu, L.L., 2008. Studies on phosphorus solubilizing activity of a strain of phosphobacteria isolated from chestnut type soil in China. Biores. Technol. 99, 6702–6707.

Chen YP, Rekha PD, Arun AB, Shen FT, Lai WA, Young CC. 2006. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. App Soil Ecol 34:33–41.

Cooperband L 2002. Art and science of composting: a resource for farmers and compost producers. Environmental Science. 130860862.

Cooper, J., Lombardi, R., Boardman, D., Carliell-Marquet, C.,2011. The future distribution and production of global phosphate rock reserves. Resources. Conservation and Recycling. 57, 78–86.

Crowley, D.E., Kraemer, S.M., 2007. Function of siderophores in the plant rhizosphere. In: Pinton, R. et al. (Eds.), The Rhizosphere, Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface. CRC Press, pp. 73–109.

D

Das, I., Pradhan, M., 2016. Potassium-solubilizing microorganisms and their role in enhancing soil fertility and health. Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture. Springer, India, pp. 281_291. Available from: http://dx.doi.org/ 10.1007/978-81-322-2776-220.

De Bertoldi, M., Vallini, G., Pera, A., 1983. The biology of composting: a review. Waste Manage. Res. 1, 157–176.

Devau N, Le Cadre E, Hinsinger P, Jaillard B et Gérard F, 2009. Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. Applied Geochemistry 24 (2009) 2163–2174.

Dick, F.C., Dos-Santos, A.L.A., Meyer-Fernandes, J.R., 2011. Inorganic phosphate as an important regulator of phosphatases. Enzym. Res. 2011, 1–7.

Di Simine, CD; Sayer, JA; Gadd, GM (1998). Solubilization of zinc phosphate by a strain of Pseudomonas fluorescens isolated from a forest. soil. Biol Fertil Soils 28:87–94.

Dominguez-Nunez, J.A., Benito, B., Berrocal-Lobo, M., Albanesi, A., 2016. Mycorrhizal fungi: role in the solubilization of potassium. Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture. Springer, India, pp. 77_98. Available from: http://dx.doi. org/10.1007/978-81-322-2776-26.

Donn, S., Wheatley, R., McKenzie, B., Loades, K., Hallett, P., 2014. Improved soil fertility from compost amendment increases roo tgrowth and reinforcement of surface soil on slopes. Ecol. Eng. 71, 458–465.

E

Erman M, Kotan R, Cakmakci R, Cig F, Karagoz F, Sezen M. 2010. Effect of nitrogen fixing and phosphate-solubilizing Rhizobacteria isolated from Van Lake Basin on the growth and quality properties in wheat and sugar beet. Paper presented at: Proceedings of the Turkey IV Organic Farming Symposium, Erzurum, Turkey.

Etesami, H.A., Alikhani, H.A., Akbari, A.A., 2009. Evaluation of plant growth hormones production (IAA) ability by Iranian soils rhizobial strains and effects of superior strains application on wheat growth indexes. World Applied Sciences Journal 6 (11), 1576_1584.

F

Fankem H, Nwaga D, Deubel A, Dieng L, Merbach W and Etoa FX, 2006. Occurrence and functioning of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm tree (Elaeis guineensis) rhizosphere in Cameroon. African Journal of Biotechnology Vol. 5 (24), pp. 2450-2460.

Fernando, W.D., Nakkeeran, S., Zhang, Y., 2005. Biosynthesis of antibiotics by PGPR and its relation in biocontrol of plant diseases in PGPR: Biocontrol and Biofertilization. Springer, Netherlands, pp. 67_109.

Fernando deAraujo, F., 2008. Inoculac¸a˜o de sementes com Bacillus subtilis, formulado com farinha de ostras e desenvolvimento de milho, soja e algoda˜o. Cieˆncia e Agrotecnologia 32 (2), 456_462.

Figueiredo, M.V., Burity, H.A., Martı´nez, C.R., Chanway, C.P., 2008. Alleviation of rought stress in the common bean (Phaseolus vulgaris L.) by co-inoculation with Paenibacillus polymyxa and Rhizobium tropici. Appl. Soil Ecol. 40 (1), 182_188.

Fiske, C.H., Subbarow, Y. (1925). The colorimetric determination of phosphorus. The Journal of Biological Chemistry 66: 375-400.

Frey B, Rieder S R, Brunner I, Plötze M, Koetzsch S, Lapanje A, Brandl H, Furrer G (2010) Weathering-associated bacteria from the Damma glacier forefield: physiological capabilities and impact on granite dissolution. Appl. Environ. Microbiol, 76 (14) 4788-96.

Füleky, G., Benedek, S., 2010. Composting to recycle biowaste. In: Lichtfouse, E. (Ed.), Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science. Springer, Netherlands, pp. 319–346.

G

Gaind, S., 2014. Effect of fungal consortium and animal manure amendments on phosphorus fractions of paddy-straw compost. Int. Biodeterior. Biodegrad. 94, 90–97.

Gholami A, Shahsavani S, et Nezarat S, 2014. The Effect of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on Germination, Seedling Growth and Yield of Maize. Engineering & Technology 49(1).

Gichangi, E.M., Karanja, N.K., Wood, C.W., 2006. Composting cattle manure from zero grazing system with agro-organic wastes to minimise nitrogen losses in smallholder farms in Kenya. Trop. Subtrop. Agroecosyst. 6, 57–64.

Glick, B.R., 2012. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. Scientifica 2012, Article ID963401.

Goldstein A H, (1986) Bacterial solubilization of mineral phosphates: historical perspective and future prospects. American J. Altern. Agri, 1 51–7.

Gómez-Godínez, L.J., Fernandez-Valverde, S.L., Martinez Romero, J.C., Martínez- Romero, E., 2019. Metatranscriptomics and nitrogen fixation from the rhizoplane of maize plantlets inoculated with a group of PGPRs. Syst. Appl. Microbiol. 42, 517–525. https://doi.org/10.1016/j.syapm.2019.05.003.

Goswami, D., Thakker, J. N., & Dhandhukia, P. C. 2016. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review. Cogent Food & Agriculture, 2(1). doi:10.1080/23311932.2015.1127500.

Gray, E.J., Smith, D.L., 2005. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant_bacterium signaling processes. Soil Biology and Biochemistry 37 (3), 395_412.

Gulati A, Sharma N, Vyas P, Sood S, Rahi P, Pathania V, Prasad R. 2010. Organic acid production and plant growth promotion as a function of phosphate solubilization by *Acinetobacter rhizosphaerae strain BIHB 723* isolated from the cold deserts of the trans-Himalayas. Archives of Microbiology, 192 (11) 975–983.

Gupta, P., K. Samant, and A. Sahu. 2012. Isolation of cellulose-degrading bacteria and determination of their cellulolytic potential. Int. J. Microbiol. 2012:1–5. doi:10.1155/2012/578925.

Gupta, A., Meyer, J.M., Goel, R., 2002. Development of heavy metal-resistant mutants of phosphate solubilizing Pseudomonas sp. NBRI 4014 and their characterization. Curr. Microbiol. 45 (5), 323_327.

H

Hajna, A.A., 1945. Triple-sugar iron agar medium for the identification of the intestinal group of bacteria. J. Bacteriol. 49 (5), 516–517.

Hakkou, R., Benzaazoua, M., Bussi`ere, B., 2016. Valorization of phosphate waste rocks and sludge from the Moroccan phosphate mines: challenges and perspectives. Procedia Engineering 138, 110–118.

Hameeda B, Harini G, Rupela OP, Wani SP, Reddy G. 2008. Growth promotion of maize by phosphate-solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna. Microbiological Research 163(2):234-42.

Hanif, M. K., Hameed, S., Imran, A., Naqqash, T., Shahid, M., & Van Elsas, J. D. (2015). Isolation and characterization of a Î²-propeller gene containing phosphobacterium Bacillus subtilis strain KPS-11 for growth promotion of potato (Solanum tuberosum L.). Frontiers in Microbiology, 06. doi:10.3389/fmicb.2015.00583.

Haouas A, El Modafar C, Douira A, Koraichi SI, Filali-Maltouf A, Moukhli A et Amir S, 2020. Alcaligenes aquatilis GTE53: Phosphate solubilising and bioremediation bacterium isolated from new biotope ‘‘phosphate sludge enriched-compost”. Saudi Journal of Biological Sciences 28 (2021) 371–379.

Harris WG 2002. Phosphate minerals. In: Dixon JB, Schulze DG (eds) Soil mineralogy with environmental applications, SSSA book series 7. SSSA, Madison, pp 637–665

Hayat, R., Ali, S., Amara, U., Khalid, R., Ahmed, I., 2010. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Annals of Microbiology 60 (4), 579_598.

Hayes J.E., Simpson R.J., Richardson A.E. (2000) The growth and phosphorus utilisation of plants in sterile media when supplied with inositol hexaphosphate, glucose 1-phosphate or inorganic phosphate. Plant and Soil. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00557.x

Hellal FA, Nagumo F et Zewainy RM, 2013. Influence of phosphocompost application on phosphorus availability and uptake by maize grown in red soil of Ishigaki Island, Japan. Agricultural Sciences. Vol. 4 No. 2, ID: 28210 , 8 pages DOI:10.4236/as.2013.42016.

Herrera-Estrella, L., Lopez-Arredondo, D., 2016. Phosphorus: the underrated element for feeding the world. Trends Plant Sci. 21, 461–463.

Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by rootinduced chemical changes: a review. Plant Soil 237:173–195.

Honma, M., and T. Shimomuia. 1978. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Agric. Biol. Biochem. 42:1825–31.

Höweler RH et Woodruff CM. , 1968 Dissolution and Availability to Plants of Rock Phosphates of Igneous and Sedimentary Origins. Soil Fertility and Plant Nutrition, https://doi.org/10.2136/sssaj1968.03615995003200010020x.

Hu XF, Chen J, Guo JF. 2006. Two phosphate and potassium solubilizing bacteria isolated from Tiannu mountain, Zhejiang, China. World J Microbiol Biotechnol. 22(9):983–990.

I

Idris, E., Iglesias, D., Talon, M., Borriss, R. 2007. Tryptophan-dependent production of indole-3-acetic acid (IAA) affects level of plant growth promotion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. Molecular Plant-Microbe Interactions 20, 619–626.

Igual JM, Valverde A, Cervants E, Velazquez E. 2001. Phosphate solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use updated molecular techniques in their study. Agronomie; 21:651-568.

Indiragandhi, P., Anandham, R., Madhaiyan, M., & Sa, T. M. (2008). Characterization of Plant Growth–Promoting Traits of Bacteria Isolated from Larval Guts of Diamondback Moth Plutella xylostella (Lepidoptera: Plutellidae). Current Microbiology, 56(4), 327–333. doi:10.1007/s00284-007-9086-4.

J

Janati W, Benmrid B, Elhaissoufi W, Zeroual Y, Nasielski J and Bargaz A, 2021. Will Phosphate Bio-Solubilization Stimulate Biological Nitrogen Fixation in Grain Legumes? Front. Agron. | https://doi.org/10.3389/fagro.2021.637196.

Jaramillo, G., Zapata, L.M., 2008. Aprovechamiento de los residuos orgánicos en Colombia. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia, Facultad de Ingenierías, p. 116.

Jasinski S M, 2013. Phosphate Rock (pp. varying). In U.S. Geological Survey (Ed.), Mineral Commodity Summaries 1998, Reston, VA: U.S. Geological Survey (USGS).

Jayaprakashvel, M., Mathivanan, N., 2011. Management of plant diseases by microbial metabolites. In: Maheshwari, D.K. (Ed.), Bacteria in agrobiology: plant nutrient management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 237_265. Available from: http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-21061-710.

Jetiyanon, K., Kloepper, J.W., 2002. Mixtures of plant growth promoting rhizobacteria for induction of systemic resistance against multiple plant diseases. Biol. Control 24, 285–291.Jiang et *al.*, 1995).

Jiao W, Chen W, Chang AC et Page A, 2012. Environmental risks of trace elements associated with long-term phosphate fertilizers applications: A review. Environmental Pollution 168:44-53.

Jida M and Assefa F, 2011. Phenotypic and plant growth promoting characteristics of Rhizobium leguminosarum bv. viciae from lentil growing areas of Ethiopia. African Journal of Microbiology Research Vol. 5(24), pp. 4133-4142.

Jilani G, Akram A, Ali RM, Hafeez FY, Shamsi IH, Chaudhry AN, Chaudhry AG (2007) Enhancing crop growth, nutrients availability, economics and beneficial rhizosphere microflora through organic and biofertilizers. Ann Microbiol 57:177–184.

Jones, D.L., Oburger, E., 2011. Solubilization of phosphorus by soil microorganisms. In: Bünemann, E.K., Oberson, A., Frossard, E. (Eds.), Phosphorus in Action. Biological Processes in Soil Phosphorus. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 169–198.

Jorquera MA, Hernandez MT, Rengel Z, Marschner P, Mora MD (2008) Isolation of culturable phosphobacteria with both phytate-mineralization and phosphate-solubilization activity from the rhizosphere of plants grown in a volcanic soil. Biol Fertil Soils 44:1025–1034

K

Kamilova, F., Kravchenko, L. V., Shaposhnikov, A. I., Azarova, T., Makarova, N., & Lugtenberg, B. (2006). Organic Acids, Sugars, andl-Tryptophane in Exudates of Vegetables Growing on Stonewool and Their Effects on Activities of Rhizosphere Bacteria. Molecular Plant-Microbe Interactions, 19(3), 250–256. doi:10.1094/mpmi-19-0250

Kang, S.M., Khan, A.L., Waqas, M., You, Y.H., Kim, J.H., Kim, J.G., et al., 2014. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in Cucumis sativus. Journal of Plant Interactions 9 (1), 673_682.

Khan, M. S., Zaidi, A., Ahemad, M., Oves, M., and Wani, P. A. (2010). Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi – Current perspective. Arch. Agron. Soil Sci. 26, 73–98. doi: 10.1080/03650340902806469.

Khan, M. S., Zaidi, A., and Wani, P. A. (2007). Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture. Rev. Agron. Sustain. Dev. 27, 29–43. doi: 10.1051/agro:2006011.

Khurana, A. and Sharma, P. (2000) Effect of Dual Inoculation of Phosphate Solubilizing Bacteria, Bradyrhizobium sp. (cicer) and Phosphorus on Nitrogen Fixation and Yield of Chickpea. Indian Journal of Pulses Research, 13, 66-67.

Kim KY, Jordan D, Krishnan HB 1997. Rahnella aquatilis, a bacte- rium isolated from soybean rhizosphere, can solubilise hydroxy- apatite. FEMS Microbiol Lett 153:273–277.

Kinkel, L.L., Schlatter, D.C., Bakker, M.G., Arenz, B.E., 2012. Streptomyces competition and co-evolution in relation to plant disease suppression. Res. Microbiol. 163, 490–499.

Kloepper, J. W., Ryu, C.-M., and Zhang, S. 2004. Induced systemic resis-tance and promotion of plant growth by Bacillus spp. Phytopathology 94:1259-1266.

Knox J, Hess T, Daccache A and Wheeler T, 2002. Climate change impacts on crop productivity in Africa and South Asia. Environ. Res. Lett. 7 034032 (8pp).

Konietzny U & Greiner R. 2002. Molecular and catalytic properties of phytate-degrading enzymes (phytases). International Journal of Food Science and Technology, 37(7), 791–812. doi:10.1046/j.1365-2621.2002.00617.x

Kruse et al, 2015. Innovative methods in soil phosphorus research: A review. J. Plant Nutr. Soil. Sci. 178(1): 43–88.

Kucey RWN, Tanez H H and Leggett ME, 1989. Microbially mediate dincreases in plant available phosphorus. Advances in Agronomy 42, 199–228.

Kumar, A., Kumar, A., Pratush, A., 2014. Molecular diversity and functional variability of environmental isolates of Bacillus species. SpringerPlus 3 (1), 312.

Kumaravel, S., Thankappan, S., Raghupathi, S., & Uthandi, S. (2018). Draft Genome Sequence of Plant Growth-Promoting and Drought-Tolerant Bacillus altitudinis FD48, Isolated from Rice Phylloplane . Genome Announcements, 6(9). doi:10.1128/genomea.00019-18.

Kumar, A., Singh, R., Yadav, A., Giri, D.D., Singh, P.K., Pandey, K.D., 2016a. Isolation and characterization of bacterial endophytes of Curcuma longa L. 3 Biotech 6, 60.

Kumar, A., Singh, V., Singh, M., Singh, P.P., Singh, S.K., Singh, P.K., et al., 2016b. Isolation of plant growth promoting rhizobacteria and their impact on growth and curcumin content in Curcuma longa L. Biocatalysis and Agriculture Biotechnology 8,1_7.

Kumari I, et al. 2016. Deciphering the protein translation inhibition and coping mechanism of trichothecene toxin in resistant fungi. *Int J Biochem Cell Biol* 78:370-376

Kumar R, Chandra R. 2008. Influence of PGPR and PSB on Rhizobium leguminosarum Bv. viciae strain competition and symbiotic performance in Lentil. World J Agri Sci 4:297–301.

L

Labidi, S., Nasr, H., Zouaghi, M., Wallander, H., 2007. Effects of compost addition on extra-radical growth of arbuscular mycorrhizal fungi in Acacia tortilis ssp. raddiana savanna in a pre-Saharan area. Appl. Soil Ecol. 35, 184–192.

Lapanje, A., Wimmersberger, C., Furrer, G., Brunner, I., Frey, B., 2012. Pattern of elemental release during the granite dissolution can be changed by aerobic heterotrophic bacterial strains isolated from Damma Glacier (central Alps) deglaciated granite sand. Microb. Ecol. May. 63 (4), 865–882.

Laslo, E., Gyorgy, E., Mara, G., Tamas, E., Abraham, B., Lanyi, S., 2012. Screening of plant growth promoting rhizobacteria as potential microbial inoculants. Crop Protection 40, 43_48.

Lawver, J.E., Wiegel, R.L., Snow, R.E., Hwang, C.L., 1982. Beneficiation of Dolomitic Florida Phosphate Reserves, 14th Int. Min. Process. Congr., Toronto, Ont.

Leggett M, Newlands NK, Greenshields D, West L, Inman S, Koivunen ME. 2015. Maize yield response to a phosphorus-solubilizing microbial inoculant in field trials. J Agric Sci 153:1464–1478.

Leyval C, Turnau K, Haselwandter K. 1997. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: Physiological, ecological and applied aspects. Mycorrhiza 7: 139– 153.

Li, M., Ahammed, G.J., Li, C., Bao, X., Yu, J., Huang, C., et al., 2016. Brassinosteroid ameliorates zinc oxide nanoparticles-induced oxidative stress by improving antioxidant potential and redox homeostasis in tomato seedling. Frontiers in plant science 7, 615.

Lim B.L., Yeung P., Cheng C., Hill J.E., (2007). Distribution and diversity of phytate-mineralizing bacteria. ISME J. 1: 321–330.

Liu W., He Y., Zhang K., Fan J., Cao H., 2012. Isolation, identification and characterization of a strain of phosphate-solubilizing bacteria from red soil. Wei Sheng Wu Xue Bao.;52(3):326-33.

Liu W, Xu X, Wu S, Yang Q, Luo Y, Christie P. 2006. Decomposition of silicate minerals by Bacillus mucilaginosus in liquid culture. Environ Geochem Health 28(1-2):133–140.

Louden B.C., Haarmann D., Lynne A. M., 2011. Use of Blue Agar CAS Assay for Siderophore Detection. J. Microbiol. Biol. Educ. 12 (1): 51–53.

Loutou, M., Hajjaji, M., Mansori, M., Favotto, C., Hakkou, R., 2013. Phosphate sludge: thermal transformation and use as light weight aggregate material. J. Environ. Manag. 130, 354–360.

M. Loutou, M. Hajjaji, M. Mansori, C. Favotto, R. Hakkou, 2016. Heated blends of clay and phosphate sludge: Microstructure and physical properties, J. Asian Ceram. Soc. 4 11–18. doi:10.1016/j.jascer.2015.10.003.

Loutou M, Hajjaji M, Ait Babram M, Mansori M, Favotto C and Hakkou R, 2017. Phosphate sludge-based ceramics: Microstructure and effects of processing factors, Journal of Building Engineering, http://dx.doi.org/10.1016/j.jobe. 04.002

Lu, G., H. Tian, Z. Wang, H. Li, M. Mallavarapu, and W. He. 2019. The distribution of arsenic fractions and alkaline phosphatase activities in different soil aggregates following four months As(V) ageing. Chemosphere 236:124355. doi:10.1016/j.chemosphere.2019.124355.

Lugtenberg, B., Kamilova, F., 2009. Plant-growth-promoting rhizobacteria. Annu. Rev. Microbiol. 63, 541_556.

M

Mackey K.R.M., Paytan A., (2009). Phosphorus cycle. Encyclopedia of Microbiology. Moselio Schaecter (ed.), Oxford, pp 322-334.

Ma, Y., Rajkumar, M., Freitas, H., 2009. Improvement of plant growth and nickel uptake by nickel resistant-plant-growth promoting bacteria. J. Hazard. Mater. 166 (2), 1154_1161.

Maliha R, Samina K, Najma A, Sadia A, Farooq L (2004) Organic acids production and phosphate solubilization by phosphate solubilizing microorganisms under in vitro conditions. Pak J Biol Sci 7:187–196

Manzoor M, Abbasi K & Sultan T, 2016. Isolation of Phosphate Solubilizing Bacteria from Maize Rhizosphere and Their Potential for Rock Phosphate Solubilization–Mineralization and Plant Growth Promotion, Geomicrobiology Journal. http://dx.doi.org/10.1080/01490451.2016.1146373.

Mar SS, Okazaki M, 2012. Investigation of Cd contents in several phosphate rocks used for the production of fertilizer, Microchem. J. 104 17–21. doi:10.1016/j.microc.2012.03.020.

Marosz A, 2012. Effect of Green Waste Compost and Mycorrhizal Fungi on Calcium, Potassium, and Sodium Uptake of Woody Plants Grown Under Salt Stress. Water Air and Soil Pollution 223(2). 10.1007/s11270-011-0902-x

Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. second edition. 889pp. London: Academic Press.

Martínez-Gallegos, V., Bautista-Cruz, A., Martínez-Martínez, L., Soledad Sanchez- Medina, P., 2018. First report of phosphate-solubilizing bacteria associated with agave angustifolia. Int. J. Agric. Biol. 20, 1298–1302.

McKercher, R.B. and Anderson, G., 1989. Organic phosphate sorption by neutral and basic soils. Commun. Soil Sci. Plant Anal., (20), p.723-732.

Meena MD, Biswas DR. 2014. Phosphorus and potassium transformations in soil amended with enriched compost and chemical fertilizers in a wheat soybean cropping system. Commun Soil Sci Plant Analysis 45:624–652.

Meena MD, Biswas DR. 2014. Phosphorus and potassium transformations in soil amended with enriched compost and chemical fertilizers in a wheat soybean cropping system. Commun Soil Sci Plant Analysis 45:624–652.

Meena, K.K., Sorty, A.M., Bitla, U.M., Choudhary, K., Gupta, P., Pareek, A., Singh, D.P., Prabha, R., Sahu, P.K., Gupta, V.K., Singh, H.B., Krishanani, K.K., Minhas, P.S., 2017. Abiotic stress responses and microbe- mediated mitigation in plants: the mimics strategies. Front. Plant Sci. 8, 1–25. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00172.

Mehdi SS, Hassan GI, Samoon, SA, Rather, HA, Showkat AD, Zehra B. 2010. Bio-fertilizers in organic agriculture. J Phytol (10):42–54.

Mehta P, Chauhan A, Mahajan R, Mahajan PK, Shirkot CK. 2010. Strain of Bacillus circulans isolated from apple rhizosphere showing plant growth promoting potential. Curr Sci 98:538–542.

Mendes et al, 2015. Optimization of Aspergillus niger rock phosphate solubilization in solid-state fermentation and use of the resulting product as a P fertilizer. Microb Biotechnol.; 8(6): 930–939.

Miethke M and Marahiel MA, 2007. Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. Microbiol. Molecul. Biol. Rev. 71:413–451.

Montan˜ez, A., Blanco, A.R., Barlocco, C., Beracochea, M., Sicardi, M., 2012. Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (Zea mays L.) and their inoculation effects in vitro. Appl. Soil Ecol. 58, 21_28.

Mora, J.R., 2006. Contribuciones del compost al mejoramiento de la fertilidad de los suelos. Rev. Luna Azul 9-10, 1–6.

Moreno Quevedo, A. P., Osorio Vega, N. W., Gonzalez Murillo, O. A. 2015. In vitro dissolution of acidulated rock phosphate by phosphate solubilizing microorganisms. Acta Biol. Colomb. 20, 65–71.

Motsim Billah, Khan M, Bano A, Hassan UIT, Munir A & Gurmani AR, 2019. Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture, Geomicrobiology Journal, 36:10, 904-916, DOI: 10.1080/01490451.2019.1654043

Munees A Mulugeta K, 2014. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective. Journal of King Saud University – Science 26, 1–20.

Murali, O., Mehar, S.K., 2014. Bioremediation of heavy metals using Spirulina. International Journal of Geology, Earth and Environmental Sciences 4 (1), 244_249.

Muthukumar, T., Udaiyan, K., 2018. Coinoculation of bioinoculants improve Acacia auriculiformis seedling growth and quality in a tropical Alfisol soil. J. Forest. Res. 29, 663-673. https://doi.org/10.1007/s11676-017-0497-1.

Mussa, A., Million, T., Assefa, F., 2018. Rhizospheric bacterial isolates of grass pea (Lathyrus sativus L.) endowed with multiple plant growth promoting traits. J. Appl. Microbiol.

N

Naik K, Mishra S, Srichandan H, Singh PK and Sarangi PK, 2019. Plant growth promoting microbes: Potential link to sustainable agriculture and environment. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology 21-101326.

Nannipieri P, Giagnoni L, Landi L and Renella G, 2011. Role of phosphatase enzymes in soil. In: Bunemann E, Oberson A, Frossard E (eds) Phosphorus in action: Biological processes in soil phosphorus cycling. Soil biology. 26: 251–244.

Nathan ON, Rhonda RJ. 2007. Phosphorus sources and management in organic production systems. Horticultural. Technology 17:442–454.

Nath, D., Maurya, B.R., Meena, V.S., 2017. Documentation of five potassium-and phosphorus- solubilizing bacteria for their K and P-solubilization ability from various minerals. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology 10, 174_181.

Nautiyal CS, 1999. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. FEMS Microbiol. Lett. 170, 265–270.

Nishanth D, Biswas DR. 2008. Kinetics of phosphorus and potassium release from rock phosphate and waste mica enriched compost and their effect on yield and nutrient uptake by wheat (Triticum aestivum). Bioresour Technol 99:3342–3353.

Nogueira da Silva, V., de Souza Fernandes da Silva, L.E., do Vale Barreto Figueiredo, M., 2006. Atuac¸a˜o de rizo´bios com rizobacte´ria promotora de crescimento em plantas na cultura do caupi (Vigna unguiculata [L.] Walp.). Acta Scientiarum Agronomy 28 (3), 407_412.

Novo, L.A., Castro, P.M., Alvarenga, P., da Silva, E.F., 2018. Plant growth-promoting rhizobacteria-assisted phytoremediation of mine soils, in: Prasad, M.N.V., de Campos Favas, P.J., Maiti, S.K. (Eds.), Bio-geotechnologies for mine site rehabilitation. Elsevier Inc., Amsterdam, pp. 281-295.

Novozamsky, I., V. J. G. Houba, R. Van Eck, and W. Van Vark. 1983. A novel digestion technique for multi-element plant analysis. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 14(3):239–48. doi:10.1080/00103628309367359.

O

Ochoa-Loza FJ, Artiola JF, Maier RM (2001) Stability constants for the complexation of various metals with a rhamnolipid biosurfactant. J Environ Qual 30:479–485.

Olsen, S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabe, and L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorous in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA Circ. 1, 939. 534 S.I.A. Pereira, P.M.L. Castro/Ecological Engineering 73 (2014):526–35.

Orhan E, Esitken A, Ercisli S, Turan M, Sahin F. 2006. Effects of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield, growth and nutrient contents in organically growing raspberry. Scientia. Horticulturea 111:38–43.

Oteino N, Lally RD, Kiwanuka S, Lloyd A, Ryan D, Germaine KJ and Dowling DN, 2015. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic Pseudomonas isolates. Front Microbiol.; 6: 745.

Othman R, Panhwar QA. 2014. Phosphate-solubilizing bacteria improves nutrient uptake in aerobic rice. In: Phosphate Solubilizing Microorganisms. Cham, Switzerland: Springer, p207–224.

P

Palaniyandi S, Damodharan K, Yang SH, Suh JW. 2014. Streptomyces sp. strain PGPA39 alleviates salt stress and promotes growth of 'Micro Tom' tomato plants. J Appl Microbiol 117:766–773.

Pandey A, Trivedi P, Kumar B and Palni LMS, 2006. Characterization of a phosphate solubilizing and antagonistic strain of Pseudomonas putida (B0) isolated from a sub-alpine location in the Indian central Himalaya. Current Microbiology. 53: 102-107.

Panhwar, Q. A., Radziah, O., Zaharah, A. R., Sariah, M., Razi, I. M, 2011. Role of phosphate solubilizing bacteria on rock phosphate solubility and growth of aerobic rice. J. Environ. Biol. 32, 607–612.

Parker D.R., Reichmann S.M., Crowley D.E., (2005). Metal chelation in the rhizosphere. In: Zobel R.W. (ed). Roots and soil management: interactions between roots and the soil. Agronomy monograph no. 48. American Society of Agronomy, Madison. 57–93.

Parmar P & Sindhu SS, 2018. The novel and efficient method for isolating potassium solubilizing bacteria from rhizosphere soil, Geomicrobiology Journal, DOI: 10.1080/01490451.2018.1514442.

Pathak, D.V., Kumar, M., Rani, K., 2017. Biofertilizer application in horticultural crops, in: Panpatte, D.G., Jhala, Y.K., Vyas, R.V., Shelat, H.N. (Eds.), Microorganisms for green revolution. Springer, Singapore, pp. 215-227.

Patten, C.L., Glick, B.R., 2002. Role of Pseudomonas putida indoleacetic acid in development of the host plant root system. Appl. Environ. Microbiol. 68 (8), 3795–3801.

Pelai R, Hagerman SM and Kozak R, 2020. Biotechnologies in agriculture and forestry: Governance insights from a comparative systematic review of barriers and recommendations. Forest Policy and Economics 117(1):102191.

Pereira SIA, Castro PML, 2014. Phosphate-solubilizing rhizobacteria enhance Zea mays growth in agricultural P-deficient soils. Ecological Engineering 73- 526–535.

Perrig, D., Boiero, M.L., Masciarelli, O.A., Penna, C., Ruiz, O.A., Cass´an, F.D., Luna, M.V., 2007. Plant-growth-promoting compounds produced by two agronomically important

strains of Azospirillumbrasilense, and implications for inoculant formulation. Appl. Microbiol. Biotechnol. 75 (5), 1143–1150.

Plassard C, Robin A, Le Cadre E, Marsden C, Trap J, Herrmann L, Waithaisong K, Lesueur D, Blanchart E, Chapuis-Lardy L and Hinsinger P. 2015. Améliorer la biodisponibilité du phosphore : comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol. Innovations Agronomiques 43 115-138.

Poonguzhali S, Madhaiyan M, Sa T, 2008. Isolation and identification of phosphate solubilizing bacteria from Chinese cabbage and their effect on growth and phosphorus utilization of plants. J Microbiol Biotechnol 18:773–777.

Ponmurugan P and Gopi C, 2006. Distribution Pattern and Screening of Phosphate Solubilizing Bacteria Isolated from Different Food and Forage Crops. Journal of Agronomy 5(4) DOI: 10.3923/ja.2006.600.604.

Prajapati, K., and H. Modi. 2012. Isolation and characterization of potassiumsolubilizingbacteriafrom ceramic industry soil. CIBTech. J. Microbiol. 1:8–14.

Prasad M, Srinivasan R, Chaudhary M, Choudhary M and Kumar Jat LK, 2019. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) for Sustainable Agriculture: Perspectives and Challenges. PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815879-1.00007-0.

Puente ME, Bashan Y, Li CY, Lebsky VK (2004a) Microbial populations and activities in the rhizoplane of rock-weathering desert plants. I. Root colonization and weathering of igneous rocks. Plant Biol 6:629–642.

Puente ME, Li CY, Bashan Y (2009a) Rock-degrading endophytic bacteria in cacti. Environ Exp Bot 66:389–401.

Pujic P and Normand P, 2009. The root symbiosis between Frankia bacterium and actinorhizal plants. Biofutur 25-2657.

Q

Qureshi SA, Qureshi RA, Sodha AB, Tipre DR, Dave SR. 2017. Bioextraction dynamics of potassium from feldspar by heterotrophic microorganisms isolated from ceramic and rhizospheric soil. Geomicrobiol J 34:1–4.

Qureshi MA, Ahmad ZA, Akhtar N, Iqbal A, Mujeeb F, Shakir MA. 2012. Role of phosphate solubilizing bacteria (PSB) in enhancing P availability and promoting cotton growth. J Animal Plant Sci 21: 204--210.

R

Rajkumar M, Ae N, Prasad MNV, Freitas H, 2010. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. Trends Biotechnol;28:142–9.

Rajkumar, M., Freitas, H.: Influence of metal resistant-plant growth-promoting bacteria on the growth of Ricinus communis in soil contaminated with heavy metals. Chemosphere 71, 834–842 (2008).

Rajkumar, M., Nagendran, R., Lee, K. J., Lee, W. H., Kim, S. Z.: Influence of plant growth promoting bacteria and Cr6+ on the growth of Indian mustard. Chemosphere 62, 741–748 (2006).

Rajput L, Imran A, Mubeen F, Hafeez FY. 2013. Salt tolerant PGPR strain Planococcus rifietoensis promotes the growth and yield of wheat (Triticum aestivum L.) cultivated in saline soil. Pak J Bot 45: 1955–1962.

Remans, R., Beebe, S., Blair, M., Manrique, G., Tovar, E., Rao, I.M., 2008. Physiological and genetic analysis of root responsiveness to auxin-producing plant growth-promoting bacteria in common bean (Phaseolus vulgaris L.). Plant Soil 302, 149–161.

Richardson AE, Simpson RJ. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. Plant Physiol 156:989–996.

Richardson, A.E., Barea, J.-M., McNeill, A.M., Prigent-Combaret, C., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. Plant Soil 321, 305–339.

Richardson, A.E., 2001. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. Australian Journal Plant Physiology 28, 897-906.

Richardson, A.E., 1994. Soil microorganisms and phosphorus availability. Soil Biota, 50, pp.35–39.

Rick T.L., Jones C.A., Engel R.E., Miller P.R, 2011. Green manure and phosphate rock effects on phosphorus availability in a northern Great Plains dryland organic cropping system. Org. Agricul 1 (2): 81-90.

Rifat Hayat, Safdar Ali, Ummay Amara, Rabia Khalid, Iftikhar Ahmed (2010) Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Ann Microbiol, 60 579–598.

Rijavec, T., & Lapanje, A. 2016. Hydrogen Cyanide in the Rhizosphere: Not Suppressing Plant Pathogens, but Rather Regulating Availability of Phosphate. Frontiers in Microbiology, 7. doi:10.3389/fmicb.2016.01785.

Rivas R, Peix A, Mateos PF, Trujillo ME, Mart_ınez-Molina E, Vel_azquez E. 2006. Biodiversity of populations of phosphate solubilizing Rhizobia that nodulates chickpea in different Spanish soils. Plant Soil 287:23–33.

Rodríguez, A., Stella, A., Storni, M., Zulpa, G., Zaccaro, M., 2006. Effects of cyanobacterial extracellular products and gibberellic acid on salinity tolerance in Oryza sativa L. Saline Syst. 2, 1.

Ryu, R. et C.L. Patten. 2008. Aromatic amino acid-dependent expression of indole-3-pyruvate decarboxylase is regulated by 4 TyrR in Enterobacter cloacae UW5. Am. Soc. Microbiol., 19: 1-35.

S

Saber K, Nahla LD, Chedly A (2005) Effect of P on nodule formation and N fixation in bean. Agron Sustain Dev 25:389–393.

Saharan BS, Nehra V. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria: a critical review. Life Sci Medicine Res 2011:1–30.

Saha, M., Maurya, B.R., Bahadur, I., Kumar, A., Meena, V.S., 2016a. Can Potassium-Solubilising Bacteria Mitigate the Potassium Problems in India?. Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture. Springer, India, pp. 127_136.

Saha, M., Maurya, B.R., Meena, V.S., Bahadur, I., Kumar, A., 2016b. Identification and characterization of potassium solubilizing bacteria (KSB) from Indo-Gangetic Plains of India. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology 7, 202_209.

Saikia, J., Sarma, R.K., Dhandia, R., Yadav, A., Bharali, R., Gupta, V.K., Saikia, R., 2018. Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. Sci. Rep. 8, 3560.

Saitou N, Nei M, 1987 The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution. 4:406-425

Sanchez OJ, Ospina DA, Montoya S, 2017. Compost supplementation with nutrients and microorganisms in composting process. Waste Management. 08.012 http://dx.doi.org/10.1016/j.wasman.

Sandy, M., Butler, A. 2009. Microbial iron acquisition: marine and terrestrial siderophores. Chem. Rev. 109, 4580–4595.

Sandhya, V.Z.A.S., Grover, M., Reddy, G., Venkateswarlu, B., 2009. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing Pseudomonas putida strain GAP-P45. Biology and fertility of soils 46 (1), 17_26.

Santiago de Freitas, A.D., Lucena Vieira, C., de Rosa´lia e Silva Santos, C.E., Pereira Stamford, N., do Carmo Catanho Pereira de Lyra, M., 2007. Caracterizac¸a˜o de rizo´-bios isolados de Jacatupe´ cultivado em solo salino do estado de Pernambuco, Brasil. Bragantia 66 (3), 497_504.

Sarkar, D., Meena V.S., Haldar, A., Rakshit, R. (2017), Site-specific nutrient management (SSNM): a unique approach towards maintaining soil health in The adaptive soil management: from theory to practices, pp. 69_88. Available from: doi:10.1007/978-981-10- 3638-5-3.

Schefe CR, Patti FA, Clune ST, Jackson R. 2008. Organic amendments increase soil solution phosphate concentrations in acidic soil: a controlled environment study. Soil Sci 173:267–276.

Selvakumar, G., Joshi, P., Suyal, P., Kumar Mishra, P., Joshi, G. K., Venugopalan, R., Bisht, J. K., Bhatt, J. C., Gupta, H. S, 2013. Rock phosphate solubilization by psychrotolerant Pseudomonas spp. and their effect on lentil growth and nutrient uptake under polyhouse conditions. Ann. Microbiol. 63, 1353–1362.

Selvakumar G, Joshi P, Nazim S, Mishra PK, Bisht JK, Gupta HS. 2009. Phosphate solubilization and growth promotion by Pseudomonas fragi CS11RH1 (MTCC 8984), a psychrotolerant bacterium isolated from a high altitude Himalayan rhizosphere. Biologia 64:239–245.

Selvakumar G, Mohan M, Kundu S, Gupta AD, Joshi P, Nazim S, Gupta HS (2008a) Cold tolerance and plant growth promotion potential of Serratia marcescens strain SRM (MTCC 8708) isolated from flowers of summer squash (Cucurbita pepo). Lett Appl Microbiol 46:171–175.

Shaharoona, B., Naveed, M., Arshad, M., Zahir, Z. A.: Fertilizer-dependent efficiency of Pseudomonads for improving growth, yield, and nutrient use efficiency of wheat (Triticum aestivum L.). Appl Microbiol Biotechnol 79, 147–155 (2008).

Sharma, S.B., Sayyed, R.Z., Trivedi, M.H., Gobi, T.A., 2013. Phosphate Solubilising Microbes: Sustainable Approach for Managing Phosphorus Deficiency in Agricultural Soils, vol. 2. Springer plus, 587-10.

Sharma, V., Canditelli, M., Fortuna, F., Cornacchia, G., 1997. Processing of urban and agro-industrial residues by aerobic composting. Energy Convers. Manage. 38, 453–478.

Shen, Z., Zhong, S., Wang, Y., Wang, B., Mei, X., Li, R., Ruan, Y., Shen, Q., 2013. Induced soil microbial suppression of banana fusarium wilt disease using compost and biofertilizers to improve yield and quality. Eur. J. Soil Biol. 57, 1–8.

Shilev, S., Naydenov, M., Vancheva, V., Aladjadjiyan, A., 2007. Composting of food and agricultural wastes. In: Oreopoulou, V., Russ, W. (Eds.), Utilization of By-Products and Treatment of Wastes in the Food Industry. Springer, pp. 283– 301.

Shrivastava, M., Srivastava, P.C., DSouza, S.F., 2016. KSM soil diversity and mineral solubilization, in relation to crop production and molecular mechanism. Potassium Solubilizing Microorganisms for Sustainable Agriculture. Springer, India, pp. 221_234.

Sims JT, Pierzynski GM (2005) Chemistry of phosphorus in soil. In: Tabatabai AM, Sparks DL (eds) Chemical processes in soil, SSSA book series 8. SSSA, Madison, pp 151–192

Singh, V.K., Singh, A.K., Kumar, A., 2017b. Disease management of tomato through PGPB: current trends and future perspective. 3 Biotech 7 (4), 255.

Singh, S.R., Biswas, D., Bahadur, L., 2015. PGPR for sustaining crop productivity under salt stress, in: Arora, S., Singh, Y.P., Singh, A.K. (Eds.), Advanced techniques for bioremediation and management of salt affected soils. ICAR-Central Soil Salinity Research Institute Regional Research Station, Lucknow, pp. 167-177.

Singh, A.K., Singh, G., Gautam, D., Bedi, M.K., 2013. Optimization of dairy sludge for growth of Rhizobium cells. 2013, e845264. BioMed Res. Int. https://doi.org/10.1155/2013/845264.

Sindhu, S.S., Parmar, P., Phour, M., Sehrawat, A., 2016. Potassium-solubilizing microorganisms (KSMs) and its effect on plant growth improvement. Potassium SolubilizingMicroorganisms for Sustainable Agriculture. Springer, India, pp. 171_185. Available from: http://dx.doi.org/10.1007/978-81-322-2776-213.

Sis H and Chander H, 2003. Reagents used in the flotation of phosphate ores: a critical review, Miner. Eng. 16 577–585. doi:10.1016/S0892-6875(03)00131-6.

Smibert, R. M., and N. R. Krieg. 1994. Phenotypic characterization. In Methods for General and Molecular Bacteriology, ed. P. Gerhardt, R. G. E. Murray, W. A. Wood, and N. R. Krieg., 611–51. Washington: American Society for Microbiology.

Son HG, Park GT, Cha MS, and Heo MS, 2006. “Solubilization of insoluble inorganic phosphates by a novel salt- and pH-tolerant Pantoea agglomerans R-42 isolated from soybean rhizosphere,” Bioresource Technology, vol. 97, no. 2, pp. 204–210

Spaepen S., Versées W., Gocke D., Pohl M., Steyaert J., Vanderleyden J., (2007b). Characterization of phenylpyruvate decarboxylase, involved in auxin production of Azospirillum brasilense. J. Bacteriol.; 189(21):7626-33.

Steffen, W., Sims, J., Walcott, J. and Laughlin, G, 2010. Australian agriculture: coping with dangerous climate change. Regional Environmental Change, DOI 10.1007/s10113-010-0178-5.

Stephen J, Jisha M S, 2011. Gluconic acid production as the principal mechanism of mineral phosphate solubilization by Burkholderia sp, (MTCC 8369). J. Trop. Agric, 49(1–2) 99–103.

SubbaRao NS, 1982. Advances in agricultural microbiology. Oxford and IBH Publications Company, India, pp 229–305.

Swaby R, Sperber JI, 1958. Phosphate Dissolving Microorganisms in the Rhizosphere of Legume, Nutrition Of Legumes; Proc. Univ. Nottingham 5Th Easter Sch. Agril. Sci. (CSIRO Adelaide). Soils & Fert 22, 286(1959):289–294

Sullivan DM, Bary AI, Thomas DR, Fransen SC, Cogger CG. 2002. Food waste compost effects on fertiliser nitrogen efficiency, available nitrogen, and tall fescue yield. Soil Sci Soci Am J 66:154–161.

T

Tabrika I, Mayad E, Zaafrani M, El Guilli M & Azim K, 2020. Optimization of solid phosphate sludge composting by integration of horticultural waste. Org. Agr. https://doi.org/10.1007/s13165-020-00302-6.

Takeda, N., Sato, S., Asamizu, E., Tabata, S., & Parniske, M. (2009). Apoplastic plant subtilases support arbuscular mycorrhiza development inLotus japonicus. The Plant Journal, 58(5), 766–777. doi:10.1111/j.1365-313x.2009.03824.x

Taktek S, Trépanier M, Magallon P, St-Arnaud M, Piché Y, Fortin JA, Antoun H, 2015. Trapping of phosphate solubilizing bacteria on hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus irregularis DAOM 197198. Soumis à Soil Biol Biochem.

Tao, G.C., Tian, S.J., Cai, M.Y., Xie, G.H. 2008. Phosphate-solubilizing and -mineralizing abilities of bacteria

Tirry N, Joutey NT, Sayel H, Kouchou A, Bahafid W, Asri M & El Ghachtouli N, 2018. Screening of plant growth promoting traits in heavy metals resistant bacteria: Prospects in phytoremediation. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology 16- 613–619.

Toro, M., Azcón, R., and Barea, J.M. 1997. Improvement of arbuscular mycorrhiza development by inoculation of soil with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (32P) and nutrient cycling. Appl Environ Microbiol 63: 4408–4412.

Trevors JT, van Elsas JD, Lee H and van Overbeek LS. 1992. Use of alginate and other carriers for encpasulation of microbial cells for use in soil. Microbial Releases 1: 6 l-69.

Turan M, Ekinci M, Yildirim E, G€unes¸ A, Karag€oz K, Kotan R, Dursun A. 2014. Plant growth-promoting rhizobacteria improved growth, nutrient, and hormone content of cabbage (Brassica oleracea) seedlings. Turk J Agric For 38:327–333.

Turner B.L., Bristow A.W., Haygarth P.M, 2001. Rapid estimation of soil microbial biomass in grassland soils by ultra-violet absorbance. Soil Biol. Biochem. 33:913–919.

Turner, B. L., Papházy, M.J., Haygarth, P.M., McKelvie, I.D. 2002. Inositol phosphates in the environment. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 357:449-469.

U

Uqab, B., Mudasir, S., Nazir, R., 2016. Review on bioremediation of pesticides. Journal of Bioremediation and Biodegradation 7 (3), 343.

V

Vansuyt, G., Robin, A., Briat, J.F., Curie, C., Lemanceau, P., 2007. Iron acquisition from Fe-pyoverdine by Arabidopsis thaliana. Mol. Plant-Microbe Interact. 20 (4), 441_447.

Vassileva M., Serrano V., Bravo et al, 2010. Multifunctional properties of phosphate-solubilizing microorganisms grown on agro-industrial wastes in fermentation and soil conditions," Applied Microbiology and Biotechnology. 85(5): 1287–1299.

Vassilev N., Vassileva M, 2003. Biotechnological solubilization of rock phosphate on media containing agro-industrial wastes. Appl Microbiol Biotechnol. 61:435–440.

Vejan, P., Abdulllah, R., Khadiran, T., Ismail, S., Nasrulhaq, Boyce, A., 2016. Role of plantgrowth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability-a review. Molecules 573.

Venkateswarlu B., Rao A.V., Raina P., Ahmad N. (1984) Evaluation of phosphorus solubilization by microorganisms isolated from arid soil, J. Ind. Soc. Soil Sci. 32, 273–277.

W

Walker RL., Edwards A.C., Maskell P., Watson C.A., Rees R.M., Knox O.G.G., Stockdale E.A., 2012. The effect of co-composted cabbage and ground phosphate rock on the early growth and P uptake of oilseed rape and perennial ryegrass. J. Plant Nutr. Soil Sci. 175: 595-603.

Walpola BC and Yoon MH, 2012. Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: A review. African Journal of Microbiology Research Vol. 6(37), pp. 6600-6605.

Wang, Z., Zhang, T.Q., Tan, C.S., Vadas, P., Qi, Z.M., Wellen, C., 2018. Modeling phosphorus losses from soils amended with cattle manures and chemical fertilizers. Sci. Total Environ. 639, 580-587. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.141.

Wang, F., Shi, N., Jiang, R., Zhang, F., Feng, G., 2016. In situ stable isotope probing of phosphate-solubilizing bacteria in the hyphosphere. J. Exp. Bot. 67 (6), 1689–1701.

Wang RR, Wang Q, He LY, Qiu G, Sheng XF. 2015. Isolation and the interaction between a mineral-weathering Rhizobium tropici Q34 and silicate minerals. World J Microbiol Biotechnol 31(5):747–753.

Wani PA, Khan MS, Zaidi A (2007a). Co-inoculation of nitrogen fixing and phosphate solubilizing bacteria to promote growth, yield and nutrient uptake in chickpea. Acta Agron. Hung. 55:315-323.

Wanner BL, 1994. Molecular genetics of carbon-phosphorus bond cleavage in bacteria. Biodegradation. 5:175–184.

Watanabe, F.S., Olsen, S.R., 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO3 extracts from the soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 29, 677–678.

Weisburg, D.J., Barns, W.G., Pelletier, S.M., Lane, D.A., 1991. 16S Ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. J. Bacteriol. 173, 697–703.

Wei, Y., Zhao, Y., Shi, M., Cao, Z., Lu, Q., Yang, T., Fan, Y., Wei, Z., 2018. Effect of organicacids production and bacterial community on the possible mechanism of phosphorussolubilization during composting with enriched phosphatesolubilizingbacteria inoculation. Bioresour. Technol. 247, 190–199.

Wei, Y., Y. Zhao, Y. Fan, Q. Lu, M. Li, and Q. Wei. 2017. Impact of phosphate solubilizing bacteria inoculation methods on phosphorus transformation and long-term utilization in composting. Bioresource Technology 241:134–41. doi:10.1016/j.biortech.2017.05.099.

Welch SA, Taunton AE, Banfield JF (2002). Effect of microorganism and microbial metabolites on apatite dissolution. Geomicrobiol. J. 19: 343-367.

Weyens, N., Truyens, S., Dupae, J., Newman, L., Van der Lelie, D., Carleer, R., et al., 2010. Potential of Pseudomonas putida W619 TCE to reduce TCE phytotoxicity and evapotranspiration in poplar cuttings. Environmental Pollution 158 (9), 2915_2919.

Wickramatilake, A.R., Munehiro, R., Nagaoka, T., Wasaki, J., Kouno, K., 2011. Compost amendment enhances population and composition of phosphate solubilizing bacteria and improves phosphorus availability in granitic regosols. Soil Sci. Plant Nutr. 57, 529–540.

Whipps, J.M., 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. J. Exp. Bot. 52 (suppl 1), 487_511.

Whitelaw M.A., Harden T.J., Helyar K.R. (1999) Phosphate solubilization in solution culture by the soil fungus penicillium radicum, Soil Biol. Biochem. 32, 655–665.

Whitelaw M.A. (2000) Growth promotion of plants inoculated with phosphate solubilizing fungi, Adv. Agron. 69, 99–151.

Wongfun N., Plötze M., Furrer G., Brandl H, 2014. Weathering of granite from the Damma glacier area: the contribution of cyanogenic bacteria. Geomicrobiol. J. 31: 93–10.

Wu C, Wei X, Sun HL, Wang ZQ. 2005. Phosphate availability alters lateral root anatomy and root architecture of Fraxinus mandshurica Rupr. Seedlings. J Integrative Plant Biol 7:292–301.

X

Xiao X., Thornton P.E., Post W.M., 2013. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. Global Ecology and Biogeography 22, 737-749.

Xie, K., Xu, P., Yang, S., Lu, Y., Jiang, R., Gu, W., Li, W., Sun, L., 2014. Effects of supplementary composts on microbial communities and rice productivity in cold water paddy fields. J. Microbiol. Biotechnol. 24, 1–23.

Xuan Yu, Xu Liu, Tian Hui Zhu, Guang Hai Liu, Cui Mao (2011). Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacteria from walnut and their effect on growth and phosphorus mobilization. Biol. Fertil. Soils 47:437-446.

Y

Yadav B.K., Tarafdar J.C., (2007). Availability of unavailable phosphate compounds as a phosphorus source for clusterbean (Cyamopsis tetragonoloba (L.) Taub.) through the activity of phosphatase and phytase produced by actinomycetes. J Arid Legum. 4:110–116.

Yadegari, M., Mosadeghzad, Z., 2012. Biofertilizers effects on quantitative and qualitative yield of Thyme (Thymus vulgaris). African Journal of Agricultural Research 7 (34), 4716_4723.

Yazdani, M., Bahmanyar, M.A., Pirdashti, H., Esmaili, M.A., 2009. Effect of phosphate solubilization microorganisms (PSM) and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on yield and yield components of corn (Zea mays L.). World Academy of Science, Engineering and Technology 37, 90_92.

Yi Z, Shi F, Jiang H, Roberts DP. Chen S, Fan B, 2008. Phosphate solubilization and promotion of maize growth by Penicillium oxalicum P4 and Aspergillus niger P85 in a calcareous soil. Can. J. Microbiol. 61, 913–923.

Yildirim, E., M. Turan, A. Dursun, M. Ekinci, R. Kul, F. P. Karagoz, M. F. Donmez, and N. Kitir. 2016. Integrated use of Nitrogen fertilization and microbial inoculation: change in the growth and Chemical composition of white cabbage. Communications in Soil Science and Plant Analysis 47(19):2245–60. doi:10.1080/00103624.2016.1228955.

Z

Zahir A, Arshad ZM, Frankenberger WF. 2004. Plant growth promoting rhizobacteria. Advances in Agronomy 81:97–168.

Zaidi A., Khan M.S., Amil M, 2003. Interactive effect of rhizotrophic microorganisms on yield and nutrient uptake of chickpea (Cicer arietinum L.), Eur. J. Agron. 19, 15–21.

Zaidi, A., Ahmad, E., Khan, M. S., Saif, S., & Rizvi, A. (2015). Role of plant growth promoting rhizobacteria in sustainable production of vegetables: Current perspective. Scientia Horticulturae, 193, 231–239. doi:10.1016/j.scienta.2015.07.020

Zaidi A., Khan M.S., Ahemad M., Oves M, 2009. Plant Growth Promotion By Phosphate Solubilizing Bacteria. Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica; 56 (3): 263–284.

Zaidi A, Khan MS. 2007. Stimulatory effects of dual inoculation with phosphate solubilizing microorganisms and arbuscular mycorrhizal fungus on chickpea. Austral J Experim Agric. 47:1016–1022.

Zaidi A, Mohammad S. 2006. Co-inoculation effects of phosphate solubilizing micro-organisms and Glomus fasciculatum on green gram- bradyrhizobium symbiosis. Agri Sci 30:223–230.

Zaidi, S., Usmani, S., Singh, B.R., Musarrat, J., 2006. Significance of Bacillus subtilis strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in Brassica juncea. Chemosphere 64 (6), 991_997.

Zapata, RD, 2009. El compostaje y los índices para evaluar su estabilidad. In: Marín, M., Arcila, P.J. (Eds.), Materia Orgánica, Biología del Suelo y Productividad Agrícola. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Armenia, Colombia, pp. 33–42.

Zayed G, Motaal HA. 2005. Bio-active composts from rice straw enriched with rock phosphate and their effect on the phosphorous nutrition and microbial community in rhizosphere of co wpea. Biores Technol 96:929–935.

Zhou, T., Wu, L., Luo, Y., Christie, P., 2018. Effects of organic matter fraction and compositional changes on distribution of cadmium and zinc in long-term polluted paddy soils. Environ. Pollut. 232, 514–522.

Zhu HJ, Sun LF, Zhang YF, Zhang XL, Qiao JJ. 2012. Conversion of spent mushroom substrate to biofertilizer using a stress-tolerant phosphate-solubilizing Pichia farinose FL7. Bioresour Technol 111: 410–416.